



**HAL**  
open science

# Déterminisme, dynamique et modélisation spatiale de la diversité floristique dans un contexte de déprise pastorale. Application à la gestion durable des espaces montagnards sous influence méditerranéenne.

Damien Marage

## ► To cite this version:

Damien Marage. Déterminisme, dynamique et modélisation spatiale de la diversité floristique dans un contexte de déprise pastorale. Application à la gestion durable des espaces montagnards sous influence méditerranéenne.. Sciences de l'environnement. ENGREF (AgroParisTech), 2004. Français. NNT : . pastel-00000906

**HAL Id: pastel-00000906**

**<https://pastel.hal.science/pastel-00000906v1>**

Submitted on 16 Nov 2004

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Cemagref, Groupement de Grenoble

Ecosystèmes et Paysages Montagnards



**École Nationale du Génie Rural,  
Des Eaux et des Forêts**

**THESE**

pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'ENGREF**

*Spécialité : Sciences de l'Environnement*

présentée et soutenue publiquement

par

**Damien MARAGE**

Le 22 janvier 2004

**DETERMINISME, DYNAMIQUE ET MODELISATION  
SPATIALE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE DANS UN  
CONTEXTE DE DEPRISE PASTORALE**

**Application à la gestion durable des espaces montagnards sous  
influence méditerranéenne**

*Directeur de thèse :*

Jean-Claude RAMEAU

*Co-Directeur de thèse :*

Jean-Jacques BRUN

**JURY**

M. Gérard BALENT

M. Jacques LEPART

M. Thierry TATONI

M. Nicolas DRAPIER

M. Jean-Claude RAMEAU

M. Jean-Jacques BRUN

Directeur de Recherches – INRA Toulouse

Directeur de Recherches – CNRS Montpellier

Professeur – Université Aix-Marseille

Ingénieur – Office National des Forêts

Professeur – ENGREF Nancy

Directeur de Recherches – Cemagref Grenoble

Président

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Directeur de thèse

Co-Directeur de thèse

A Guy et Fernand,

A Anaïs, Garance et Apolline,

## Remerciements

Je souhaite dédier ce travail à Guy, mon père et à son ami Fernand, agriculteur dans les Alpes de Haute-Provence. Ces paysages montagnards calcaires, minéraux écrasés de soleil, ont su m'empreindre des relations qui unissent le labeur de l'homme à sa terre. Les propos, les actions, les souvenirs de ces deux hommes, aujourd'hui disparus, ont servi de terreau à mes réflexions, ont nourri mes actions, bref, ont forgé ma philosophie. Or « *chacun a ses philosophies, qu'il soit ou non conscient du fait, et nos philosophies ne valent pas grand-chose. Cependant l'impact de nos philosophies sur nos actions et nos vies est souvent dévastateur. Ainsi tenter d'améliorer par la critique nos philosophies devient un nécessité* » (Popper 1978).

Voici donc toutes celles et tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à améliorer par leurs critiques et leurs encouragements cette « dissertation philosophique en sciences de l'environnement », et par conséquent, ont rendu possible la mise en musique de cette œuvre originale.

Je veux parler du Maestro, Jean-Claude Rameau, *Kapellmeister* de la phytosociologie forestière ; l'harmoniste Jean-Claude Gégout officiant avec SOPHY, AURELHY et bien d'autres modèles ; le Maestro d'Arc-Info, Christian Piedallu ; le détenteur de la clé de(s) de sol(s) et du « *Chant des Terres* », Bernard Jabiol ; en contrepoint de la gamme des fertisols, Bruno Ferry ; au tempo climatique et xylophonique, François Lebourgeois, en résonance avec René Keller.

La partition administrative a été possible grâce aux divas Isabelle Anselme, Nicole Ory de l'ENGREF et Denise Varet du Cemagref de Grenoble.

Un cœur doctoral en la personne du baryton, Christophe Coudun, GLMiste de renom, assisté d'une polyphonie corse et chilienne composée de Sonia Saïd, Paulina Pinto et « Pépé » Cabello.

Dans la cacophonie des débuts de thèse, nous avons beaucoup apprécié les « *silences* » de la bibliothèque nancéenne de l'ENGREF orchestrés par M<sup>elle</sup> Lionnet et le choix des « *répertoires* » exécuté par David Gasparotto. La synchronisation informatique doit beaucoup au célèbre claveciniste, Jean-Charles Bertrand, responsable informatique de l'ENGREF Nancy.

Pour avoir su démêler dans la partition initiale, le profane du sacré, je tiens à remercier Jean-Jacques Brun, mon co-directeur de thèse, ténor d'ECOFRICH, assisté de Philippe Delcros et Sylvie Bruhier-Vanpenne du laboratoire d'Ecologie Spatiale et Fonctionnelle du Cemagref de Grenoble.

Laurent Vinciguerra et Luc Garraud, du Conservatoire Botanique National Alpin de Gap-Charance, ont su donner « *cor* » à l'air des « *semences folles du Petit Buëch* ». Ont également participé à l'harmonie générale de cette aria, devenue célèbre de Rabou à Gap, Claire Crassous, Hugues Merle et Rémi Voisin. Guy Lempérière, de l'Université Joseph Fourier de Grenoble, m'a permis de faire mes gammes en entomologie. Quant à Marc Mallen, il a su m'initier aux symphonies plus « *pastorales* ». Les refrains sylvestres ont été joué de concert avec Pascal Chondroyannis, chef de division à l'Office National des Forêts de Gap et Bruno Tessier du Cros, chargé de mission Natura 2000. L'« *ut* » de terrain m'a été fourni par Sarah et Jean-Pierre Grimaud de la Roche des Arnauds, qu'il en soit ici remercié.

L'orchestration finale n'aurait jamais aboutie, et les nombreuses fugues jamais permises, sans ma compagne de tous les jours, Alexandra : Merci, merci pour tout.

# SOMMAIRE

## INTRODUCTION GENERALE

7

## I: MODELE DE CONNAISSANCES ET OUTILS

11

<b>I.1</b>	<b>POSITIONNEMENT THEORIQUE</b>	<b>12</b>
I.1.1	HIERARCHIE ET ECHELLES DE DIVERSITE DANS LES ECOCOMPLEXES	12
I.1.1.1	Hiérarchie dans un écosystème	12
I.1.1.2	Echelles de diversité	13
I.1.2	PERSISTANCE TAXONOMIQUE ET ECOLOGIQUE AU SEIN DES COMMUNAUTES VEGETALES	13
I.1.2.1	Définition	13
I.1.2.2	Les mécanismes en jeu	14
I.1.3	SUCCESSIONS, METACLIMAX ET ECOCOMPLEXE	21
I.1.4	PREDICTION SPATIALISEE DE LA VEGETATION ET DE SA RICHESSE SPECIFIQUE	21
I.1.5	DEPRISE PASTORALE DANS LES MONTAGNES SOUS INFLUENCE MEDITERRANEENNE	22
I.1.5.1	Le poids de l'anthropisation : un héritage bioculturel	22
I.1.5.2	Une déprise rurale continue depuis le début du XX <sup>e</sup> siècle	24
I.1.5.3	Conséquences sur la persistance taxonomique et écologique des communautés végétales	25
I.1.6	OBJECTIFS, HYPOTHESES ET QUESTIONS DE RECHERCHE	26
<b>I.2</b>	<b>METHODES ET OUTILS</b>	<b>29</b>
I.2.1	CARACTERISTIQUES ET ORIGINALITE DE LA ZONE D'ETUDE	29
I.2.1.1	Situation géographique	29
I.2.1.2	Atouts dans le cadre expérimental	30
I.2.1.3	Climat	30
I.2.1.4	Géologie et géomorphologie	38
I.2.1.5	Pédologie	43
I.2.1.6	La végétation et le cadre phytogéographique	44
I.2.1.7	Les activités anthropiques dans le bassin versant du Petit Buëch	48
I.2.2	STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE	51
I.2.2.1	Acquisition et traitement des données géoréférencées	51
I.2.2.2	Choix des facteurs de stratification spatialisés	52
I.2.2.3	Procédure d'échantillonnage	54
I.2.2.4	Protocole d'analyse et recueil des données	56
I.2.3	ANALYSE DES DONNEES ET MODELISATION	58
I.2.3.1	Matrice du plan d'échantillonnage	58
I.2.3.2	Variables à expliquer	59
I.2.3.3	Les prédicteurs	59
I.2.3.4	Modélisation statistique	60
I.2.4	ORGANISATION DE LA THESE	67

<b>II.1</b>	<b>ANALYSE SPATIALE ET DYNAMIQUE POST-CULTURALE DE LA VEGETATION DANS L'ECOCOMPLEXE DU BASSIN VERSANT DU PETIT BUECH</b> .....	<b>69</b>
II.1.1	INTRODUCTION.....	69
II.1.2	MATERIELS ET METHODES.....	69
II.1.2.1	Traitements des vues et analyses spatiales .....	69
II.1.3	RESULTATS .....	71
II.1.3.1	Evolution des stades dynamiques depuis 1948.....	71
II.1.3.2	Matrice de transition.....	73
II.1.3.3	Déterminismes de la dynamique post-culturelle.....	73
II.1.3.4	Dynamique post-culturelle et Ancien Mode d'Occupation du Sol .....	75
II.1.3.5	Evolution des surfaces de résineux et de feuillus .....	75
II.1.4	DISCUSSION.....	76
II.1.4.1	Les déterminants de la dynamique de recolonisation .....	76
II.1.4.2	Le pastoralisme remis en question.....	77
<b>II.2</b>	<b>DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA VEGETATION DANS LES COMPLEXES AGRO-PASTORAUX DU BASSIN VERSANT DU PETIT BUECH</b> .....	<b>78</b>
II.2.1	INTRODUCTION.....	78
II.2.2	MATERIELS ET METHODES.....	79
II.2.2.1	Plan d'échantillonnage .....	79
II.2.2.2	Modélisation.....	79
II.2.3	RESULTATS .....	80
II.2.3.1	Résultats généraux.....	80
II.2.3.2	Etalonnage des principaux axes factoriels.....	80
II.2.3.3	Les trajectoires dynamiques : effets de l'AMOS.....	84
II.2.3.4	Classification des communautés des complexes agro-pastoraux et leur rattachement phytosociologique.....	86
II.2.4	DETERMINISME DES PRINCIPALES COMMUNAUTES DES COMPLEXES AGRO-PASTORAUX PAR REGRESSION LOGISTIQUE MULTIPLE .....	88
II.2.4.1	Formations des <i>Seslerietalia caeruleae</i> .....	88
II.2.4.2	Formations des <i>Ononidetalia striatae</i> .....	91
II.2.5	DISCUSSION.....	97
II.2.5.1	Gradient d'organisation des complexes agro-pastoraux : liens avec les facteurs historico-écologiques.....	97
II.2.5.2	Une dynamique du tapis végétal en lien avec l'AMOS.....	98
<b>II.3</b>	<b>DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA VEGETATION DANS LES COMPLEXES FORESTIERS DU BASSIN VERSANT DU PETIT BUECH</b> .....	<b>100</b>
II.3.1	INTRODUCTION.....	100
II.3.2	MATERIELS ET METHODES.....	100
II.3.2.1	Plan d'échantillonnage .....	100
II.3.2.2	Modélisation.....	100
II.3.3	RESULTATS .....	101
II.3.3.1	Résultats généraux.....	101
II.3.3.2	Etalonnage des gradients écologiques.....	101
II.3.3.3	Les trajectoires dynamiques .....	105
II.3.3.4	Classification des communautés des complexes forestiers.....	106
II.3.3.5	Déterminisme des forêts du <i>Geranio nodosi-Fagenion</i> et du <i>Cephalanthero-Fagion</i> .....	107

II.3.4	DISCUSSION.....	110
II.3.4.1	Gradients d'organisation des complexes forestiers.....	110
II.3.4.2	Composition floristique et l'ancienneté de l'état boisé.....	111
II.3.4.3	Déterminisme des communautés des complexes forestiers .....	111

#### **II.4 DETERMINISME DE LA RICHESSE FLORISTIQUE DANS L'ECOCOMPLEXE DU BASSIN VERSANT DU PETIT BUECH..... 113**

II.4.1	INTRODUCTION.....	113
II.4.2	MATERIELS ET METHODES.....	113
II.4.2.1	Plan d'échantillonnage .....	113
II.4.2.2	Analyse des données.....	114
II.4.3	RESULTATS .....	115
II.4.3.1	Richesse floristique $\alpha$ .....	115
II.4.3.2	Richesse floristique $\beta$ .....	117
II.4.3.3	Richesse floristique $\gamma$ .....	119
II.4.3.4	Réponses de la richesse des groupes fonctionnels selon les facteurs historico-écologiques ...	119
II.4.4	DISCUSSION.....	122
II.4.4.1	Richesse floristique à l'échelle locale (diversité $\alpha$ ) .....	122
II.4.4.2	Richesse floristique à l'échelle de l'écocomplexe (diversité $\gamma$ ).....	124
II.4.4.3	Implications pour la gestion durable des espaces montagnards sous influence méditerranéenne .....	125

### **III : INFLUENCE DE LA RICHESSE FLORISTIQUE SUR LE FONCTIONNEMENT D'UN ECOCOMPLEXE 127**

#### **III.1 RELATION ENTRE PRODUCTIVITE ET RICHESSE SPECIFIQUE DU TAPIS HERBACE AU COURS D'UNE SUCCESSION ECOLOGIQUE DANS LES ALPES DU SUD FRANCAISES ..... 128**

III.1.1	INTRODUCTION .....	128
III.1.2	MATERIEL ET METHODES .....	129
III.1.2.1	Site d'étude .....	129
III.1.2.2	Stratégie d'échantillonnage .....	129
III.1.2.3	Analyse des données .....	131
III.1.3	RESULTATS .....	131
III.1.3.1	Etalonnage du gradient successional.....	131
III.1.3.2	Richesse spécifique et biomasse.....	132
III.1.3.3	Biomasse herbacée et succession .....	132
III.1.3.4	Lien entre biomasse et richesse spécifique au cours de la succession.....	133
III.1.3.5	Influences du Brachypode penné sur la productivité et la richesse spécifique.....	136
III.1.4	DISCUSSION .....	137
III.1.4.1	Richesse spécifique, productivité et succession .....	137
III.1.4.2	Richesse spécifique, productivité et ressource limitante .....	138
III.1.4.3	Implications pour la gestion des espaces naturels .....	139

<b>III.2</b>	<b>BANQUE DE GRAINES DU SOL ET VEGETATION DANS LES ALPES DU SUD FRANCAISES : EFFETS DES FACTEURS HISTORICO-ECOLOGIQUES.....</b>	<b>140</b>
III.2.1	INTRODUCTION .....	140
III.2.2	MATERIELS ET METHODES.....	142
III.2.2.1	Site d'étude .....	142
III.2.2.2	Stratégie d'échantillonnage .....	143
III.2.2.3	Protocole germinatif.....	144
III.2.2.4	Analyse des données .....	145
III.2.3	RESULTATS .....	146
III.2.3.1	Etalonnage de l'âge du plus gros ligneux sur les stades dynamiques selon la pression pastorale .....	146
III.2.3.2	Réponses de la richesse taxonomique et de la densité de graines du sol aux facteurs historico-écologiques .....	147
III.2.3.3	Réponses des facteurs historico-écologiques vis à vis du protocole germinatif.....	154
III.2.3.4	Relations entre traits biologiques et l'expression de la banque de graines du sol .....	154
III.2.3.5	Distance écologique, spatiale, similarité et ancienneté de l'état boisé .....	155
III.2.4	DISCUSSION .....	158
III.2.4.1	Estimation de la banque de graines et protocole germinatif.....	158
III.2.4.2	Richesse taxonomique et densité de la banque de graines du sol.....	160
III.2.4.3	Dynamique de la végétation et banque de graines du sol.....	160

**IV : MODELISATION SPATIALE DE LA VEGETATION ET DE SA RICHESSE SPECIFIQUE : IMPLICATIONS DANS LA GESTION DURABLE** **163**

<b>IV.1</b>	<b>PREDICTION SPATIALE D'ESPECES MENACEES : L'EXEMPLE D'ERYNGIUM SPINALBA VILL. DANS LES ALPES DU SUD FRANCAISES.....</b>	<b>164</b>
IV.1.1	INTRODUCTION .....	164
IV.1.2	MATERIELS ET METHODES .....	165
IV.1.2.1	Site d'étude .....	165
IV.1.2.2	Plan et stratégie d'échantillonnage.....	166
IV.1.2.3	Analyse des données .....	167
IV.1.3	RESULTATS.....	169
IV.1.3.1	Ajustement d'un modèle logistique multiple .....	169
IV.1.3.2	Prise en compte de la continuité historique.....	170
IV.1.3.3	Ajustement du modèle de régression logistique ordinaire.....	170
IV.1.3.4	Validation externe et concordance spatiale.....	171
IV.1.4	DISCUSSION .....	172
IV.1.4.1	Niche fondamentale et niche réalisée de <i>E. spinalba</i> : importance de la compétition et de la continuité historique.....	172
IV.1.4.2	Implications dans la gestion conservatoire.....	173
<b>IV.2</b>	<b>PREDICTION SPATIALISEE DES COMMUNAUTES VEGETALES : VERS LE SUIVI INTEGRE DES SITES NATURA 2000 ET DES ESPACES PROTEGES.....</b>	<b>174</b>
IV.2.1	INTRODUCTION .....	174
IV.2.2	MATERIELS ET METHODES .....	174
IV.2.2.1	Site d'étude .....	174
IV.2.2.2	Données dérivées du MNT .....	175
IV.2.2.3	Données pour la calibration des modèles.....	176
IV.2.2.4	Modélisation statistique .....	176
IV.2.3	RESULTATS ET DISCUSSION.....	177



<b>IV.3</b>	<b>MODELISATION SPATIALE DE LA RICHESSE FLORISTIQUE A L'ECHELLE DU PAYSAGE DANS LES ALPES DU SUD FRANCAISES .....</b>	<b>181</b>
IV.3.1	INTRODUCTION .....	181
IV.3.2	ANALYSES DES DONNEES ET MODELISATION SOUS SIG .....	181
IV.3.3	RESULTATS .....	181
IV.3.3.1	Ajustement des modèles de prédiction .....	181
IV.3.4	PREDICTION SPATIALISEE DE LA RICHESSE HERBACEE .....	183
IV.3.5	DISCUSSION .....	184
IV.3.5.1	Richesse spécifique et perturbations .....	184
IV.3.5.2	Richesse spécifique et ressources .....	184
IV.3.5.3	Amélioration de la qualité des modèles : apport de variables non spatialisées .....	184
<b>IV.4</b>	<b>UNE DEMARCHE POUR LA HIERARCHISATION DES ENJEUX EN MATIERE DE CONSERVATION DES HABITATS : EXEMPLE PAR L'EVALUATION PATRIMONIALE DE LA FLORE DANS LE BASSIN VERSANT DU PETIT BUECH (HAUTES ALPES).....</b>	<b>186</b>
IV.4.1	INTRODUCTION .....	186
IV.4.2	MATERIELS ET METHODES .....	187
IV.4.2.1	Site d'étude .....	187
IV.4.2.2	Bases de données .....	187
IV.4.2.3	Analyses des données.....	189
IV.4.3	RESULTATS.....	190
IV.4.3.1	Evaluation patrimoniale globale .....	190
IV.4.3.2	Identification de groupes d'espèces sur la base des traits biologiques.....	191
IV.4.3.3	Relations entre les groupes biologiques d'espèces, leurs valeurs patrimoniales, le preferendum et l'amplitude écologique.....	192
IV.4.3.4	Hierarchisation des enjeux pour la conservation des habitats.....	195
IV.4.3.5	Validation du modèle multivarié.....	196
IV.4.4	DISCUSSION .....	198
IV.4.4.1	Démarche conceptuelle et méthodologique .....	198
IV.4.4.2	Approche naturaliste <i>versus</i> approche probabiliste.....	198
IV.4.4.3	Enjeux patrimoniaux, gestion et conservation des habitats.....	199
<b>V</b>	<b>DISCUSSION GENERALE ET SYNTHESE .....</b>	<b>200</b>
<b>V.1</b>	<b>ORGANISATION SPATIO-TEMPORELLE DE LA BIODIVERSITE VEGETALE.....</b>	<b>201</b>
V.1.1	CONSEQUENCES DE LA DEPRISE AGRO-PASTORALE SUR LA BIODIVERSITE VEGETALE.....	201
V.1.1.1	Menaces pour la persistance taxonomique .....	201
V.1.1.2	Menaces pour la persistance écologique .....	202
V.1.2	MODELISATION SPATIALE DE LA BIODIVERSITE VEGETALE ET DE SES COMPOSANTES .....	203
V.1.2.1	Prédiction spatiale d'espèces à haute valeur patrimoniale.....	203
V.1.2.2	Prédiction spatiale des communautés végétales et de leurs richesses floristiques.....	204
V.1.3	..... IMPLICATIONS ET AIDE A LA DECISION POUR LA GESTION DES ESPACES MONTAGNARDS SOUS INFLUENCE MEDITERRANEENNE .....	205
<b>V.2</b>	<b>METHODOLOGIE : LIMITES ET PROPOSITIONS .....</b>	<b>206</b>
V.2.1	LA RICHESSE SPECIFIQUE : UN BON ESTIMATEUR DE LA BIODIVERSITE ?.....	206
V.2.2	GEOMATIQUE ET ECHANTILLONNAGE .....	206
V.2.2.1	Qualité des données géoréférencées.....	206
V.2.2.2	Echantillonnage.....	206
V.2.2.3	L'autocorrélation spatiale.....	207
<b>V.3</b>	<b>CONCLUSION GENERALE.....</b>	<b>208</b>

<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>210</b>
<b>LISTE DES FIGURES.....</b>	<b>228</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX.....</b>	<b>232</b>
<b>LISTE DES ANNEXES.....</b>	<b>236</b>
<b>ANNEXES</b>	

---

## Introduction générale

Elaboré et inscrit dans la crise environnementale contemporaine (Larrère & Larrère 1997), le concept de biodiversité, révélé par le Sommet de la Terre (1992), constitue le cadre d'une réflexion sur les relations entre l'homme et le monde qui l'entoure. La transformation et la fragmentation des habitats naturels, conséquences des **changements globaux**, entraînent une érosion et une perte de biodiversité. Les excès et les menaces qui en découlent, constituent les fondements de cette crise. Celle-ci est renforcée par la méconnaissance des conséquences à court et long terme de cette prise en main de la biosphère par la « technosphère » (Larrère & Larrère 1997). Devant cette crise, d'ampleur mondiale (Groombridge & Jenkins 2002, Powledge 2002), la société s'interroge, se remet en question, et presse le monde scientifique d'apporter des éléments de réponse (Drouin 1991). Dès lors, comment prévenir cette perte ? Sans la connaissance de son origine, des déterminants de son érosion, et finalement de son rôle dans l'équilibre dynamique de la biosphère, on voit mal comment et, dans quelles directions, orienter la gestion durable. Or, la nécessité d'intervenir se fait pressante sans que la façon d'agir soit toujours définie avec exactitude. Une stratégie globale et opérationnelle de conservation et gestion de la biodiversité doit prendre corps.

Relever ce défi, suppose la maîtrise d'outils conceptuels et d'aide à la décision appropriés. La volonté de comprendre et de prédire les effets de nos actions sur les écosystèmes nous pousse nécessairement à rechercher des méthodes théoriques permettant de réaliser des sauts d'échelles et de niveaux hiérarchiques. Quelles postures adopter face à la préservation de la biodiversité ? Un constat s'impose : la diversité est l'essence même de la vie. De cette évidence ne peut se dégager qu'un consensus général : la diversité est essentielle. « *La biodiversité est une assurance précieuse* » commente Cauderon (Cauderon *et al.* 1995) ; l'existence de différences permet la coexistence (Blondel 1995). Les menaces et les disparitions d'espaces et d'espèces, résultant des perturbations générées par les activités économiques dans le fonctionnement des systèmes écologiques, obligent à remettre en question les relations que l'homme entretient avec les autres espèces. La recherche du plus petit dénominateur commun s'impose donc pour tenter de concilier économie et écologie. Cette tentative passe, pour certains auteurs (Constanza *et al.* 1997, Hunter 2000), par la définition d'une valeur instrumentale donnée aux espèces et aux espaces. Ces échelles de valeur, fonction de l'utilité, ne résolvent pas les problèmes, ni les clivages. Ces valeurs instrumentales, trop anthropocentrées au sens de Larrère & Larrère (1997), sont intrinsèquement variables. Ces auteurs proposent alors de réduire les différents points de vue par la confrontation des intérêts particuliers, afin d'atteindre l'intérêt général. Il ne s'agit plus de protéger, de la présence et de l'action de l'homme, la Nature. Il faut réussir à fédérer les multiples acteurs qui participent à **l'aménagement du territoire**, par la mise en valeur des ressources en tenant compte des interactions complexes qui lient l'activité humaine et les systèmes écologiques. La biodiversité apparaît alors comme un concept-clé pour désigner la co-évolution des systèmes écologiques et socio-économiques (Aubertin *et al.* 1998).

Cette co-évolution renvoie à la question de savoir si « *nous sommes plus intéressés par la conservation des formes de vie ou des processus de la vie* » (Randall 1986). La réponse est évidemment « par les deux ». Cela suppose de devoir maintenir la plus grande diversité de systèmes écologiques, tout en optimisant leur fonctionnement. Ce véritable challenge, dont parle Western (1992), s'organise autour du triptyque, « identifier, sauvegarder et restaurer ». L'identification nécessite de disposer de critères rationnels et objectifs pour établir des aires de biodiversité. Il faut identifier les formes de vie pour assurer leur conservation par des estimateurs, si possible sans biais, et identifier les processus de la vie au vue de l'importance écologique des espèces, de leur valeur écologique en tant qu'espèces-clé. Tout cela suppose de disposer d'un corpus théorique solide, notamment par une connaissance de la structuration des communautés et de leurs règles d'assemblages. Cependant, de nombreux problèmes subsistent pour prédire et cartographier la biodiversité à une échelle qui soit pertinente pour les décideurs et acteurs locaux. Enfin sauvegarder et restaurer nécessitent une connaissance approfondie de la dynamique des populations et de leur structure génétique. La sauvegarde de telle ou telle espèce au niveau local, si emblématique soit-elle, ne doit plus être le reflet de notre incapacité à conserver et

---

maintenir la biodiversité à l'échelle globale. Ainsi les enjeux, d'abord d'ordre biologique, dépassent le cadre strict de la biologie de la conservation, pour s'ancrer dans celui de **la gestion durable**.

Les populations, au sein des écosystèmes, se renouvellent et persistent selon **l'hétérogénéité spatiale** et la variabilité temporelle des facteurs environnementaux. Ces facteurs sont assujettis à des régimes régionaux de perturbations (Blondel 1995). A travers le concept de **perturbation**, de nombreux travaux ont intégré les pratiques agricoles, pastorales ou forestières comme analogues aux perturbations naturelles. La question sous-jacente est : « *faut-il intégrer ou non l'homme et ses pratiques à la Nature ?* ». Les effets directs et indirects de l'activité humaine sur les systèmes écologiques et leur biodiversité étaient (Mooney & Godron 1983) et restent sujets à de nombreux débats scientifiques (Larrère & Larrère 1997) et philosophiques (Serres 1992). L'approche philosophique n'est pas de notre ressort. Simplement, pouvons-nous constater que l'espèce humaine était soumise *a priori* au même filtre de sélection naturelle que les autres espèces. Les avancées sociales, scientifiques et techniques, l'ont conduit peu à peu à se soustraire à la sélection naturelle. Grâce à sa technoscience, elle est en passe de devenir un « *agent géologique* » (Vernadsky 1945) ou une « *constante physique* » (Serres 1992). Il est donc désormais difficile de concevoir un espace vierge de toute emprise anthropique, directe ou indirecte. Tansley (1935) fut un des premiers écologues à affirmer que les activités humaines trouvent leur véritable place dans l'écologie (Acot 1988). Celles-ci consistent à freiner la dynamique naturelle, à détourner les trajectoires de la succession dans un but économique et à détourner à leur profit la productivité des écosystèmes. Ainsi, de nombreux écosystèmes se voient maintenus dans des stades dynamiques initiaux, par exemple les pelouses. C'est ce principe qui guide les activités agricoles et forestières. Gérer signifie se garder de laisser évoluer les systèmes écologiques à leur dynamique spontanée. Par le caractère prévisible de ses interventions, la généralisation de celles-ci, l'homme ne peut plus être considéré comme un simple facteur biotique de perturbation. Il serait plutôt légitime de parler d'impacts anthropiques. Ceux-ci produisent sur les systèmes écologiques des gradients de perturbations qui varient eux-mêmes en fonction des gradients environnementaux et successionnels.

Puisque ces impacts font peser des menaces sur la biodiversité, il est légitime de vouloir connaître et évaluer la part de ces derniers dans les mécanismes de persistance et de fonctionnement des écosystèmes. Toute la difficulté réside alors dans la distinction entre les causes allogènes et autogènes (Odum *et al.* 1979). Bazzaz (1983) soutient qu'il semble préférable de s'écarter du débat, de sorte de ne plus focaliser sur l'origine de la perturbation (humaine *versus* naturelle), mais bien sur les caractéristiques du régime de perturbations. Pour l'auteur, « *les problèmes ne sont pas de savoir ce qui cause la perturbation mais quelle est la nature et les conséquences de la perturbation et comment font les espèces et les populations pour y répondre en terme écologique et évolutif* ». Ce qui fait dire à Lepart (1997) qu'« *il n'y a presque pas de système dont le fonctionnement soit entièrement explicable par le jeu des facteurs naturels. Mais à l'inverse, il n'y a presque pas de système dans le fonctionnement et la dynamique duquel les processus naturels ne jouent un rôle déterminant. Les systèmes sont anthropisés ou artificialisés, mais ils ne sont ni anthropiques ni artificiels* ». Et de conclure que pour traiter les problèmes liés à la conservation des espaces et des espèces, il est nécessaire de comprendre les liens fonctionnels et perpétuels entre les systèmes écologiques et les sociétés qui les utilisent. La voie de **l'écologie historique** est ouverte. A ce propos, Odum (1971) déclarait que « *historical research in ecology must be conducted with an open mind and without a preconceived goal if we are to fully understand the biotic communities as we find them today* ». Ainsi, l'écologie a su « *reconnaître l'homme comme un élément structurant des écosystèmes et des paysages, comme une source de perturbations, comme un nouveau moteur de l'évolution des changements qu'il impose à la planète* » comme le souligne Lefeuvre (1981), et Blandin (1997) de conclure qu'« *il faut admettre qu'il n'y a plus la nature d'un côté, l'homme de l'autre* ». Si bien qu'il est maintenant nécessaire d'intégrer cette complexité et de devoir la rendre intelligible.

L'interaction entre écosystèmes et systèmes socio-économiques conduit à l'émergence d'une entité nommée **écosystème complexe**. Pour Blandin & Lamotte (1988) ce qui fonde son existence, « *c'est la combinaison d'une structure et d'un fonctionnement propres issus d'une histoire particulière. Il correspond à des ensembles d'écosystèmes interactifs. A ce niveau apparaissent des propriétés nouvelles, liées à la structure des mosaïques,*

---

à la diversité du « grain » des écosystèmes, au réseau d'interfaces qu'ils forment, aux flux d'énergie, de matière et d'organismes que la structure favorise ou contrarie, à l'existence de populations ne se maintenant que par la coexistence les différents écosystèmes nécessaires à leur fonctionnement ». L'écomplexe est indissociablement un patrimoine naturel et culturel. Kuhnholz-Lordat, passeur de frontières avant l'heure (Jollivet 1992), analyse historiquement les équilibres qui convergent « vers l'équilibre majeur entre l'homme et son environnement », sans s'occuper « des équilibres internes de chaque constituant de l'équilibre général » qui relèvent « de techniques spéciales » (Kuhnholz-Lordat 1958). Il définit en cela l'équilibre AgroSylvoPastoral (E.A.S.P.) comme « un équilibre entre les champs cultivés (Ager), les territoires liés au pâturage (Saltus) et la forêt (Silva) ». L'E.A.S.P. est donc le fruit des relations complexes entre sciences biologiques et sociales. Pour l'atteindre, il faut tenir compte des antécédents culturels, pastoraux et sylvicoles, car ce sont ces facteurs anthropiques qui font, qu'à un moment donné, il y a équilibre ou déséquilibre. « C'est une question de dosage du prélèvement » et il poursuit par « mais ce n'est pas encore l'idéal si la forêt, le pâturage et le champ sont mal répartis ». La notion d'**usage multiple**, qui cherche à concilier les besoins contradictoires par un maillage de l'espace adéquate, est implicite. Retranscrit dans le champ de l'**écologie systémique**, la pensée de Kuhnholz-Lordat devient visionnaire : la « bonne gestion des ressources biologiques renouvelables » peut être assimilée au développement et à la gestion durable, la « protection de la nature » envisagée en terme de persistance des habitats, des écosystèmes et des espèces, le « zonages des entités » perçu comme l'organisation et la répartition spatiale. Cet outil conceptuel d'aménagement du territoire, d'harmonisation spatiale des productions agricoles et forestières est perçu comme un idéal à atteindre. Or il va rester au stade de concept, figé, au mépris de toute évolution socio-économique et au détriment de son concept évolutif dans le temps et l'espace (Nougarède 1994).

La déprise agricole puis les politiques agricoles d'harmonisation européenne ont concouru à une mutation, au niveau local, des espaces agricoles utiles. L'E.A.S.P. a donc été modifié à maintes reprises. En particulier, la part de l'activité pastorale, dans l'espace montagnard, diminue inexorablement. Une végétation ligneuse se développe dans des zones jusque là vouées au pastoralisme. Cette dynamique de recolonisation fait peser des incertitudes sur l'avenir de cette activité et par conséquent sur la permanence même de l'occupation humaine d'une partie du territoire. Ce processus de recolonisation doit s'accompagner d'une analyse des systèmes socio-économiques passés et actuels car « les hommes se retirent des terres qui, pendant des millénaires ont porté une abondante population et qui ne se sont pas brutalement stériles. Il ne s'agit pas d'un cataclysme naturel mais d'un phénomène d'ordre humain qui doit s'expliquer par des causes humaines et comporter éventuellement des solutions d'ordre humain aussi » (Veyret 1954). En effet, l'activité agropastorale pluriséculaire, en façonnant l'espace naturel, fut très probablement source de diversité à l'échelle du paysage (Blondel & Aranson 1995). Le maintien, par cette activité, des espaces intra-forestiers ou pastoraux, leur permet d'abriter aujourd'hui environ 40% de la flore menacée prioritaire française (Olivier *et al.*, 1995).

Dans le contexte de la déprise pastorale des espaces montagnards, si « la tâche est de développer un modèle intégré qui représente les liaisons entre les systèmes biologiques, physiques et humains dont dépendent la biodiversité » (Holling 1992), de multiples interrogations restent en suspens quant à l'échelle spatiale et temporelle des modèles à bâtir. En ce qui concerne l'échelle spatiale, l'imprécision du modèle risque d'être d'autant plus importante que le comportement individuel d'un gestionnaire, au sens foncier du terme, devient stochastique. En revanche à l'échelle d'un écomplexe, une cohésion sociale se forge, l'ensemble des propriétaires étant assujéti au même système macroéconomique. A cette échelle, la modélisation peut devenir intelligible : le modélisateur peut cerner les processus, leurs conséquences, et envisager des scénarios dans les trajectoires dynamiques des écosystèmes et de leur biodiversité. Les limites structurales et fonctionnelles étant spatialisées, l'aménagement durable d'un territoire sera d'autant plus efficace que les interactions, indispensables au renouvellement des populations inféodées à l'espace géré, jouent essentiellement à l'intérieur de celui-ci (Lamotte 1985). Les systèmes écologiques étant interdépendants, la persistance des espèces ne peut s'envisager qu'en terme métapopulationniste. Cependant, pour Grace (1989), il paraît difficile de concevoir un modèle à l'échelle d'un écomplexe qui puisse, à la fois, intégrer l'histoire, ses caractéristiques au présent et son devenir.

---

Nous pouvons admettre que le degré d'anthropisation de notre environnement ne permette pas de dégager une véritable logique biologique, écologique de la réalité et de l'évolution du paysage. Les composantes et le fonctionnement d'un paysage, à l'échelle d'un bassin versant, sont si complexes à appréhender que la simplification du système, pour concevoir la modélisation, peut probablement aboutir à des erreurs de transcription et de compréhension de ses caractéristiques et de ses processus. Il est clair que, dans tous ces cas, la résolution des problèmes posés ne peut se faire qu'en prenant en compte l'hétérogénéité spatio-temporelle et en combinant des approches concernant plusieurs niveaux d'organisation. L'apport de la géomatique s'avère donc crucial.

Cette thèse se voudrait une contribution à la reconnaissance de l'écologie historique comme outil conceptuel et opérationnel **pour évaluer le poids de l'anthropisation dans le façonnement des paysages végétaux**. Ce thème central est envisagée, à travers différents articles, sous **l'angle de la persistance taxonomique et écologique des communautés végétales**. Elle voudrait également apporter une meilleure compréhension globale aux déterminismes et aux fonctionnements des écosystèmes dans un contexte bioclimatique et socio-économique pour lequel les enjeux de conservation des espèces et des espaces sont plus que jamais primordiaux.

Le contexte des montagnes calcaires sous influence méditerranéenne, touchées par la déprise agricole, sera le cadre de notre réflexion. Dans les Hautes-Alpes, un bassin versant, haut-lieu de l'endémisme français et inscrit dans un site Natura 2000, servira de base à nos investigations.

Empruntant les concepts et outils de l'écologie systémique, de l'écologie des perturbations et de l'écologie spatiale, la première partie traite des modèles de connaissances qui permettent de répondre à la problématique. Cette dernière, et les hypothèses de recherches sous-jacentes, sont abordées sous l'angle de la persistance taxonomique et écologique. Après avoir cerné l'originalité de notre site d'étude, nous verrons comment la stratégie d'échantillonnage retenue est liée à la formalisation des modèles statistiques mises en oeuvre.

Dans la deuxième partie, la hiérarchisation des différents facteurs intervenant dans la structure et la dynamique des communautés végétales est analysée à l'échelle de l'écosystème, puis des complexes forestiers et agropastoraux, en mettant l'accent sur le rôle capital de l'ancien mode d'occupation du sol.

La troisième partie porte sur le rôle fonctionnel de la richesse, potentielle ou exprimée, des communautés végétales dans le fonctionnement des systèmes écologiques. Après avoir étudié les liens entre la biomasse herbacée et la richesse spécifique, nous aborderons le rôle des banques de graines du sol, comme contribution au pool taxonomique de l'écosystème et ses conséquences sur la dynamique des communautés.

La quatrième partie envisage, à l'échelle de notre site expérimental, l'organisation spatiale de ces différents complexes. Puis nous aborderons la prédiction spatialisée de l'occurrence d'une espèce menacée, des communautés végétales et enfin de leur richesse spécifique. Une extrapolation à l'ensemble des sites Natura 2000 et ses implications en terme de suivi et de conservation des habitats naturels sont présentées.

En cinquième et dernière partie, nous discuterons de l'apport possible des acquis méthodologiques dans le cadre de la gestion et de l'aménagement durables, ainsi que les perspectives de recherches envisagées.

## **I : MODELE DE CONNAISSANCES ET OUTILS**

THOM, R. « *Ce qui compte dans une entreprise de modélisation, c'est sa partie ontologique, son impact sur notre conception du fondement, de l'origine des choses et des êtres, en d'autres termes, sa philosophie sous-jacente* »

## I.1 POSITIONNEMENT THEORIQUE

### I.1.1 Hiérarchie et échelles de diversité dans les écosystèmes

#### I.1.1.1 Hiérarchie dans un écosystème

Les notions de hiérarchie et d'échelle sont au centre des problèmes posés par la modélisation biologique (Auger *et al.* 1992, Anand & Orloci 2000). Le rapport entre le temps de génération des organismes, la fréquence, et l'intensité des variations de leur environnement, détermine la façon dont les organismes répondent aux variations de leur environnement. La **théorie de la hiérarchie** (Allen & Starr 1982, Allen 1987, Burel *et al.* 1992, Bunnell & Huggard 1999) prédit que :

- (1) les phénomènes se déroulant sur de grands espaces sont beaucoup plus lents que ceux intervenant sur de petits espaces
- (2) les niveaux d'organisations sont essentiellement caractérisés par les vitesses de fonctionnement des processus.

Des processus, ayant des vitesses de fonctionnement très différentes, interagissent peu. Au niveau supérieur de la hiérarchie, les processus se déroulent sur des pas de temps longs et de grands espaces. Le système peut être découpé en niveau d'organisation correspondant aux échelles d'espace et de temps propres à chaque processus. Ces niveaux d'organisation ont des propriétés de quasi-autonomie qui les rendent par conséquent décomposables (Auger *et al.* 1992). L'étude de plusieurs niveaux hiérarchiques est donc indispensable à la compréhension du fonctionnement d'un **écosystème**<sup>1</sup> (Figure. 1).

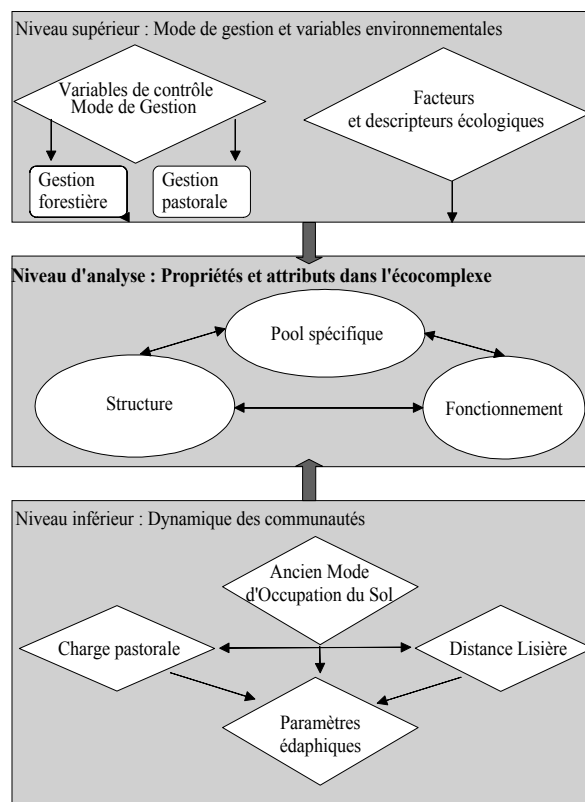


Figure 1 : Caractérisation des propriétés et attributs de l'écosystème du bassin versant du Petit Buëch (05) selon une approche hiérarchique

<sup>1</sup> Espace géographique porteur d'un ensemble plus ou moins anthropisé d'écosystèmes interactifs (Blandin & Lamotte 1988).



Les écocomplexes sont des systèmes dans lesquels se déroulent toute une série de phénomènes écologiques dont chacun a une échelle spatio-temporelle propre. Les contraintes imposées par les niveaux supérieurs, fixent un cadre au déroulement des processus des niveaux inférieurs. Les flux de matière ou d'énergie sont « filtrés » lors de leur passage au niveau supérieur. Cette asymétrie de contrôle entraîne la cohérence et la persistance du système. Ainsi, la connaissance de tous les éléments d'un niveau hiérarchique ne suffit pas à prévoir ce qui se passe au niveau hiérarchique supérieur. Analyser un écocomplexe revient à considérer plusieurs niveaux dans la hiérarchie spatiale. A chaque niveau du processus étudié, les facteurs explicatifs sont identifiés. Chaque niveau est identifié par des critères différents, fonction du processus étudié. La diversité floristique, notamment, doit être analysée à différentes échelles.

### I.1.1.2 Echelles de diversité

Les échelles spatiales de diversité spécifique définies par Whittaker (1972) sont bien cernées pour les échelles  $\alpha$  et  $\beta$  mais selon Whittaker et al. (2001), elles restent confuses à l'échelle  $\gamma$ , c'est à dire celle du « *secteur biogéographique* » (Blondel 1995), du paysage, de la région naturelle. Dans notre cas, nous considérons la diversité  $\gamma$ , à l'échelle d'un écocomplexe.

- **la diversité ponctuelle** : c'est le nombre d'espèces présentes au sein d'une unité d'échantillonnage qui représente une fraction de la communauté. Dans notre cas, elle correspond à la liste d'espèces contenues dans un relevé de végétation.

- **la diversité  $\alpha$**  : Cette diversité correspond à la moyenne estimée des diversités spécifiques des relevés par communauté.

- **la diversité  $\beta$**  : c'est un indice de similitude qui exprime le taux de changement (*turn-over*) des espèces entre communautés ou le long d'un gradient environnemental. Elle est négativement corrélée à la largeur et au recouvrement des niches écologiques des espèces.

- **la diversité  $\gamma$**  : Au sein d'un écocomplexe, elle se calcule en additionnant la diversité  $\alpha$  et la diversité  $\beta$  (Lande 1996). Chaque communauté est associée à un **complexe**<sup>2</sup> de végétation. Ces complexes forment une mosaïque, avec chacun, une portion du même pool taxonomique. La diversité  $\gamma$  représente donc la diversité totale d'un écocomplexe.

## I.1.2 Persistance taxonomique et écologique au sein des communautés végétales

### I.1.2.1 Définition

La notion de **persistance** est au cœur de la problématique de la préservation et de la gestion de la biodiversité. Son étymologie renvoie même au concept de développement durable, puisqu'elle exprime l'idée de faire durer dans le temps, ici de transmettre un patrimoine naturel aux futures générations. Persistance taxonomique et écologique sont deux notions qui ont été retenues comme critère de développement durable par l'U.I.C.N. (Zaccagnini *et al.* 2001). La persistance de la diversité spécifique suppose la distinction entre deux composantes fondamentales que sont l'abondance et la richesse.

Par **persistance taxonomique**, nous entendons, le maintien dans le temps de la composition et de la richesse spécifique d'un pool taxonomique végétal, léguées par l'histoire biogéographique. Ce maintien s'entend à l'échelle d'une région naturelle, d'un secteur pour les biogéographes (Blondel 1995), car en vertu de la corrélation entre les échelles de temps et d'espace, les processus de spéciation, de modification des aires de

---

<sup>2</sup> Ensemble d'habitats présentant des conditions écologiques similaires et correspondant à un même stade dynamique

distribution, interviennent sur de grandes échelles et nécessitent des approches et des outils non envisagés dans le cadre de nos travaux. Cette définition est plus restrictive que celle donnée par Connell & Sousa (1983) ou Pimm (1984) qui désignent par persistance, la conservation de la composition spécifique dans le temps. La persistance taxonomique se réfère au mode de diversification des éléments dans une communauté, à leur règle d'assemblage et à leur maintien dans la mosaïque paysagère ou écosystème. Pimm (1984) voit dans la persistance, la réciproque du turn-over des espèces au sein des systèmes écologiques.

La **persistance écologique** (*ecological persistence*) signifie le maintien dans le temps des systèmes écologiques, de leur réseau d'interactions et de leurs propriétés fonctionnelles. La persistance écologique suppose d'analyser et de relier la composition et la richesse spécifique d'une communauté à son fonctionnement. Nous les analyserons ici au sein de communautés végétales.

La notion de persistance permet de se dégager d'une approche trop anthropocentrée. D'abord, ce ne sont pas des motifs d'ordres sociaux, économiques ou éthiques qui vont guider le niveau de persistance taxonomique souhaité, mais bien l'histoire biogéographique de l'espace géographique considérée. Ensuite, dans des systèmes toujours plus anthropisés, la persistance se démarque de la notion d'**intégrité écologique** (*ecological integrity*) (Angermeier & Karr 1994, Rapport 1995). En raisonnant par comparaison avec des systèmes écologiques « naturels », l'intégrité écologique, vue comme « la santé des systèmes écologiques », définit un état souhaité des systèmes à dire d'experts. Or, nul n'a le monopole de la conservation de la biodiversité. Comme le souligne Lévêque & Mounolou (2001), l'intégrité reviendrait finalement à se poser comme « jardinier » de l'espace pour maintenir la biodiversité.

La persistance écologique se démarque également du concept de **continuité écologique** au sens de Norden & Appelqvist (2001). Ce dernier a notamment été développé dans les écosystèmes forestiers pour certaines guildes telles que les insectes saproxylophages ou les lichens (Rose 1976), afin de disposer de bioindicateurs. A partir des lichens, Rose (1976, 1992) a même développé un Indice de Continuité Ecologique (ICE). Puisque ces guildes ont des niches écologiques étroites, et une faible capacité de dispersion, leur richesse et leur composition taxonomique sont maximales pour de faible intensité de perturbations. La continuité écologique s'interprète alors comme un gradient environnemental, comme une mesure rétrospective de l'intensité de perturbation. Ce gradient est à rapprocher de celui de **naturalité** (*naturalness*) (Peterken & Game 1984, Peterken 1996). La continuité écologique est retenue comme un des indicateurs de gestion durable parmi les critères définis par la conférence ministérielle d'Helsinki sur la gestion durable des écosystèmes forestiers (1993). La continuité peut revêtir, à notre avis, une autre signification. Elle peut se concevoir comme la persistance d'une **occupation identique du sol** sur de longues séries temporelles. La question de l'ancienneté de l'état boisé, mais également celle des pratiques agro-pastorales peuvent alors être discutées dans ce cadre conceptuel. Ici, la maîtrise foncière, déterminant socio-économique, est une variable clé pour identifier cette continuité. Par exemple, Burel & Baudry (1999) ont montré que les mutations foncières opérées lors des remembrements agricoles ont provoqué des ruptures et des dysfonctionnements dans les systèmes bocagers d'Europe.

### I.1.2.2 Les mécanismes en jeu

#### I.1.2.2.1 Au niveau de la persistance taxonomique

Le déterminisme de la persistance taxonomique est un thème central en écologie des communautés. Les coactions interspécifiques (Grime 1973, Grubb 1977, Grime 1979, Huston 1979, Tilman 1988), la productivité (Wright 1983, Gough *et al.* 1994, O'Brien *et al.* 1998, Grace 1999, 2001), l'hétérogénéité spatiale (Tilman 1994, 1997, Ritchie & Olff 1999, Higgins & Cain 2002), la variabilité temporelle (Foster 2001) et le mutualisme (Callaway 1995, Callaway & Walker 1997, Van der Heijden *et al.* 1998b) sont les plus souvent évoqués pour l'expliquer. Toutes ces causes sont interdépendantes mais n'agissent pas de la même façon selon l'échelle spatiale considérée.

- A l'échelle locale (diversité  $\alpha$ )

Le principe de l'exclusion compétitive a été considéré comme le premier moteur de la diversification des communautés végétales (Grubb 1977, Huston 1979). Des mesures de paramètres de fonctionnements primaires de l'écosystème ont conforté cette hypothèse (Grime 1973, Al-Mufti *et al.* 1977, Grime 1979). Le taux de croissance des populations est « *mésologiquement dépendant* ». Ce mécanisme permet d'expliquer totalement la persistance taxonomique, si l'environnement est stable, l'équilibre atteint et l'accessibilité synchrone pour une même ressource. Or, ce principe est forcément remis en cause dans les conditions naturelles, car l'hétérogénéité spatiale est grande et les ressources sont fluctuantes dans le temps. Les communautés existent et se maintiennent souvent loin de l'équilibre. Comment expliquer alors la coexistence de plusieurs compétiteurs au sein d'une communauté ? Si la persistance au sein des communautés est limitée par certaines caractéristiques mésologiques, les communautés se trouvent-elles toujours insaturées ?

Milton (1947) et Harper (1969) *in* Huston (1979) ont montré que la diversité spécifique locale est directement liée à l'efficacité des prédateurs qui préviennent, par leurs actions, toute monopolisation d'une ressource par une espèce, confortant la théorie de l'équilibre dynamique. Le fauchage maintient voire augmente la richesse spécifique des prairies (Milton, 1947). Ce maintien n'est possible, après fertilisation, qu'à condition d'exporter la biomasse produite en excès. Dans le même sens, Harper (1969) démontre l'effet de l'herbivorie, comme facteur de contrôle de la richesse spécifique de pelouses et même de leur productivité (Wardle & Barker 1997). La faible disponibilité en ressources peut augmenter la diversité dans le cas de population à fort taux de croissance. Par conséquent l'augmentation de l'apport en nutriment fait chuter la diversité. L'approche "mécaniste" de la compétition (Tilman 1988), prenant en compte la dynamique du renouvellement des nutriments, s'est révélée pertinente pour élucider ces questions. La persistance taxonomique locale peut se faire par des réorganisations en composition grâce au flux ouvert et continu de matière et d'énergie. D'autres hypothèses sont venues compléter cette approche mécaniste, notamment celle de la facilitation .

Selon Callaway (1995), la facilitation est définie comme l'amélioration de la valeur adaptative d'une plante par une autre. Ainsi, la plante « nurse » va faciliter l'installation d'une autre plante, soit en améliorant de façon directe les conditions microclimatiques, édaphiques et/ou en modifiant les caractéristiques du substrat, soit en améliorant de manière indirecte les conditions de vie d'une plante, en la protégeant contre la consommation des phytophages et des espèces compétitrices potentielles. Pour Callaway (1995) et Callaway & Walker (1997), les mécanismes de facilitation et de compétition sont interdépendants et corrélés. Ces interdépendances peuvent s'inverser selon les paramètres abiotiques (stress hydrique, perturbations...) ou biotiques (âge de la plante, densité, physiologie...). Les auteurs signalent l'effet négatif de *Pinus* sur *Abies* à basse altitude puis des effets positifs à haute altitude. Ce modèle permet de mieux comprendre les effets du niveau de stress abiotique combiné aux effets de la densité. Les espèces « nurse », résistantes au pâturage, sont peu tolérantes à l'ombrage, et disparaissent au profit des espèces forestières. Les effets positifs de la facilitation semble beaucoup plus marqué lorsque le bénéficiaire est jeune (plantule, semis) et/ou de petite dimension (herbacées). Le rôle des mycorhizes est également envisagé comme un des mécanismes de facilitation directe, en améliorant la disponibilité en ressources (Callaway 1995).

De nombreuses études expérimentales, en micro ou mésocosmes, sont venues confirmer le rôle significatif des associations mycorhiziennes dans la diversification des communautés végétales et leur productivité (Read 1997). Les symbioses mycorhiziennes à arbuscules (*arbuscular mycorrhizal fungi*) représenteraient 80% des symbioses fongiques chez les plantes terrestres (Read 1993). D'après Wilson & Hartnett (1997), les plantes en C<sub>3</sub> sont moins affectées par l'absence de mycorhizes à arbuscules que les plantes en C<sub>4</sub>. Van der Heijden *et al.* (1998a, 1998b) démontrent que la diversité floristique des pelouses calcaires des *Festuco-Brometea* dépend de l'assemblage des complexes mycorhiziens dans le sol. Plus le nombre de symbiontes fongiques est élevé, plus grandes sont la diversité spécifique (indice de Simpson) et la productivité de ces communautés. De plus, la grande richesse floristique de ces pelouses, phosphore-déficientes, est due, en grande partie, à ces associations

fongiques favorisant la nutrition phosphorée (Read 1991). Ces associations fongiques à arbuscules n'ont pas d'hôtes spécifiques alors qu'elles le sont chez les symbiontes éricoïdes (Read 1993). Ces dernières ne sont compatibles qu'avec un faible nombre d'hôtes étroitement dépendant de cette relation pour leur nutrition azotée. La faible richesse floristique des forêts résineuses pourrait, en partie, être expliquée par ce mécanisme.

Si l'unique argument de l'accessibilité aux ressources est avancé alors pourquoi un petit nombre d'espèces est capable de monopoliser toute la ressource et donc l'espace disponible ? La diversité est échelle-dépendante i.e. l'hétérogénéité des différentes variables causales change avec l'échelle considérée. Le partitionnement spatio-temporel des ressources, les taux de croissance différents, des formes biologiques différentes font que, peu d'espèces arrivent à monopoliser tout l'espace disponible. Même si les communautés sont insaturées à l'échelle locale, elles varient dans le temps et dans l'espace.

- A l'échelle régionale (diversité  $\gamma$ )

La théorie de la biogéographie insulaire (Mac Arthur & Wilson 1963) postule que la richesse spécifique des communautés insulaires dépend de l'équilibre entre le taux d'immigration et le taux d'extinction. Le taux d'immigration de nouvelles espèces décroît à mesure qu'augmente le nombre d'espèces déjà présentes, et que l'on se rapproche du maximum théorique possible (richesse spécifique du continent source). Le taux d'extinction croît avec le nombre d'espèces déjà présentes. Les populations insulaires atteindraient alors des densités plus élevées et occuperaient des habitats plus variés que sur le continent (expansion de niches). Cependant, cette théorie ignore la biologie propre des espèces, la spéciation *in situ*. Elle ne prend pas en compte l'effectif des populations insulaires déjà présentes. En écologie végétale, elle ne reflète pas les stratégies adaptatives telles que la reproduction végétative et la persistance des graines dans le sol (Grime 1979). Cette théorie a cependant permis de valider la relation générale aire/espèces. Il existe cependant deux cas particuliers où la relation aire/espèces est mise en défaut (1) peu de variations de la taille de l'île mais variations abiotiques importantes (2) le temps de réponse des flores est trop long pour permettre un équilibre entre immigration et émigration. Cette théorie, féconde dans le domaine de la restauration écologique, a permis de faire émerger le concept de méta-populations. Les populations sont spatialement structurées à toutes les échelles d'espace et reliées entre elles par des flux d'individus (Levins 1992). Chacune des sous populations est en déséquilibre du double point de vue démographique et génétique, mais l'ensemble, la méta-population est stable. Les flux d'individus peuvent fonctionner en systèmes « source-puit ». Les taux d'accroissement sont supérieurs à 1 dans les populations source et inférieurs à 1 dans les populations puits. La persistance des populations dans les puits nécessite un réapprovisionnement dans les sources.

Empruntant un modèle méta-populationniste, Eriksson (1993) propose une relation entre la richesse locale et régionale, basée sur l'hypothèse du pool spécifique (*species pool hypothesis*). Le **pool d'espèces** est défini comme les espèces pouvant potentiellement exister dans une communauté. La richesse spécifique locale dépend du nombre d'espèces présentes à une échelle plus large et capables de coloniser les communautés à l'échelle locale. Ce pool spécifique est considéré comme un bon prédicteur de la richesse spécifique locale. Cela suppose que les processus régionaux et historiques soient responsables, en partie, du déterminisme local de la diversité. Dans ce cadre théorique, la communauté est définie vis à vis de paramètres du milieu, et se confond avec la notion d'habitat. La richesse spécifique locale est alors égale à :

$$\frac{dN}{dt} = c(N_s - N) - eN$$

avec  $N$ = nombre de taxons,  $N_s$ =nombre de taxons du pool spécifique,  $e$  = taux d'extinction locale,  $c$ = taux de colonisation

A l'équilibre, on obtient :

$$N^* = N_s \left( \frac{c}{c + e} \right)$$

Trois cas de figure permettent d'envisager les relations entre richesse locale et pool spécifique :

- si  $e \ll c$  alors  $N^* = N_s$
- si  $c = e$  alors  $N^* = 0.5N_s$
- si  $e > c$  alors  $N^* < 0.5N_s$

Si  $c$  et  $e$  dépendent des attributs spécifiques e.g. dispersion, compétitivité alors les hypothèses « mécanistes » peuvent être évoquées pour expliquer la persistance taxonomique. Si les seules variations du pool spécifique, de  $c$  et  $e$ , expliquent la diversité inter-communauté (diversité  $\beta$ ), alors l'hypothèse du pool spécifique est vérifiée. La variation de la diversité spécifique entre communautés doit être complètement ou partiellement expliquée par les variations de la taille du pool spécifique associé à chaque communauté. Des approches expérimentales ont permis de tester ce modèle, notamment par addition d'espèces (Tilman 1997). Des corrélations significatives entre richesse spécifique locale et pool spécifique régional ont souvent démontré l'effet du pool spécifique (Caley & Schluter 1997, Tilman 1999). Or les problèmes, pour tester ces hypothèses, tiennent aux biais dans l'estimation du pool lui-même, car il est souvent basé sur des estimations locales. Le fait que la richesse locale peut-être égale au pool spécifique suppose, de fait, une interdépendance totale entre les deux variables. Herben (2000) a testé, par simulation, la relation entre la richesse par unité d'aire et le pool spécifique. Il démontre que la largeur de niche, le nombre d'individu par relevé, affectent la taille du pool spécifique, ce que Zobel & Liira (1997) avaient également mis en évidence. La corrélation diminue avec l'augmentation du nombre de relevés par région et l'augmentation du nombre d'individus par relevé. Herben (2000) conclut à l'effet significatif de la taille du relevé sur le pool spécifique. Plus l'espèce a une largeur de niche réduite, plus la corrélation augmente car la diversité  $\beta$  augmente. En conclusion, le pool spécifique peut être considéré comme la conséquence globale du résultat de processus dépendant de l'échelle locale.

Il est logique de penser que l'hétérogénéité augmente avec la superficie de l'espace géographique, accroissant la gamme des niches écologiques potentielles. Cette idée est explicite dans la relation générale aire/espèces. A cette hétérogénéité structurale se surimpose une variabilité temporelle. Ainsi, le rôle moteur des perturbations dans la persistance taxonomique est maintenant largement reconnu (Grime 1979, Shugart 1984, Tilman 1990, Lepart 1997, Colasanti *et al.* 2001, Pachepsky *et al.* 2001, Whittaker *et al.* 2001). La théorie des perturbations intermédiaires (*intermediate disturbance hypothesis*) (Connell 1978, Grime 1979) postule qu'à un niveau d'intensité moyen de perturbation, la richesse spécifique est maximale. En deçà, les processus d'exclusion compétitive sont favorisés, au-delà, quelques espèces ont le temps de recoloniser l'espace laissé vacant par les perturbations. Cette théorie est étroitement liée au rôle de la compétition.

La variabilité spatio-temporelle des perturbations permet la coexistence entre groupes fonctionnels et espèces par l'intermédiaire de la loterie compétitive (Lavorel & Lebreton 1992, Lavorel & Chesson 1995, Weiher & Keddy 1995, Weiher *et al.* 1998). A l'échelle régionale, les perturbations et la variabilité climatique sont très corrélées car fonction du temps. Seuls certains phénomènes physiographiques comme les éruptions volcaniques échappent au contrôle des variables climatiques. Ces dernières nous amènent à reconsidérer l'accessibilité aux ressources à l'échelle régionale.

Pour de nombreux auteurs (Carpenter *et al.* 1993, Lenihan 1993, Brown 1994, Franklin 1995, Huntley *et al.* 1995), la persistance taxonomique des communautés végétales est contrôlée par la variabilité climatique. Dans certains cas cependant, les moyennes climatiques expliqueraient mieux la persistance que la variabilité climatique (Richerson & Lum 1980). La prééminence de la variabilité climatique sur le déterminisme de la persistance taxonomique est pourtant attestée par d'étroites homologues entre communautés appartenant à des continents différents (Barbault 1995). Pour appréhender au mieux la variabilité climatique et ses effets sur la structure et le fonctionnement des communautés végétales, les auteurs ont tenté de la réduire par une variable de synthèse. De nombreux travaux (Wright 1983, Guisan 1997, Guisan *et al.* 1998) ont montré que le meilleur prédicteur de la diversité floristique par des facteurs abiotiques est l'évapotranspiration potentielle (ETP). La théorie espèce-énergie (*species-energy theory*) initiée par Wright (1983), puis développée par O'Brien *et al.*

(1998, 2000) repose sur le postulat que la quantité d'énergie, de ressources disponibles, limite la richesse spécifique d'un système. En remplaçant la surface, par l'ETP moyenne, Wright (1983) explique 70 % de la variance de la relation aire/espèce. Qui plus est, l'ETP est un bon estimateur de la productivité primaire des écosystèmes. Il serait donc possible de relier la persistance taxonomique des communautés végétales à leur fonctionnement.

#### *1.1.2.2 Au niveau de la persistance écologique*

Les questions relatives à la persistance écologique des communautés ont pris un intérêt croissant face aux modifications de la composition et de la richesse spécifique des écosystèmes consécutifs aux activités humaines. L'impact de ces activités sur le fonctionnement est encore sujet à controverse. L'hypothèse qui prévalait jusqu'aux travaux de May (1975) considérait que la productivité d'un système était une fonction linéaire de la richesse des espèces qui le composent (Pimm 1984). Les flux d'énergie se maintenant d'autant mieux que le nombre de liaisons interspécifiques était important. Si une ou plusieurs liaisons disparaissaient, d'autres liaisons pourraient s'établir. La redondance fonctionnelle serait complète et parfaite entre toutes les espèces. Or chaque espèce joue un rôle dans l'écosystème. Chaque extinction spécifique affaiblit progressivement la productivité du système. Puis au-delà d'un certain seuil, le système est déstabilisé. Si elle reconnaît l'existence de fonction spécialisée aux espèces, cette hypothèse privilégie encore les redondances fonctionnelles totales, dans ce sens où, une fonction écologique ne disparaît pas avant que toutes les espèces qui y contribuent n'aient été éliminées. L'hypothèse alternative consiste à considérer que les espèces ne jouent pas le même rôle dans le fonctionnement du système. Certaines espèces sont des clés de voûte du système ou **espèces-clés**. C'est leur présence ou absence qui détermine la persistance écologique. De nombreuses expériences en mésocosmes ou aux champs sont venues confirmer que la richesse spécifique, la diversité des groupes fonctionnels et leur composition, modifient la productivité, le stockage des ressources et leur utilisation. En conséquence de quoi, les modifications d'usage des sols, des pratiques culturales et la fragmentation des habitats, en modifiant la diversité des groupes fonctionnels et leur composition, ont de larges conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes.

- Diversité, productivité et persistance écologique

Jusqu'au début des années 1990, les preuves directes d'un impact significatif de la diversité des espèces sur le fonctionnement d'ensemble des écosystèmes étaient rares, voire inexistantes, la plupart des arguments en ce domaine étant basés sur des spéculations ou des interprétations de données empiriques indirectes (Pimm 1984). Des expériences réalisées sur des communautés végétales en laboratoire et sur le terrain, ont démontré qu'une plus grande richesse spécifique pouvait entraîner une augmentation de la productivité primaire et la rétention des nutriments dans l'écosystème (Naeem *et al.* 1994, Tilman *et al.* 1997b). La biodiversité est également susceptible de favoriser la stabilité à long terme des processus écosystémiques, jouant un rôle d'« assurance » contre les perturbations. Ainsi, une plus grande richesse spécifique s'accompagnerait d'une augmentation de la résistance de la productivité primaire totale à un épisode de sécheresse importante (Frank & McNaughton 1991, Tilman 1994). Le fonctionnement des écosystèmes dépend à la fois de la nature des éléments qui les composent et de leurs nombres. Pour distinguer leurs contributions respectives, Tilman (1997) propose de définir au préalable le pool spécifique, puis de mettre en jeu plusieurs niveaux de diversité spécifique, et pour chaque niveau de diversité, plusieurs réplifications avec un tirage aléatoire des espèces dans le pool spécifique. Les modèles testés, pour la compétition d'une ressource limitante, démontrent que la productivité dépend à la fois de la richesse initiale et de la composition spécifique. La décomposition de la variance révèle que 32% de la variance est expliqué par la richesse spécifique et 65% par la composition (Tilman *et al.* 1997b). Ces travaux permettent de remettre en question la notion de redondance fonctionnelle : toutes les espèces n'ont effectivement pas le même rôle dans le fonctionnement des écosystèmes (Lawton & Brown 1993). Dans des pelouses acidiphiles, Hooper & Vitousek (1998) démontrent que la diversité des groupes fonctionnels est liée aux types de mycorhization et contribue à l'augmentation de la biomasse herbacée. Ces résultats sont d'ailleurs confortés par les travaux de Hector *et al.* (1999). Ceux-ci portent sur la productivité des pelouses européennes. Ils démontrent que la

réduction de la biomasse moyenne est une fonction log-linéaire de la richesse spécifique. Cependant, ces résultats ont été critiqués par Huston et al. (2000) vis à vis de la stratégie d'échantillonnage et l'analyse des données. Les questions relatives à la productivité des écosystèmes et de leur richesse spécifique ne sont donc pas closes. Les travaux de Tilman ont permis de redynamiser la question entre diversité spécifique et productivité en lui emboîtant des modèles mécanistes. Cependant, la prise en compte des fluctuations aléatoires de l'abondance des espèces pourrait, en partie, expliquer les mécanismes de la compétition (Doak *et al.* 1998).

- Diversité, cycles biogéochimiques et persistance écologique

La perte de biodiversité semble donc altérer la persistance écologique des communautés (Naeem *et al.* 1994). Le sol est notamment le support d'organismes « ingénieurs » et le siège de nombreuses réactions biochimiques. Pour Kimmins (1996), la persistance écologique passe par le maintien de l'ensemble des processus à l'œuvre dans le compartiment sol des systèmes écologiques. Le niveau de productivité ne peut être garanti qu'à ce prix. Or, la ressource en nutriments s'épuise inéluctablement même si la minéralisation des litières, les pluviollessivats et l'altération des roches viennent recharger le pool de nutriments. Dans les écosystèmes forestiers, l'exportation d'éléments minéraux lors des récoltes successives, se surimpose aux processus naturels de lessivage et lixiviation. Cette exportation dépend des essences en place, de l'âge et de l'intensité de la récolte. Ainsi, un bilan effectué dans une hêtraie de 120 ans sur limons acides montrent des pertes en calcium de 200kg/ha et des gains de 600kg/ha d'azote (Ranger & Bonneau 1984). Une deuxième période d'exploitation ne pourra s'envisager sans restitution à l'écosystème d'une partie des nutriments. Le maintien d'arbres morts sur pied et au sol permettrait de limiter ces pertes. Les arbres morts sur pied jouent un rôle crucial au niveau de la persistance écologique (Harmon *et al.* 1986, Samuelsson *et al.* 1994). Un grand nombre de plantes et d'animaux sont associées au bois mort. Les insectes saproxylophages prennent une part très active dans la dégradation de la nécromasse et donc dans les cycles biogéochimiques (Bormann & Likens 1994). Cette nécromasse associe également des bactéries fixatrices d'azote qui contribuent au maintien de ce stock dans le sol (Harmon *et al.* 1986). Le stock de matière organique, réservoir de cations et échangeur d'ions efficaces dans les horizons organo-minéraux, joue un rôle capital. Ainsi, les premières exploitations des forêts décidues de l'Est des Etats-Unis se sont accompagnées d'une forte érosion spécifique des espèces vernaies par réduction du premier horizon organo-minéral (A1) (Meier *et al.* 1995). Ces résultats ne sont pas corroborés par Olivero & Hix (1998), pour qui l'accroissement de la biomasse herbacée, après exploitation forestière, serait responsable d'une incorporation supplémentaire de matière organique dans l'horizon organo-minéral (A1).

La réponse des systèmes écologiques à la richesse spécifique peut être expliquée par la complémentarité dans l'utilisation des ressources, dans la mesure où leurs partitionnements diffèrent entre espèces. Cette complémentarité peut varier dans l'espace, par exemple la profondeur d'absorption racinaire et/ou dans le temps, par exemple la phénologie. Hooper & Vitousek (1998) ont montré que la concentration en azote total du sol diminue à mesure que le nombre de groupes fonctionnels augmente. Le mécanisme en jeu n'est donc pas la complémentarité mais plutôt celui de la monopolisation de cette ressource par un groupe fonctionnel. En milieu arctique, Theodose & Bowman (1997) tirent les mêmes conclusions quant à la monopolisation des ressources par quelques espèces lorsque la fertilité du milieu est importante. La richesse spécifique chute car la communauté est saturée et par conséquent est maximale pour un niveau de ressource intermédiaire. Ces résultats sont donc en accord avec la théorie de Tilman. Cependant, les mécanismes de complémentarité et de facilitation entre les espèces varient en fonction des niveaux de diversité (Callaway & Walker 1997).

### **I.1.2.2.3 Conclusion**

L'approche mécaniste (Tilman 1985, 1990, 1993) suppose qu'à l'échelle  $\alpha$ , la composition  $C_\alpha$  et la diversité  $D_\alpha$  d'une communauté végétale sont pilotées par des interactions biotiques. Ces mécanismes limitent l'abondance, façonnent la composition et la diversité spécifique des communautés, et en règlent leur persistance. A l'échelle  $\gamma$ , la somme des effets locaux de ces interactions donne la diversité  $\gamma$ , telle que  $D_\gamma = \sum D_\alpha$ . Secundo, l'approche

alternative considère que la composition et la diversité sont pilotées par les processus de dispersion et de limitation au recrutement (Eriksson 1993, Zobel *et al.* 1998, Foster 2001, Grace 2001, Safford *et al.* 2001). La diversité  $\alpha$  est considérée comme une fonction dispersion-dépendante du pool spécifique régional. A l'échelle  $\gamma$ , l'axiome  $D_\gamma = \Sigma D_\alpha$  n'est plus vérifié. Tertio, dans le cadre méta-populationniste, les interactions biotiques locales et la dispersion inter-habitat contrôlent et régulent la persistance des communautés (Tilman 1994, 1997). Les capacités de dispersion permettent, dans ce cas, d'échapper à la compétition et d'occuper des niches écologiques restées vacantes. Cette troisième approche semble la plus satisfaisante puisque les théories mécanistes ne peuvent détecter les facteurs agissant à de grandes échelles. Mais puisque les variables environnementales varient de façon non linéaire avec la surface, il faudrait reconsidérer l'axiome  $D_\gamma = \Sigma D_\alpha$ . D'après Pickett *et al.* (1987, 1989), certaines relations écologiques opèrent indépendamment de l'échelle spatiale, d'où les approches basées sur la géométrie fractale (Anand & Orloci 1997, Ritchie & Olff 1999, Huisman & Weissing 2001). Comment les espèces trouvent-elles des ressources hétérogènes en taille et en concentration ? La coexistence du plus grand nombre d'espèces dépend de la répartition dans l'espace et dans le temps de la ressource. Ce partitionnement est contraint par l'effet de la taille des organismes. Les ressources sont incluses dans des substrats, eux-mêmes inclus dans des habitats. Au sein d'un même habitat, différentes espèces de même niveau trophique vont investir différents substrats, pour aller chercher la même ressource. La distribution des habitats, du substrat, des ressources apparaît comme statistiquement similaire. Cette distribution semble régie par les lois de la géométrie fractale. L'échelle de résolution est présumée proportionnelle à la taille corporelle. Ainsi, une espèce peut fractionner l'habitat en subvolumes de taille  $w^D$ . Les espèces de grande taille sont supposées détecter puis utiliser des volumes de substrat important, mais peuvent tolérer par conséquent des concentrations en ressources faibles, et inversement pour les espèces de petite taille. Cette approche menée par Ritchie & Olff (1999) semble être prometteuse.

La prédiction de la richesse spécifique par le nombre de niches potentielles, la productivité de l'habitat, la surface, la fragmentation, repose sur l'acquisition des ressources. La richesse spécifique dépend du nombre de niches écologiques disponibles dans l'espace. Le pool taxonomique régional (diversité  $\gamma$ ) persiste par l'entretien du régime de perturbations, car la structure spatiale qui en découle garantit la coexistence de toutes les espèces léguées par l'histoire biogéographique (Blondel 1995). Ceci est tout à fait en accord avec la distribution spatiale de la richesse à l'échelle régionale, fonction des ressources, contrôlée par des variables climatiques (Wright 1983, O'Brien *et al.* 1998, O'Brien *et al.* 2000). Il est facile d'imaginer un équilibre de la communauté à l'échelle locale, dans une mosaïque instable à l'échelle régionale. Le problème crucial est de déterminer, pour chaque système écologique, la ressource limitante. Or un des enjeux fondamentaux est de relier des phénomènes se déroulant à de larges échelles e. g. variations climatiques à des processus de niveaux inférieurs et de comprendre comment l'information passe d'une échelle à une autre. Bâtir un modèle capable de retranscrire les règles d'assemblage des communautés par des variables environnementales spatialisées est la véritable pierre d'achoppement. Le risque est de diminuer tellement la fenêtre d'analyse que toute chance d'extrapolation deviendrait illusoire. De tels modèles existent (Mauchamp *et al.* 1994), mais se rapprochent de modèles à base physique. Les avancées réalisées en géostatistique, couplées à la géomatique<sup>3</sup>, ont permis la régionalisation de données jusque là ponctuelles. Des bases de données de variables abiotiques, tels les champs thermiques et pluviométriques, ont pu être constituées (Benichou & Le Breton 1987, Daly *et al.* 1994). Parallèlement, les méthodes de géostatistique appliquées à l'écologie ont montré la réelle dépendance spatiale entre la distribution d'abondance des espèces et les paramètres environnementaux (Rossi *et al.* 1992, Blanc 2000).

---

<sup>3</sup> ensemble des méthodes et techniques de l'informatique appliquées aux moyens d'acquisition, de traitement et de représentation visuelle des données géoréférencées



### I.1.3 Successions, métaclimax et écomplexe

Figurant parmi les premiers paradigmes en écologie, les modèles de successions végétales ont été élaborés par Clements (1916) sous l'angle des changements qui s'opèrent dans un système écologique depuis un état initial jusqu'au stade ultime dit « climacique ». Cette vision, déjà critiquée par Gleason (1926), dénoncée par Connell et Slayter (1977), puis Lepart & Escarré (1983), assimile la succession à un processus déterministe. Or comme le souligne Hytteborn (1986) « *Dynamics depend both upon past conditions and upon present circumstances* ». Les phénomènes de succession ne sont pas unidirectionnels : différentes trajectoires sont possibles à partir d'une origine commune, que ce soit dans la dynamique linéaire e.g. post-culturale ou cyclique e.g. sylvigénèse. D'où le passage au concept de **méta-climax** (Blondel 1995) qui considère « *l'ensemble des sous-systèmes successionnels déphasés les uns par rapport aux autres, mais tous également nécessaires au fonctionnement du système à l'échelle du paysage* ». Le régime de perturbations entretient la dynamique d'un tel système. La persistance taxonomique des communautés végétales est possible grâce à cette hétérogénéité spatiale. En ajoutant un cadre historique au déroulement des régimes de perturbations, la notion d'écomplexe enrichit celle de méta-climax.

Un écomplexe contient nécessairement davantage d'espèces que n'importe lequel des complexes le constituant. La richesse spécifique à l'échelle locale ne peut donc être égale à celle du pool spécifique, ce qui va à l'encontre des postulats d'Eriksson (1993). Pourtant métaclimax et méta-population sont indissociables car les différents flux d'individus, entre complexes, reflètent l'interdépendance des richesses locales ( $\alpha$ ) et régionales ( $\gamma$ ). En effet, l'écologie du paysage (Burel & Baudry 1999) montre, quelle que soit l'échelle considérée, des complexes de végétation connectés par des flux d'énergie, de matière et d'espèces. Par conséquent, la dynamique doit être analysée au niveau de l'écomplexe dans son ensemble, ce qui suppose avoir recours à des moyens de représentation spatiale via les systèmes d'information géographique (SIG).

Certains attributs vitaux spécifiques, en particulier la dispersion et la variabilité du recrutement dans l'espace et dans le temps, sont capitaux à analyser pour aborder les processus de coexistence, de remplacement et de diffusion des espèces dans les écomplexes (Debussche & Lepart 1992, Debussche & Iseemann 1994, Lavorel & Chesson 1995, Frost 1997, Weiher *et al.* 1998, Brachet 1999, Easterling *et al.* 2001, Mouillot *et al.* 2001). Dans une succession secondaire, l'installation d'espèces ligneuses dans des milieux pastoraux, selon différentes modalités, change radicalement l'échelle de structuration et le fonctionnement des paysages. Même si Gleason (1926) semble avoir triomphé de Clements (1916), les modèles de facilitation (Callaway 1995, Callaway & Walker 1997) peuvent cependant être considérés comme un retour aux conceptions holistiques de Clements.

### I.1.4 Prédiction spatialisée de la végétation et de sa richesse spécifique

Depuis les travaux de Humboldt, tenter de relier le type de végétation et sa distribution géographique aux paramètres de l'environnement demeure un enjeu majeur en écologie. Cet enjeu s'inscrit dans une stratégie dissymétrique de l'analyse des données (Chessel & Mercier 1993). L'idée est de pouvoir relier le patron d'assemblage des communautés végétales à des variables environnementales spatialisées.

L'espace géographique peut être analysé comme un ensemble de points en relation topologique, chaque point i.e. le pixel étant l'unité élémentaire d'information. La question récurrente entre réductionnisme et holisme reprend ici tout son sens. En effet, les démarches modélisatrices divergent selon les postures adoptées. Soit la dynamique interne à l'échelle  $\alpha$  détermine la structure et la dynamique à une échelle plus large, soit au contraire, ce sont des paramètres à l'échelle d'une communauté qui pilotent les processus-clé de la dynamique des écosystèmes. Les modèles individu-centré (MIC) visent à la compréhension des propriétés des systèmes écologiques à partir des propres caractéristiques des éléments qui les composent, et de leurs interactions (Lomnicki 1992). Ces modèles sont capables de fournir des états du système au niveau de la population et des individus (Caswell & John 1992, DeAngelis & Rose 1992). Les MIC se caractérisent par un niveau de détail qui permet de tenir compte des interactions biotiques fines à l'échelle locale, donc de pouvoir rendre compte du partitionnement des ressources

dans un environnement fluctuant (Dieckmann *et al.* 1997, Gronewold & Sonnenshein 1998). Ils sont essentiellement appliqués aux complexes forestiers, via les approches par *gap-models* (Shugart 1984). En effet, les traits d'histoire de vie de la grande majorité des arbres sont connus et permettent de paramétrer de tels modèles. En revanche, ceux de toutes les espèces composant une communauté prairiale ou de pelouses reste un grande partie méconnue (Lavorel *et al.* 1997, Lavorel *et al.* 1998, Lavorel & Garnier 2002). Notre position est donc empreinte d'une vision holistique, dans la mesure où nous estimons ne pas posséder l'ensemble des éléments permettant de paramétrer la distribution spatiale de chaque espèce via les propriétés écophysologiques et démographiques. Même si des bases de données sur les traits de vie sont en place (Grime *et al.* 1988, Thompson *et al.* 1997, Gachet *et al.* 2002), les paramètres physiologiques ne sont pas disponibles pour chacune d'elles.

Dans la littérature, la modélisation spatiale des communautés végétales est envisagée, soit au simple titre de la prédiction (Davis & Goetz 1990, Carpenter *et al.* 1993, Ostendorf & Reynolds 1993, Franklin 1995, Zimmermann & Kienast 1999, Fisher & Gilgen 2002), soit comme outil d'aide à la gestion et à la conservation (Fischer 1990, Lees & Ritman 1991, Brown 1994, Chevallier & Daudelin 1996, Nilsen *et al.* 1998, Cawsey *et al.* 2002, Lehmann *et al.* 2002b). La modélisation spatiale de la richesse floristique consiste surtout en la délimitation des aires de conservation ou de « points chauds de diversité » (*Biodiversity Hotspots*) (Richerson & Lum 1980, Miller 1986, White & Miller 1988, Hill 1991, Malyshev *et al.* 1994, Wyler & Spichiger 1994, Huntley *et al.* 1995, Heikkinen 1996, Heikkinen & Neuvonen 1997, Lauver 1997, Wohlgenuth 1998, Roy & Tomar 2000, Lehmann *et al.* 2002a, Lehmann *et al.* 2002b). La prédiction spatiale des communautés végétales est également abordée en relation avec le réchauffement climatique (Brzeziecki *et al.* 1995, Kienast *et al.* 1998, Iverson & Prasad 2001).

Bien que les auteurs s'accordent sur l'importance voir la primauté des **Anciens Modes d'Occupation du Sol** (AMOS) sur la structure et le fonctionnement des systèmes écologiques (Mouillot *et al.* 2001, Weber *et al.* 2001, Matsinos & Troumbis 2002, Peters 2002), la modélisation spatialement explicite des communautés et de leur richesse n'en tient pas compte. L'étude des successions secondaires, liées à la déprise agricole, nécessite pourtant de considérer ces antécédents cultureux (Lepart & Escarre 1983, Prevosto 1999, Sciama 1999).

### **I.1.5 Déprise pastorale dans les montagnes sous influence méditerranéenne**

#### **I.1.5.1 Le poids de l'anthropisation : un héritage bioculturel**

Les données archéologiques, étayées par la palette des outils paléoenvironnementaux (Reille *et al.* 1996, Carcaillet 1998, Riser 1999, Lopez-Saez *et al.* 2001, Verdin *et al.* 2001), témoignent d'une occupation précoce des espaces montagnards méditerranéens (Riser 1999, Roberts *et al.* 2001). Si la végétation des montagnes méditerranéennes s'installe vers 15 000 ans B.P.<sup>4</sup>. (Reille *et al.* 1996), les conséquences de l'activité anthropique se sont fait sentir des 7000 ans B.P. L'amoindrissement, voire la disparition des chênaies à feuilles caduques et leur remplacement par des chênaies à feuilles persistantes en est la première manifestation. Puis la régression de *Abies sp.* par rapport à *Fagus sp.* témoigne d'une emprise de l'action humaine sur les écosystèmes montagnards. De plus, les fruticées sont attestées comme terme ultime de l'impact anthropique en Dalmatie, dans le Rif, en Corse et le Haut-Atlas (Reille *et al.* 1996). L'ensemble des données paléoenvironnementales convergent, depuis le Rif marocain en passant par les Alpes du Sud jusqu'en Grèce, pour signifier le défrichement précoce de ces espaces montagnards. Force est de constater que depuis 7000 ans, la végétation des montagnes méditerranéennes a été profondément remaniée et façonnée par les actions anthropiques, les espaces pastoraux montagnards dérivant d'une végétation forestière (Douguedroit 1976).

---

<sup>4</sup> Before Present

Selon les types d'activités, leur intensité et leur durée, les actions anthropiques ont contribué à sélectionner des espèces et façonner des milieux. Sur la montagne de Lure, Pech et al. (1995) constatent que le pâturage a entretenu et même favorisé les processus morphogéologiques méditerranéens, notamment la cryoclastie<sup>5</sup>, l'hydroclastie<sup>6</sup> et les faciès d'érosion. La substitution pérenne de l'espace forestier par un espace à vocation agricole ou pastorale se caractérise par la perte du cortège dendrologique et de sa flore commensale. Cette substitution ne s'est pas faite au hasard. L'homme néolithique a dû aménager son espace afin de pourvoir à sa sédentarisation (Roupinel 1932). Il en résulte un partage du territoire, en trois catégories, que les Romains énoncèrent : *Ager* (espace agricole), *Saltus* (espace intermédiaire) et enfin *Sylva*, espace forestier lui-même scindé en deux : la *sylva glandifera*, forêt nourricière, de parcours pastoral et la *sylva minutea*, forêt source d'énergie (Bary-Lenger & Nebout 1993). La logique de la primauté agricole (*Primum vivere*) aurait pu, et même dû, conduire à la quasi-disparition de la forêt (Gaiffé & Bruckert 1990). Or au rythme de l'accordéon démographique, elle est toujours restée présente dans le paysage européen (Corvol-Dessert 1993). Pour Valadas (1991), son salut s'explique par l'entrave aux pratiques agronomiques soit, de nature géomorphologique e.g. pente excessive, blocs affleurants soit, de nature pédologique e.g. hydromorphie, pauvreté chimique (Valadas 1991). Aux dires de Schaeffer (1966), la forêt ne serait-elle pas la cendrillon de l'agriculture?(Schaeffer 1966). Cependant, devant l'émergence d'une nouvelle école de pensée (Koerner 1999), la mise en valeur d'un territoire pourrait être formalisée autour de la dichotomie dominant/dominé, maître/esclave, ce dernier, recevant une portion de territoire, devait la cultiver quels que soient les obstacles géomorphopédologiques (Dambrine, comm.pers.). L'hétérogénéité paysagère, observée de nos jours, représente donc un compromis entre les potentialités naturelles et les conséquences encore actives de l'ancienne pression de la société montagnarde. En précurseur, Flahault, dans son traité sur la distribution géographique des végétaux dans la région méditerranéenne française, signalait déjà que « *les observations que nous poursuivons depuis seize ans nous ont convaincu que, dans tous les cas, les substitutions d'espèces doivent être attribuées à l'intervention de l'homme, volontaire ou inconsciente* » (Flahault 1897).

Ces relations dialectiques entre sociétés et milieux conduisent à aborder les individus et leurs comportements sociaux comme partie intégrante des systèmes écologiques dans lesquels se déroulent leurs activités. Ces relations débouchent sur la notion d'**anthroposystème**, système complexe et objet hybride (Lévêque 2000). Les sociétés montagnardes, pour leur survie, ont dû s'appuyer sur des ressources variées et les optimiser (Blanchard 1938-1956, Douguedroit 1976, Réparaz de 2000). Après que les détenteurs du foncier aient exercé leur pouvoir coercitif, la répartition spatiale des espaces agro-pastoraux a été déterminée par des descripteurs et des facteurs écologiques, notamment l'altitude et la durée d'ensoleillement. Les traces de culture en terrasses, l'épierrement, les techniques d'irrigation gravitaire sont encore observables dans les paysages actuels. Des systèmes agro-sylvo-pastoraux e.g. plantations d'arbres fruitiers avec des cultures annuelles ou mélézins pâturés, se sont développés en réponse aux aléas climatiques très accentués dans ces régions (Douguedroit 1976, Choissnel 1986, Tabeaud *et al.* 1988). Face à l'exiguïté des surfaces productives disponibles, les espaces pastoraux ont, même parfois, supporté des cultures de chanvre, de lin, de pomme de terre ou de seigle (Blanchard 1938-1956, Mallen 2000, Réparaz de 2000).

A toutes les échelles du vivant, la diversité biologique et écologique a été marquée par l'empreinte de l'homme, ce qui fonde le concept d'**héritage** ou de **patrimoine bioculturel**. Celui-ci est la résultante des interactions entre l'homme, l'environnement et la diversité biologique. A l'échelle de la diversité infra-spécifique, les créations de races ou de variétés locales sont autant de stigmates de la manipulation de la diversité biologique par l'homme. A l'échelle de la diversité spécifique, ce sont toutes les formes du façonnement du végétal, e.g. les arbres d'émondes ou têtards, qui constituent les manifestations de l'héritage bioculturel. Finalement, c'est l'ensemble

<sup>5</sup> Fragmentation d'une roche par des différences brutales entre les températures diurnes et nocturnes (Foucault & Raoult 1995)

<sup>6</sup> Fragmentation d'une roche par la pression de l'eau qui gèle (Foucault & Raoult 1995)

de l'espace qui se trouve anthropisé. Les modèles concentriques d'organisation de l'espace rural comme le modèle de Von Thünen (Sklar & Costanza 1991), repris et conforté par les travaux de (Roupinel 1932), ont produit des gradients de fertilité, qui jouent encore sur la répartition spatiale de certaines communautés végétales. La notion d'héritage bioculturel, plutôt que d'intégrer l'homme dans la Nature de façon fixiste, renvoie les actions anthropiques comme moteur de la diversité biologique. Comme l'estiment Blondel & Arranson (1995), l'activité agro-sylvo-pastorale pluriséculaire, dans le bassin méditerranéen, fut très probablement source de diversité et d'hétérogénéité paysagère. Ces activités pluriséculaires ont permis de dégager et maintenir des espaces intra-forestiers ou marginaux accueillant aujourd'hui environ 40% de la flore menacée prioritaire (Olivier *et al.* 1995). Devant l'exode rural, ce patrimoine bioculturel est peu à peu abandonné, et finalement menacé par la reconquête forestière des espaces agro-pastoraux.

#### **I.1.5.2 Une déprise rurale continue depuis le début du XX<sup>e</sup> siècle**

Déforestation, surpâturage se poursuivent jusqu'au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, apogée de la pression démographique dans l'espace montagnard (Bätzing & Dickhörner 2002). Les prémices de la modernisation de l'économie vont amorcer l'exode rural. Cette tendance apparaîtra dans le Sud de l'Europe, notamment dans le Sud de la France et dans le Nord de l'Espagne. La population tombe rapidement au-dessous du seuil de renouvellement ou/et de solidarité réciproque, la valeur vénale des terres que personne n'achète s'effondre en même temps (Veyret 1954). Dans les montagnes méridionales, les géographes du début du XX<sup>e</sup> siècle annoncent déjà l'exode rural (Réparaz de 2000). Par exemple, entre 1837 et 1905, la Haute-Provence a vu passer 18% de ses communes sous la barre des 100 habitants, voir même des abandons totaux comme à Bédéjun ou à Chaudun dans les Hautes-Alpes. Visionnaire, Roupinel (1932) décrit la déprise agricole en ces termes : *“ Il n'est pas certain que les situations à reprendre en régression incessante ne soient pas pires au retour qu'à l'aller !...La campagne qui se ruine sous nos yeux n'a pas vraiment subi l'Homme. A son service, elle a souvent perdu sa santé. Les terres qu'on abandonnait jadis à la jachère étaient retirées à une forêt qui les avait entretenues d'humus. Celles qu'on restitué à l'herbe, et à la friche sont retirées souvent à une culture qui les épuisa. Sur les plateaux et sur les pentes, ce qu'on rend à la Nature, c'est une glèbe livrée depuis longtemps sans défense au ruissellement qui l'a dépouillée de ses éléments, de sa chair, pour ne lui laisser que ses pierres, ses os ! »*. Il poursuit *“ Sous nos yeux, c'est une régression continue des cultures qu'entraîne la dépopulation des villages ”*. *“ Bientôt peut-être la durée (de l'abandon) en sera assez grande, la reprise humaine assez tardive, pour que les taillis de la forêt aient le temps de rentrer sur les lieux dont les chassa le labour humain ”*. Venant s'ajouter aux disparités socio-économiques entre plaines et espaces montagnards, la majorité des ruraux vont se précipiter massivement, durant la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle, vers les grandes agglomérations (Bätzing & Dickhörner 2002). Dans les Alpes françaises, le nombre d'exploitations abandonnées a atteint 2.8% par an en moyenne en l'espace d'une décennie, soit 3.8% de surface cultivée en moins. Cet abandon se fait aux dépens des élevages bovins. La composition des cheptels de l'espace alpin français se compose de 68% d'ovins et de 24% de bovins (Götz *et al.* 2002). La dynamique d'enfrichement ne semble pas s'enrayer malgré des mesures de soutien spécifiques pour les régions de montagnes, telles la PMEE (Prime pour le Maintien des Elevages Extensifs) ou la PCO (Prime Compensatoire Ovine).

Aujourd'hui, au sein des écosystèmes montagnards méditerranéens, les logiques socio-économiques concourent à une gestion de plus en plus extensive du territoire. Devant la rémunération déficitaire des produits forestiers, les complexes forestiers font l'objet d'itinéraires de gestion proche de la protection physique, se traduisant par un arrêt de toutes exploitations forestières. La déprise pastorale oblige les pouvoirs publics à maintenir l'activité pastorale. Cette baisse dans le régime de perturbations peut-elle avoir des conséquences sur la persistance taxonomique et écologique des communautés végétales en présence?

### I.1.5.3 Conséquences sur la persistance taxonomique et écologique des communautés végétales

La géomorphologie complexe des espaces montagnards, couplée à la diversité des couvertures pédologiques, concourent à une forte diversité inter-habitat (diversité  $\beta$ ). A cette hétérogénéité spatiale se couple une variabilité temporelle, des perturbations et des gradients climatiques, à laquelle vient s'ajouter celle des pratiques agrosylvopastorales. Leur importance est capitale dans la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes (Barbaro 1999, Barbaro *et al.* 2001). La persistance taxonomique et écologique pourrait être remise en cause lorsque le régime de perturbations dévie fortement de celui dans lequel les espèces ont évolué. La chute ou l'arrêt de la gestion de tout ou partie de l'espace en permettant l'installation de semis ligneux, conduit au développement de plusieurs strates de végétation et à la fermeture progressive du couvert forestier. Les conséquences sont toujours une fonction de l'état de la mosaïque paysagère et de ses trajectoires d'évolution car chaque écosystème est issu d'une histoire singulière.

#### I.1.5.3.1 Monopolisation des ressources et de l'espace

En l'absence de perturbations de la strate herbacée, la dominance des espèces pérennes sur les annuelles et les bisannuelles est inéluctable. L'abandon du pâturage conduit à une augmentation de la biomasse totale, amplifiant les modifications micro-climatiques au niveau du sol (Dutoit 1995, Grossi 1995).

Une des conséquences de l'appauvrissement des phytocénoses est le rétrécissement des niches écologiques (Grubb 1977) d'où l'extension et la monopolisation des ressources par quelques espèces. De nombreuses poacées sociales envahissent alors les espaces pastoraux et forment des faciès très denses. Le cas de *Festuca paniculata* à l'étage subalpin (Jouglet *et al.* 1992), de *Brachypodium retusum*, à l'étage méditerranéen et supraméditerranéen, ou de *B. pinnatum* à l'étage collinéen, montagnard et oroméditerranéen ont été étudiés en détail (Bobbink & Willems 1987, Dutoit 1995, Vanpeene Bruhier 1998, Barbaro 1999, Willems 2001). Toutefois, la dynamique d'envahissement de *Brachypodium pinnatum* pourrait également résulter des dépôts atmosphériques azotés excédentaires (Bobbink *et al.* 1988).

L'affaiblissement des autres populations végétales entraîne une baisse de productivité de ces espaces pastoraux suivant les résultats de Hector *et al.* (1999). A terme, cette érosion floristique à l'échelle régionale (diversité  $\gamma$ ) peut entraîner une recrudescence d'espèces invasives (Vitousek 1990, Morton & Law 1997, Cui & Chen 1999, Dukes 2001, Lyons & Schwartz 2001). Ces espèces peuvent, par le jeu de rétroactions, modifier le régime de perturbations.

#### I.1.5.3.2 Modification du régime de perturbations

Un continuum forestier, dans lequel les espaces ouverts font office d'îlots, provoque la discontinuité dans les flux de matière et d'énergie, ainsi que la dissémination et la dispersion des taxons dans l'écosystème.

La persistance dans le sol d'une banque de graines pourrait améliorer la résilience des communautés face à cette mutation. La banque de graines du sol représente une stratégie de régénération qui maximise la valeur adaptative des populations face aux variations stochastiques de l'environnement (Grime & Hillier 2000). L'érosion floristique, consécutive à la déprise agricole, peut avoir des conséquences à long terme sur le recrutement de la végétation dominante actuelle. En effet, cette érosion, à l'échelle des communautés et du paysage, pourrait être une indication de la perte probable des propriétés des écosystèmes provenant de l'incapacité de la végétation dominante en place à se régénérer (Grime & Hillier 2000). La banque de graines du sol constitue un réservoir génétique latent. Encore faut-il qu'elle soit capable de remplir ce rôle (i) par une bonne similarité avec la végétation en place (ii) qu'elle puisse s'exprimer par le maintien d'un régime de perturbations adéquates.

La modification du type de perturbation est lourde de conséquence. Ainsi l'écobuage est une pratique de gestion des espaces pastoraux qui a été employée traditionnellement depuis des centaines d'années (Buffière *et al.* 1991, Carcaillet 1998, Ferrandis *et al.* 1999b, Calvo *et al.* 2002). Certaines espèces se sont adaptées à ce régime de

perturbations. Cependant, cette pratique, lorsqu'elle est mise en oeuvre dans des écosystèmes jusque là non concernés, peut entraîner une baisse dramatique de la richesse spécifique des phytocénoses. En particulier, des espèces pyrophytiques, e.g. le brachypode penné (*Brachypodium pinnatum*), monopolisent l'espace et empêchent toute colonisation (Vabre & Perez-Chacon 1985).

L'intrication des différentes strates ligneuses et l'accumulation de nécromasse peuvent augmenter les risques de propagation des incendies dans les complexes forestiers (Barbero & Quezel 1988). Ces derniers favorisant des espèces et des groupes fonctionnels adaptés e.g. tremble (*Populus tremula*), pin noir (*Pinus nigra*) modifient la dynamique des communautés initialement établies. En Floride, suite à l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des incendies, *Melaleuca quinquenervia* forme des peuplements monospécifiques particulièrement adaptés à l'occurrence des incendies et bloque la dynamique naturelle (Woodward 1993).

A l'inverse, la baisse de fréquence dans le régime de perturbations peut conduire, au niveau local (diversité  $\alpha$ ), à l'extinction de certaines populations. Notamment, les populations d'espèces à haute valeur patrimoniale, telles certaines orchidées (Dutoit 1995, Barbaro 1999), sont menacées, compte tenu de leur faibles effectifs. Cependant, la stratification verticale associée à la répartition spatiale des espèces ligneuses colonisatrices, augmente localement l'hétérogénéité spatiale. Ceci peut conduire à l'augmentation de la richesse spécifique alors qu'elle s'érode globalement au sein de l'écosystème (diversité  $\gamma$ ), en raison de l'effet de taille ou de lisière. Dans tous les cas, la recolonisation ligneuse opère un changement qualitatif et quantitatif de la végétation. Dans les complexes forestiers, en l'absence d'exploitation forestière, la mort synchrone de peuplements issus de reboisement risque de déstabiliser des versants entiers. Le cas des peuplements RTM est particulièrement démonstratif à cet égard.

Les modifications de régime de perturbations déstabilisent l'ensemble du réseau trophique, depuis sa base via la persistance des populations et communautés végétales (Tatoni 1992, Barbaro 1999, Sciama 1999, Saïd 2000), en passant par les entomocénoses (Steffan-Dewenter & Tscharrnke 2002) et l'avifaune, sans oublier les décomposeurs et organismes ingénieurs de la boucle de recyclage de la matière organique (Grossi 1995, Gange & Brown 2002).

#### **I.1.5.3.3 Perte « d'attractivité »**

Un préjudice esthétique résulte de la fermeture et de la banalisation du paysage suite à la déprise pastorale. Pour Baudry et Deffontaines (1988), la déprise agricole définie comme « *une perception de changements de systèmes liants activités et espaces, (...) changements jugés comme une régression* » et résultant « *d'un laisser-faire et non d'un choix d'un nouveau mode de gestion* », provoque de vives tensions entre des acteurs locaux, soucieux de la pérennité de leurs activités, et des décisions politiques parfois jugées arbitraires. Le développement concomitant de l'écotourisme et d'un tourisme culturel s'accompagne d'une demande croissante en matière de qualité et de connaissance des paysages. La détérioration et la disparition du patrimoine culturel bâti et non bâti, résultant des activités pluriséculaires de l'homme, est un frein à cette activité économique, pourtant cruciale dans des secteurs où la sauvegarde des exploitations agricoles passent par la pluriactivité. Derrière un paysage qui semble immuable, se profile un ensemble d'activités agricoles, forestières et touristiques qui perdurent grâce à tout ce que véhicule un paysage (Josselin *et al.* 1995). Cet enjeu n'est pas envisagé dans ce travail. Cette préoccupation doit être présente car *in fine* « *les connaissances scientifiques sont fondamentales en tant qu'instrument de développement mais elles ne doivent pas imposer des perceptions à la place des choix sociaux : la moralité d'un acte est fonction de l'état d'un système au temps où il est accompli. Le référentiel est d'ordre social et socio-économique* » (Blondel 1995).

#### **I.1.6 Objectifs, hypothèses et questions de recherche**

En Europe, l'agriculture renonce de plus en plus à entretenir les surfaces non rentables. La forêt gagne de l'espace. Face à ce défi « *d'entretenir autant qu'il est nécessaire, retourner à une dynamique naturelle dans la*

*mesure du possible* » (Bächtold 2002), l'aménagement du territoire comporte obligatoirement des exigences contradictoires, d'une part, l'évolution inévitable du paysage, d'autre part, le soucis de préservation de ce paysage. Cette thèse s'inscrit dans le cadre de la gestion durable de l'espace rural et de la conservation de la biodiversité dans les montagnes calcaires sous influence méditerranéenne.

Ce travail consiste à démontrer comment un écosystème peut évoluer sans perdre de ses capacités de persistance taxonomique et écologique. Il vise à préciser comment le maintien de l'élevage extensif permettrait de maîtriser la dynamique de recolonisation ligneuse des espaces pastoraux du bassin versant du Petit Buëch. L'hypothèse centrale de la thèse prédit que les communautés végétales sont structurées selon un continuum hiérarchisé (Pickett *et al.* 1987) impliquant des réponses complexes d'espèces vis à vis de facteurs historico-écologiques que sont, d'une part les niveaux de stress abiotiques et de perturbations, et d'autre part les anciens modes d'occupation et de mise en valeur du sol.

Nos objectifs sont triples. Il s'agit de

1. Caractériser l'organisation des communautés végétales et leur richesse spécifique dans les complexes forestiers, agro-pastoraux et dans leur phase de recolonisation ligneuse.
2. Evaluer le rôle fonctionnel de la richesse floristique sur le fonctionnement actuel d'un écosystème.
3. Représenter spatialement ces complexes, leur richesse spécifique et leur dynamique dans un contexte de déprise pastorale.

Le poids de l'anthropisation dans le déterminisme de la structuration des communautés végétales place notre problématique dans le champs de l'écologie historique. Si la part de variation de l'organisation des communautés, expliquée par les facteurs historiques, est importante pour de nombreux écosystèmes (Peterken & Game 1984, Bravard *et al.* 1986, Couderc 1991, Dubois 1991, Hermy 1994, Leiva *et al.* 1997, Wulf 1997, Girel & Manneville 1998, Koerner 1999, Motzkin *et al.* 1999, Bossuyt & Hermy 2001), il se pourrait que, dans l'espace montagnard, les facteurs et descripteurs écologiques prennent plus d'importance que les facteurs historiques, si bien que les modifications du régime de perturbations perdraient, elles, de leur influence.

Pour valider l'hypothèse centrale, il faut construire un modèle qui soit capable de retranscrire l'organisation spatio-temporelle des communautés selon des facteurs historico-écologiques. Les questions de recherche qui en découlent sont :

1. Quelle est la hiérarchie des facteurs d'organisation des communautés dans les complexes forestiers, agro-pastoraux et leur phase de recolonisation? Quels sont les mécanismes en jeu dans la persistance taxonomique de ces communautés ? Le poids de l'Ancien Mode d'Occupation du Sol est-il plus important que celui des descripteurs et des facteurs écologiques ?
2. En quoi la persistance taxonomique peut-elle avoir des répercussions sur la persistance écologique ? Quelle est la contribution des différents éléments d'un système à sa persistance écologique ? L'hétérogénéité paysagère actuelle est-elle garante de la persistance taxonomique des communautés végétales ?
3. Comment intégrer ces paramètres pour réaliser une modélisation spatialement explicite des espèces menacées, de la végétation et de sa diversité floristique ? Quelles sont les répercussions en terme de gestion et d'aménagement de l'espace rural ?

Se placer à l'échelle d'un écosystème résulte de notre volonté de mettre en adéquation les processus écologiques et socio-économiques. En effet, c'est à ce niveau qu'opèrent les variables de contrôle des régimes de perturbations (Figure. 1). Puisque la persistance taxonomique au sein d'une communauté est régie par le réglage des régimes de perturbation, nous pensons pouvoir opérer plus facilement un passage entre recherche et gestion. Comme le souligne Blondel (1995), l'enjeu en matière de conservation est de connaître « *le niveau d'emboîtement des échelles d'espaces qui soit le plus favorable à l'entretien et à la restauration de la biodiversité* ».

Une première étape consiste à acquérir une base de données géoréférencées la plus exhaustive possible sur les facteurs historico-écologiques. Comme les processus de recolonisation ligneuse ne peuvent s'envisager sans une approche diachronique, la base de données SIG contient également des informations multitudes. L'ensemble de ces informations sera utilisé, d'une part pour bâtir le plan d'échantillonnage et d'autre part, pour relier les facteurs historico-écologiques spatialisés aux observations servant à calibrer les modèles. Nous serons alors en mesure de répondre à la première question.

Pour répondre aux questions suivantes, la productivité des communautés sera abordée sous l'angle de la biomasse herbacée, selon un gradient de succession tenant compte de l'ancien mode d'occupation au sol. Emboitant le même dispositif expérimental, l'analyse de la banque de graines du sol nous apportera des éléments sur la richesse potentielle des différentes communautés. Son analyse permettra de vérifier si la restauration écologique par la banque de graines des espaces agro-pastoraux en déprise est envisageable. Au sein des écotones forêts-espace pastoraux, nous testerons si la composition du pool spécifique des complexes forestiers influence la dynamique de recolonisation observée.

La modélisation spatiale a guidé toute la démarche et les choix méthodologiques permettant de tester les différentes questions de recherche. Le chapitre suivant présente ces différentes étapes dans l'ordre suivant:

1. Présentation et atouts du site d'étude dans le cadre de recherche
2. Comment échantillonner, dans un cadre probabiliste, les objets sur lesquels porteront les observations ?
3. Quels outils, quelles mesures et quels dispositifs expérimentaux seront utilisés sur ces unités d'échantillonnage ?
4. Comment formaliser les modèles pour mettre en évidence les phénomènes étudiés ?



## I.2 METHODES et OUTILS

### I.2.1 Caractéristiques et originalité de la zone d'étude

#### I.2.1.1 Situation géographique

Le bassin versant du Petit-Buëch se situe dans le département des Hautes-Alpes (05) à environ dix kilomètres au Nord-Ouest de Gap (Figure. 2).

A l'extrémité Nord de la région naturelle du Gapençais, entre le Massif du Dévoluy et la vallée du Champsaur, cette zone est ceinturée par les chaînons du Pic de Gleize (2 161m) à l'Est, du Raz-de-Bec (2 385m) au Nord, du Pic de Bure (2 709m) à l'Ouest et enfin celui de Charance au Sud (1 903m). Cet ensemble, que le cours du Petit-Buëch entaille globalement du Nord au Sud, est vaste de 57,3 km<sup>2</sup>.

D'un point de vue administratif, cette zone recoupe les territoires communaux de Gap, Rabou et la Roche des Arnauds.

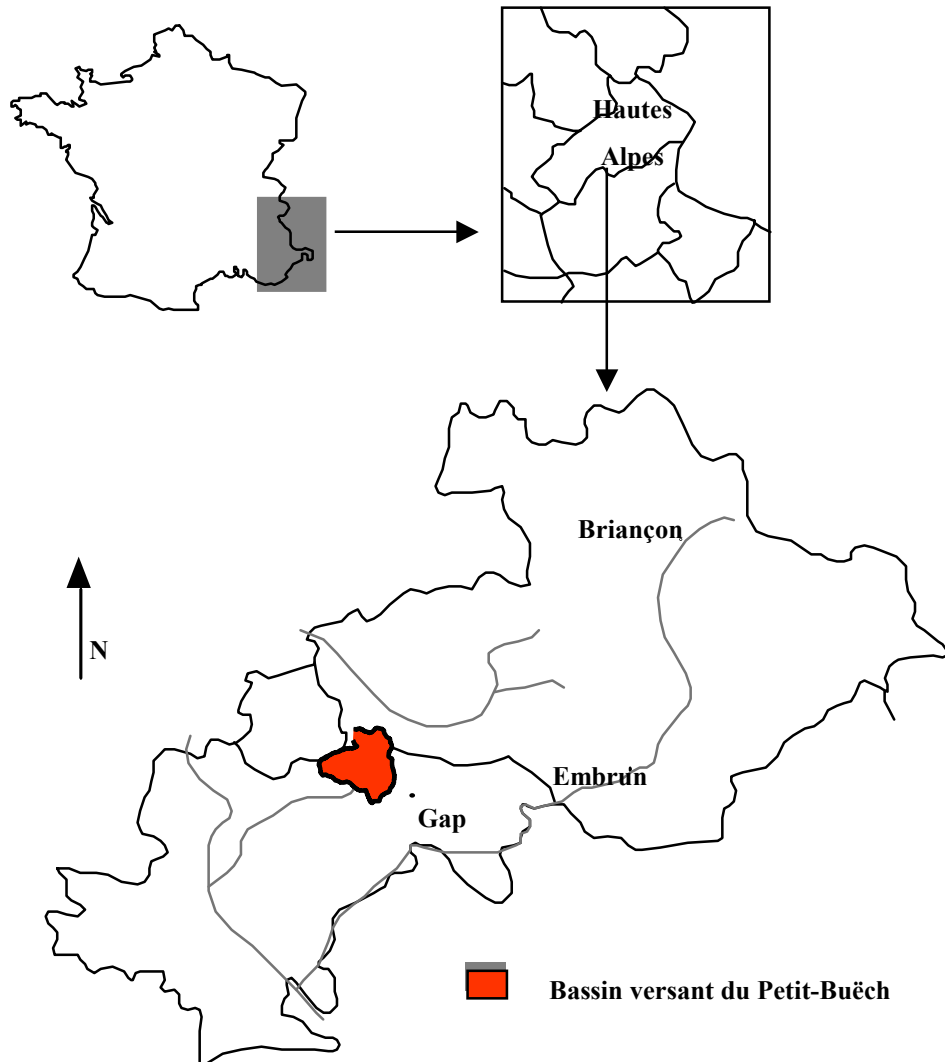


Figure 2 : Localisation géographique du bassin versant du Petit-Buëch

### **I.2.1.2 Atouts dans le cadre expérimental**

#### ***I.2.1.2.1 De la botanique...***

Des herborisations de l'abbé Chaix, aux découvertes et travaux récents sur de nouveaux taxons comme le *Cotoneaster* de Rabou (*Cotoneaster raboudensis*) (Flinck *et al.* 1998), la vallée du Petit-Buëch et le site de Chaudun ne manquèrent pas d'attirer l'attention de nombreux botanistes depuis trois siècles (Braun-Blanquet 1926, Alleizette C. d' 1931, Vidal 1979, Chas 1994). Ce haut lieu de l'endémisme français (LeSouef 1997) est inscrit dans le site Natura 2000 n°FR9301511 DEVOLUY-DURBON-CHARANCE (<http://natura2000.environnement.gouv.fr/sites/FR9301511.html>).

Dans le cadre du volet « forêt de montagne » de la Convention Alpine, les travaux antérieurs se sont orientés sur le Bois du Chapitre, aujourd'hui Réserve Biologique Domaniale. Ces recherches ont balayé un vaste champ disciplinaire depuis l'étude structurale des peuplements forestiers à différentes échelles (Mortier 1990, Sandoz 1993) en relation avec un diagnostic phytoécologique (Varese 1993) et pédologique (Caner 1994), avec la reconstitution de la végétation actuelle (Blanchard 1995) et ancienne (Thinon 1995) en passant par un examen des entomocénoses (Abgrall 1993, Soutrenon 1994). Ces travaux mettent en évidence le potentiel scientifique de la zone.

#### ***I.2.1.2.2 ...aux héritages bioculturels forestiers***

En 1999, à l'occasion d'un programme de recherche initié par le GIP ECOFOR sur le thème « *Biodiversité et gestion forestière* », les recherches se sont attachées à caractériser les impacts de la gestion forestière sur la biodiversité dans le bassin versant du Petit Buëch (Marage 1999, Merle 1999, Marage 2000). Parallèlement, un programme LIFE « *Héritage Bioculturel Forestier* » a permis de cerner l'historique des pratiques agro-pastorales (Betinas 2000, Mallen 2000) et forestières (Lamoisson 2000, Gimbert 2001), et de les mettre en perspective pour améliorer la mise en valeur touristique du bassin versant du Petit Buëch.

### **I.2.1.3 Climat**

L'analyse climatique est fondée, d'une part, sur les données issues du modèle AURELHY de Météo France (Benichou & Le Breton 1987) et, d'autre part, sur les postes météorologiques de Gap, de Saint Etienne en Dévoluy et de la station de l'Institut de RadioAstronomie Millimétrique (<http://www.iram.fr>) située sur le plateau de Bure.

L'Analyse Utilisant le RELief pour l'Hydrométéorologie (AURELHY) a été conçue pour cartographier automatiquement des champs pluviométriques (Benichou & Le Breton 1987, Choissnel & Jacq 1998), puis étendue et validée pour les champs thermiques. La méthodologie consiste, après sélection des éléments de relief pertinents par ACP, à réaliser une régression linéaire multiple sur ces prédictors, puis à interpoler par krigeage les résidus de cette régression. La reconstitution des champs se fait au terme de cette démarche. Cette méthode d'interpolation spatiale est basée sur la période référence 1961-1990 de 1342 postes pluviométriques et thermiques. La résolution spatiale est kilométrique avec une précision cartographique inférieure à 500 m. La résolution temporelle est mensuelle. Ce modèle, combiné à d'autres variables climatiques physiques, permet d'appréhender le climat local ou topoclimat au sens de Choissnel (1992).

La période, pour les postes météorologiques de Gap (X= 890083, Y=1950090, 735m) et Saint Etienne en Dévoluy (X= 880057, Y= 1907027, 1350m), s'étend de 1985 à 1997. Les valeurs du poste météorologique automatisé de la station de l'IRAM sont extraites de la période 1988-2000.

Par ailleurs, une synthèse cartographique de la situation climatique du bassin versant du Petit Buëch dans l'arc alpin français, est présentée en annexe C.

### I.2.1.3.1 Précipitations

- Hauteur totale mensuelle et annuelle

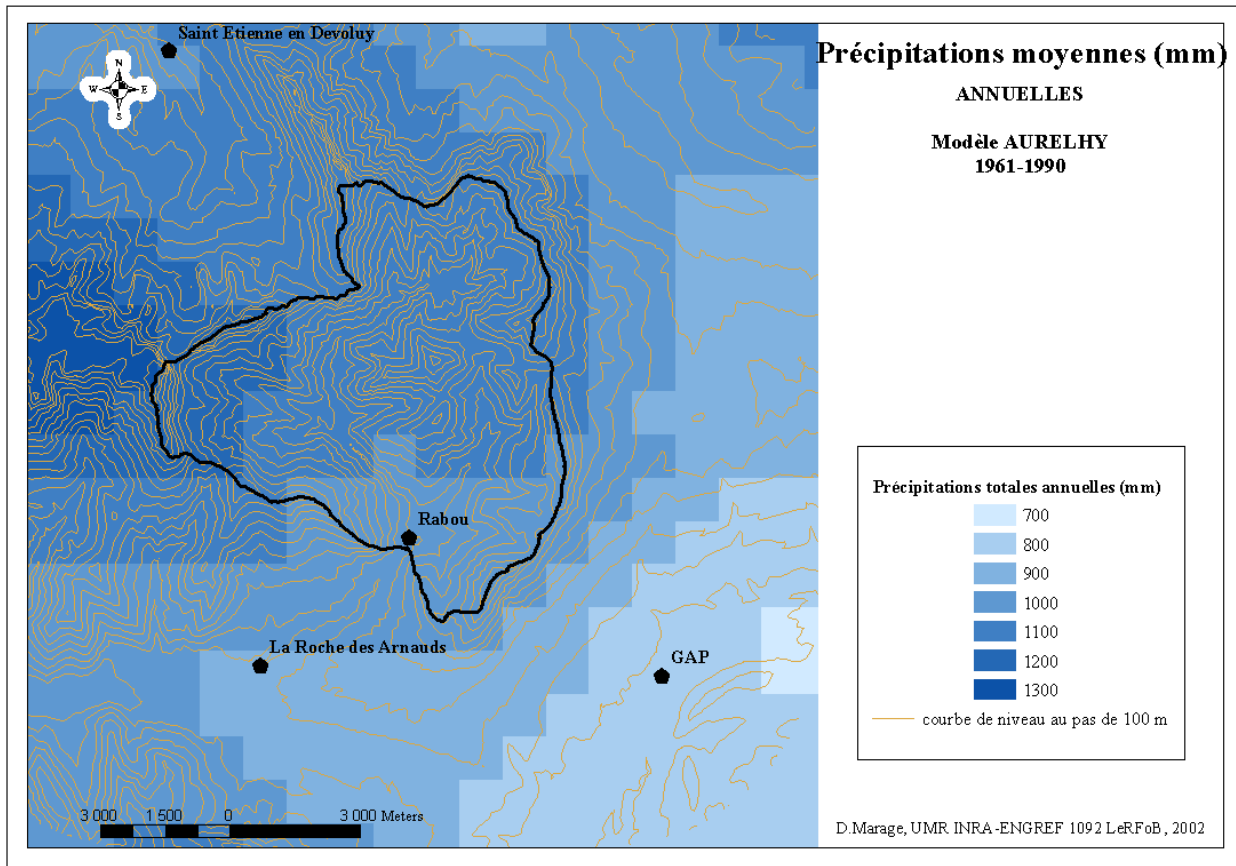


Figure 3 : Carte des précipitations moyennes annuelles (mm) issue du modèle AURELHY Météo-France (1961-1990)

Le bassin versant reçoit, en moyenne,  $1138 \pm 66$  mm d'eau par an pour une tranche altitudinale comprise entre 1050m et 2709m (Tab. I). Un gradient de précipitations orienté SE-NO est nettement visible (Figure. 3). Il est caractérisé par un maximum de précipitations sur le plateau de Bure et son rebord oriental. Ce gradient persiste pour les valeurs mensuelles de janvier et juillet (Annexe.D1 et D2).

Tableau I. Hauteur des précipitations mensuelles moyennes pour les postes de Gap<sup>1</sup>, Saint Etienne en Devoluy<sup>1</sup> en comparaison avec celles du bassin versant du Petit Buëch<sup>2</sup> (<sup>1</sup>période 1985-1997, <sup>2</sup>période 1961-1990).

	Janvier (mm)	Juillet (mm)	Total (mm)
Gap (735 m)	$69 \pm 47$	$49 \pm 33$	$908 \pm 190$
St Etienne en Dévoluy (1350 m)	$88 \pm 68$	$65 \pm 42$	$1165 \pm 233$
Bassin Versant Petit Buëch (1582 m)	$99 \pm 5.0$	$54 \pm 4.0$	$1138 \pm 66$

- Variation intersaisonnière

Le régime pluviométrique du bassin versant est de type AHPE, c'est à dire à tendance méditerranéen. Benevent (1926 in Gaultier 1989) parle d'une zone de transition à tendance méditerranéenne avec un maximum de précipitations en automne et au printemps. Cette tendance s'estompe à Saint Etienne en Dévoluy, comme l'atteste la part estivale des précipitations ainsi que l'écart saisonnier (Tab. II). Le bassin versant se rapproche à cet égard des valeurs du poste de Gap. Nous ne sommes pas encore dans un régime méditerranéen où la part estivale des précipitations se situe entre 11% (Nice) et 14% (Luc en Provence).

Tableau II. Totaux pluviométriques saisonniers (mm) et variations intersaisonniers (<sup>1</sup>période 1985-1997, <sup>2</sup>période 1961-1990).

	MAM	JJA	SON	DJF	JJA/Total	Ecart saisonnier
Gap (735 m) <sup>1</sup>	211	181	302	214	20,0%	39,9%
St Etienne en Dévoluy (1350 m) <sup>1</sup>	278	255	378	254	21,9%	32,7%
Bassin Versant Petit Buëch (1582 m) <sup>2</sup>	285	208	332	309	18,3%	37,3%

- Variations intermensuelles

Le mois de mars représente les minima des hauteurs mensuelles moyennes des précipitations avec 41 mm à Gap et 58 mm à Saint Etienne en Dévoluy. Alors que le bassin versant présente un minima au mois de juillet de 54 mm, en raison du lissage du à la période de référence beaucoup plus longue.

En revanche, c'est en octobre que les maxima des précipitations moyennes sont enregistrés avec des valeurs comprises entre  $115 \pm 76$  mm à Gap et  $145 \pm 113$  mm à Saint Etienne en Dévoluy. Le bassin versant présente également un maximum égal à  $128 \pm 8$  mm en octobre.

Les extremums mensuels sont plus marqués en Dévoluy qu'en Gapençais. A Gap, ils varient de 0 à 300 mm, tandis qu'à Saint Etienne en Dévoluy, ils varient de 2.4 à 525 mm.

Le régime pluviométrique saisonnier et mensuel apparaît donc très contrasté dans ce secteur.

- Indice hydrique de continentalité : angle de Gams

Historiquement élaboré pour répondre à des questions d'ordre bioclimatique, notamment la chorologie du hêtre dans la partie orientale des Alpes, l'angle de Gams est la cotangente du rapport entre les précipitations totales moyennes et l'altitude à un point donné (Ozenda 1985). D'où son emploi comme indice de continentalité hydrique, la continentalité au sens strict se caractérisant par des indices de nébulosité.

Michalet (1991) a proposé une correction de l'angle de Gams pour des altitudes inférieures à 900 m, afin de compenser les faibles valeurs de l'angle pour des précipitations importantes à basses altitudes. Les valeurs, calculées ici, tiennent compte de ce terme correctif pour les basses altitudes. La formule modifiée est de la forme suivante :

$$\text{Cot}(\alpha) = \frac{P - \left( \frac{900 - A}{100} \times \frac{P}{10} \right)}{A}$$

Avec  $P =$  Précipitations moyennes annuelles (mm)

$A =$  altitude (m)

Cet angle permet d'individualiser trois zones à l'échelle de l'arc alpin (Ozenda 1985). Une zone dite externe où l'angle est inférieur à  $40^\circ$ , puis une zone intermédiaire comprise entre  $40$  et  $50^\circ$ , enfin une zone intraalpine avec un angle supérieur à  $50^\circ$ . Un pôle de continentalité est affecté aux zones dont l'angle est supérieur à  $70^\circ$  par exemple dans la haute vallée de l'Ubaye et du Guilg (Figure. 4, Annexe.C5).

Notre site d'étude est compris dans la zone intraalpine, avec toutefois une variation spatiale correspondant au gradient altitudinale (Tab.III). La vallée du Petit Buëch est en zone intermédiaire et le reste en zone intraalpine (Annexe.D3).

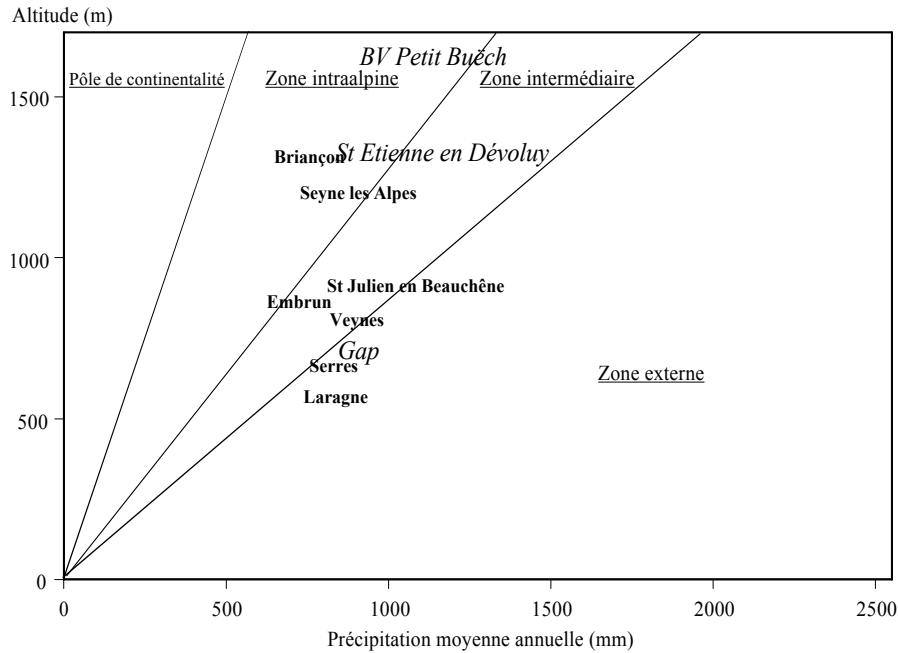


Figure 4 : Position du bassin versant du Petit Buëch et de quelques postes météorologiques des Hautes Alpes selon les zones définies par l'angle de Gams (valeurs extraites de (Petetin 1994))

Tableau III. Indice hydrique de continentalité moyen de Gams corrigé (Michalet 1991) pour les postes de Gap, Saint Etienne en Dévoluy en comparaison avec celui du bassin versant du Petit Buëch.

	Angle de Gams
Gap (735 m)	47.3
St Etienne en Dévoluy (1350 m)	50.1
Bassin Versant Petit Buëch (1582 m)	54.2 ± 4.1

- Nivologie

Peu de données sont disponibles sur les hauteurs de neige enregistrées dans le bassin versant. Balsiente (1966) signale des coefficients de nivosite (part de la neige dans les précipitations annuelles) de l'ordre de 31% au col Bayard, 27% à Saint Etienne en Dévoluy et 16% à Gap. A Saint Etienne en Dévoluy, les chutes de neige représentent 190 mm en moyenne, témoignant du prolongement vers le Sud de la bande de précipitations des massifs des Alpes du Nord (Balsiente 1966).

De façon empirique, (Escalle 1992) décrit des hivers rigoureux avec des hauteurs de neige variant de 0.5 m à 1.5 m. Le manteau neigeux peut s'installer d'octobre à mai. Les phénomènes avalancheux sont assez nombreux comme en atteste la toponymie locale (bois de Lavalanche, combe de Lavanche, Charance (Escalle 1992, Faure 1998).

Au niveau topoclimatique, nous devrions disposer de modèles d'estimation de la hauteur du manteau neigeux (Ebener de Bramois 1999), car le contraste de précocité de fonte de la couverture neigeuse au printemps selon l'exposition et la topographie, est un phénomène crucial pour la physiologie des végétaux.

### I.2.1.3.2 Températures

- Températures mensuelles et annuelles

La température moyenne annuelle est de  $5.9 \pm 1.0^\circ\text{C}$ , avec un minima mensuel de  $-2.3 \pm 0.8^\circ\text{C}$  en janvier et un maxima mensuel moyen de  $15.2 \pm 1.0^\circ\text{C}$ . Le plateau de Bure, à l'Ouest, semble imposer un régime thermique à l'ensemble du bassin versant, qui l'isole des irradiations méridionales (Figure. 5, Annexe. D4, D5). En juillet, seul le secteur de Rabou dépasse  $16^\circ\text{C}$  en moyenne. Le régime thermique du bassin versant se rapproche de celui de Saint Etienne en Dévoluy (Tab.IV).

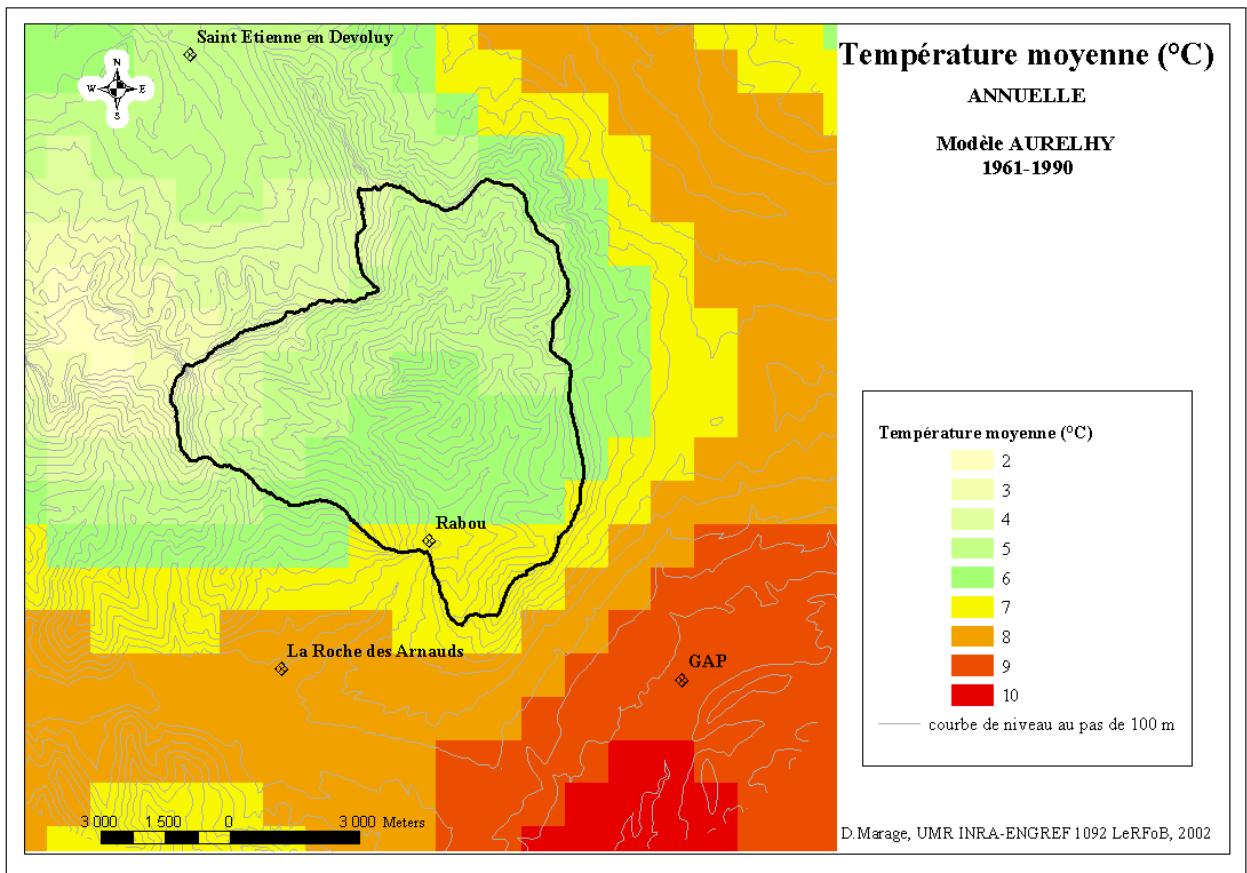


Figure 5 : Carte des températures moyennes annuelles (°C) issue du modèle AURELHY de Météo-France (1961-1990)

Tableau IV. Température mensuelle moyenne (°C) des postes de Gap, Saint Etienne en Dévoluy et de l'IRAM en comparaison avec celle du bassin versant du Petit Buëch (<sup>1</sup>période 1985-1997, <sup>2</sup>période 1961-1990, <sup>3</sup>période 1988-2000).

	Janvier	Juillet	Moyenne
Gap (735 m) <sup>1</sup>	$1.0 \pm 1.9$	$19.9 \pm 1.1$	$10.0 \pm 0.6$
St Etienne en Dévoluy (1350 m) <sup>1</sup>	$-1.7 \pm 3.1$	$16.1 \pm 1.5$	$6.8 \pm 0.6$
Bassin Versant Petit Buëch (1582 m) <sup>2</sup>	$-2.3 \pm 0.8$	$15.2 \pm 1.0$	$5.9 \pm 1.0$
Station de l'IRAM (2552 m) <sup>3</sup>	$-5.6 \pm 2.1$	$9.8 \pm 2.2$	$0.8 \pm 5.8$

Nous avons pu recueillir les températures du poste automatisé de la station de l'IRAM du Plateau de Bure (Dan comm.perso.). Ces informations nous permettent de valider les données issues du modèle AURELHY, pour notre secteur. L'ajustement linéaire des données est très bon entre les valeurs observées et les valeurs prédites par le modèle AURELHY (Figure. 6). Le modèle AURELHY se révèle donc un outil efficace pour caractériser les topoclimats thermiques montagnards et alpins, de notre secteur.

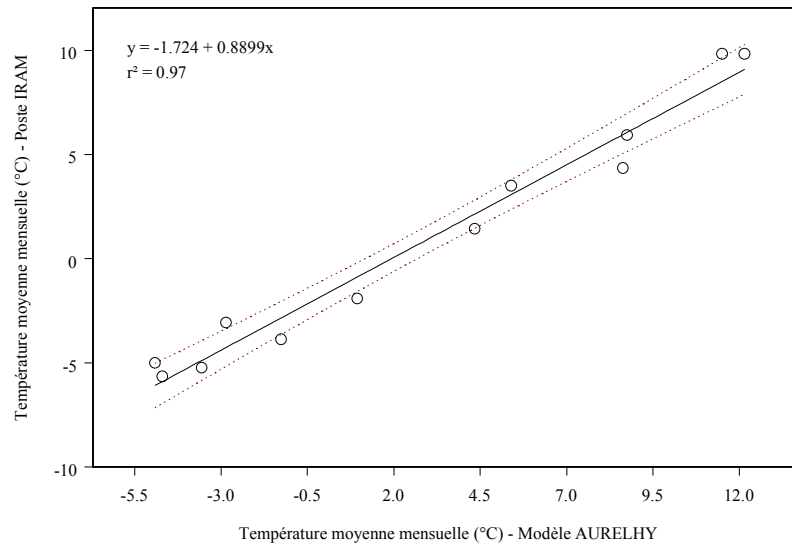


Figure 6 : Relation entre les températures moyennes mensuelles (°C) extraite du modèle AURELHY et les valeurs relevées au poste de la station de l'IRAM (Hautes-Alpes). Ajustement à un modèle linéaire simple.

- Amplitude thermique

Les minima mensuels enregistrés à Gap et à Saint Etienne en Dévoluy sont respectivement de  $-2.6\text{ °C}$  et  $-7.4\text{ °C}$  en janvier 1985. Les maxima moyens mensuels sont de  $21.4\text{ °C}$  en août 1991 pour Gap et de  $18.7\text{ °C}$  en juillet 1985 pour Saint Etienne en Dévoluy.

Sur le plateau de Bure, Ritter & Allier (1984) ont mesuré, en juillet 1983, des températures au sol de  $42\text{ °C}$ , avec des amplitudes thermiques journalière de  $33\text{ °C}$ . En février 1991, le minima extrême enregistré est de  $-23\text{ °C}$  et le maxima extrême de  $27.4\text{ °C}$  en juillet 1990 pour la station de l'IRAM (2552 m).

- Rayonnement solaire global

Le rayonnement solaire global permet d'estimer le bilan radiatif. Celui-ci est une donnée fondamentale à l'échelle des topoclimats montagnards (Choisnel 1986). Ce sont essentiellement l'exposition et la pente qui modèlent le bilan radiatif. Celui-ci est, en grande partie, responsable du déterminisme de la répartition des formations végétales.

Le calcul du rayonnement solaire global est dérivé du MNT. Les calculs ont été réalisés grâce à RADCALC (Volk 1998). Cette macro-commande, développée sous Arc-Info, prend en compte, en plus de l'exposition et de la pente, l'effet du masque des versants. Elle autorise des calculs journaliers.

Les valeurs annuelles cumulées, pour le bassin versant, oscillent entre  $215\text{ W.m}^{-2}$  et  $3125\text{ W.m}^{-2}$ . La valeur moyenne est de  $2075 \pm 498\text{ W.m}^{-2}$  (Figure. 7).

- Période de végétation

La longueur de la saison de végétation peut être approximée par le nombre de jours dont la température moyenne est supérieure à  $6\text{ °C}$ . Son calcul est dérivé du modèle AURELHY. Nous avons sommé le nombre de mois dont la température moyenne mensuelle était supérieur à  $6\text{ °C}$  (Annexe C6 et D9).

Les valeurs obtenues pour notre site oscillent entre 4 et 6 mois de saison de végétation. Ces valeurs semblent compatibles avec une activité agropastorale. Dans le secteur de l'ancienne commune de Chaudun (Nord du bassin versant du Petit Buëch), les valeurs sont quasiment toutes égales à 5 mois.

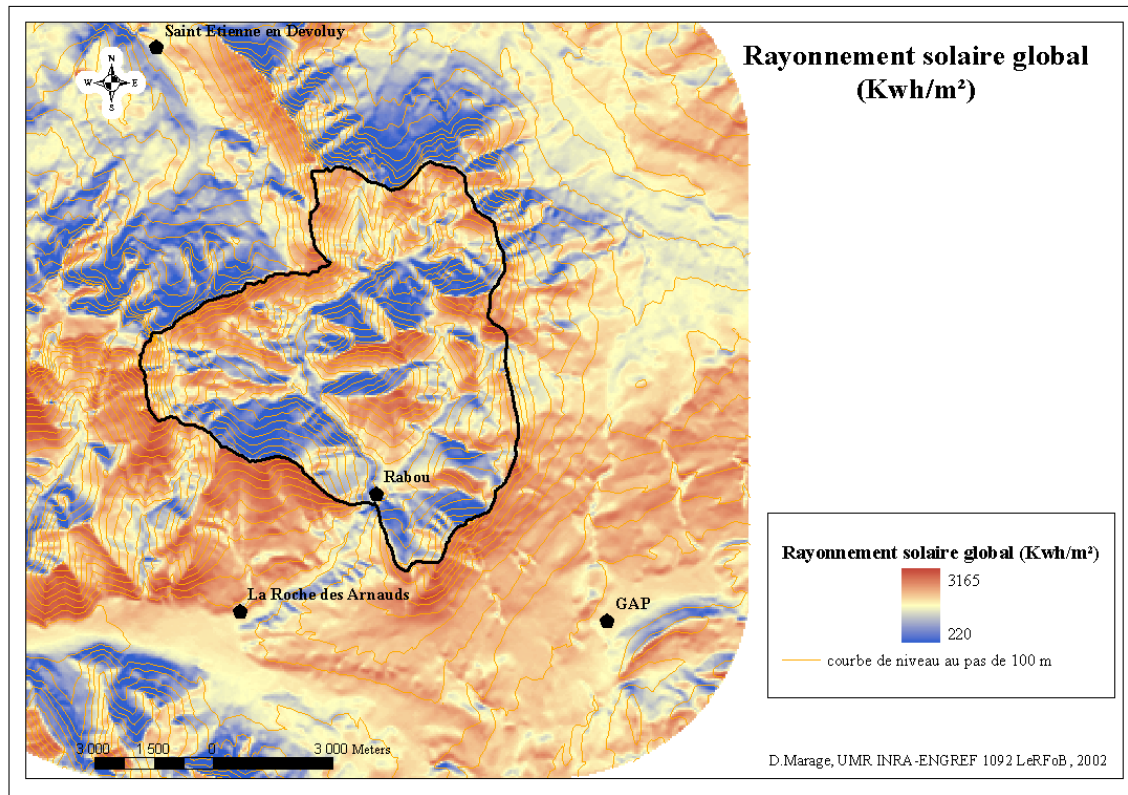


Figure 7 : Carte du rayonnement solaire global ( $Kwh.m^{-2}$ ) dans le bassin versant du Petit-Buëch

### I.2.1.3.3 Synthèse climatique

- Diagramme ombrothermique de Gaussen et bilan hydrique climatique

Les diagrammes ombrothermiques présentent une certaine tonalité méridionale puisque P est proche de T pour la période estivale, sans présenter néanmoins de mois sec ( $P < 2T$ ) au sens de Gaussen (Figure. 8).



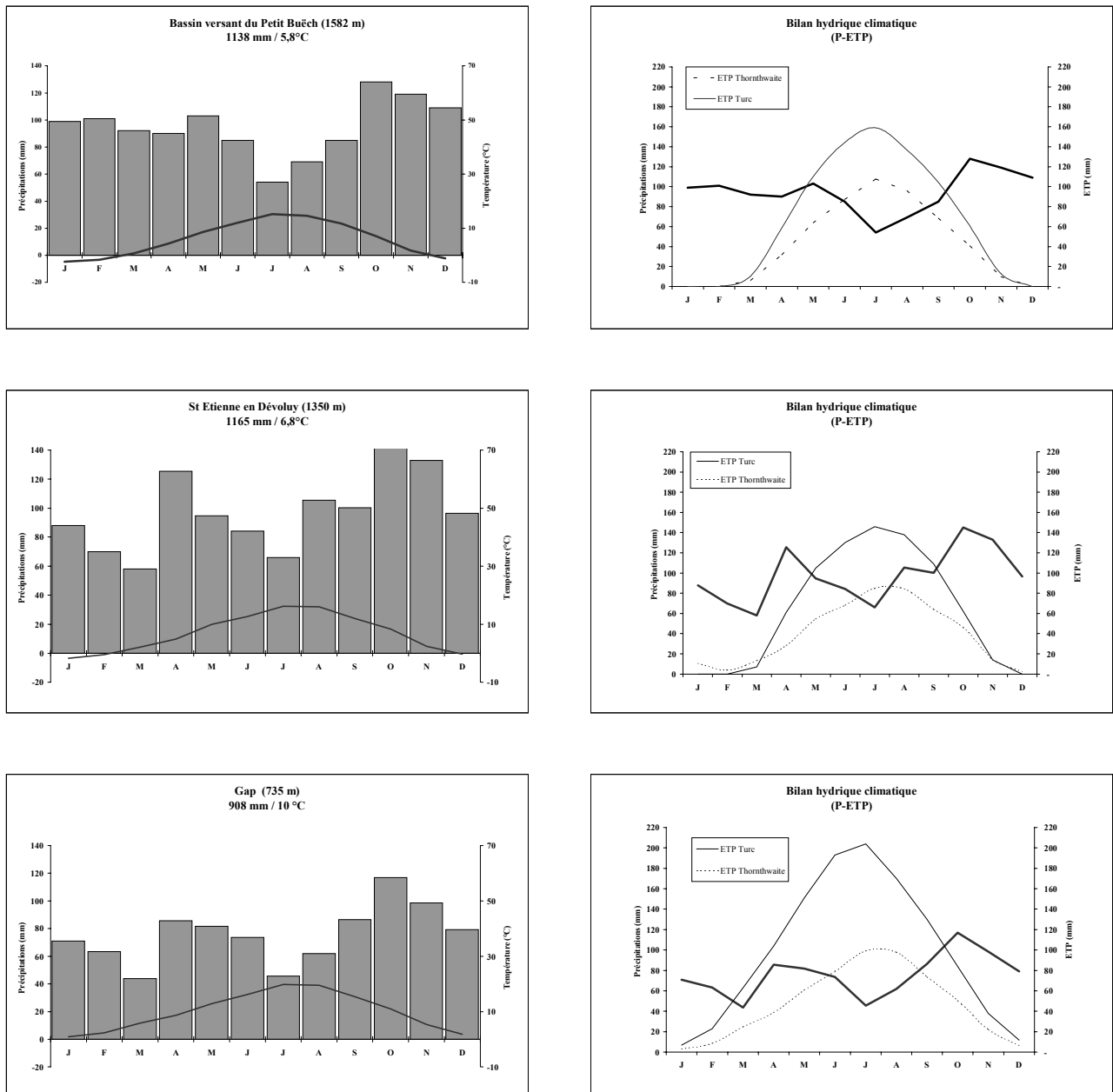


Figure 8 : Diagramme ombrothermique de Gausse (à gauche) et bilan hydrique (à droite) pour le bassin versant du Petit Buëch<sup>1</sup>, St Etienne en Dévoluy<sup>2</sup> et Gap<sup>2</sup> (Données Météo-France, <sup>1</sup>période 1961-1990 ; <sup>2</sup>période 1985-1997).

Le bassin versant accuse un déficit hydrique estival aussi prolongé et marqué que Gap, avec en moyenne 2 mois secs par an, pour la période 1985-1997, dont deux années consécutives en juillet, août et septembre. Saint Etienne en Dévoluy présente 10 mois secs sur la même période, avec une distribution plus aléatoire des mois secs au cours d’une année. Si nous examinons les mois sub-secs ( $P < 3T$ ), Gap en cumule 39 dont 9 pour le mois de juillet et Saint Etienne en Dévoluy, 17 dont 5 en juillet.

L’approche cartographique confirme le déficit estival, avec des valeurs comprises entre  $-30$  mm et de  $-150$  mm pour le mois de juillet (Annexe.D7). Les valeurs les plus favorables sont situées dans les zones alluviales et les couloirs avalanches. Les valeurs maximales déficitaires sont principalement concentrées sur les sommets d’altitude moyenne et les versants d’orientation sud, sud-est.

- Indices climatiques synthétiques

Les indices climatiques synthétiques permettent de caractériser le climat local du site d'étude (Tab. V). Avec un angle de Gams (Annexe.D3) supérieur à 50°, la majorité du bassin versant du Petit Buëch est en zone intraalpine. Son corollaire est une dynamique de végétation favorable au mélèze et au pin à crochets. Il est, d'ailleurs, frappant de constater que la limite de 50° suit celles des reboisements RTM par ces deux essences. L'indice d'aridité de De Martonne (Annexe.D6) montre des valeurs d'aridités peu marquées, et toujours favorables au développement de climax forestiers. Enfin, la période de végétation (Annexe.D9) est assez courte mais elle permet une activité agropastorale autosuffisante.

Tableau V. Indices climatiques synthétiques représentatifs du bassin versant du Petit Buëch (Hautes Alpes)

	Angle de Gams (°)	Amplitude thermique (°C)	Indice d'aridité de de Martonne	Période de végétation (mois)
Moyenne ± SD	54,2 ± 4,13	17,5 ± 0,2	72,5 ± 7,4	5,45
Minima	45,7	17	59	4
Maxima	62,6	17,9	94	6

Les composantes climatiques concourent à décrire le climat local du bassin versant comme sous influence méditerranéenne par :

- des températures élevées dans les fonds de vallon ;
- des variations intersaisonniers avec un maximum en automne et une sécheresse estivale marquée ;

Cependant, des minima hivernaux négatifs et une hauteur de précipitations importante, placent, sans ambiguïté, ce site dans le climat montagnard, à l'interface entre la zone intermédiaire et intraalpine. Notre site d'étude se situe donc réellement au carrefour bioclimatique entre les Alpes internes et intermédiaires. Il reflète globalement l'image du climat des Hautes-Alpes dit méditerranéen montagnard.

#### I.2.1.4 Géologie et géomorphologie

Les éléments rassemblés dans ce chapitre sont inspirés de Debelmas (1974), du site internet GEOL-ALP (<http://www.geol-alpes.com>) et des notices détaillées des cartes géologique de St Bonnet et de Gap (BRGM, 1971 et 1979).

Le cours supérieur du Petit Buëch, constitué essentiellement par les époques du Malm (Jurassique supérieur) et du Néocomien (Crétacé inférieur), s'inscrit dans la partie méridionale du massif du Dévoluy. Remarquons que l'Eocène, représenté par l'unique étage du Priabonien, est anecdotique (Figure. 9 et 10).

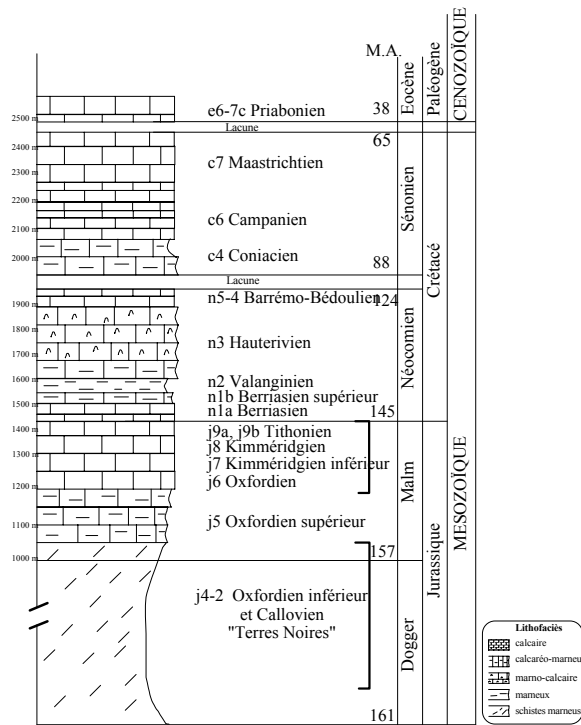


Figure 9 : Echelle lithostratigraphique du bassin versant supérieur du Petit-Buëch (échelle stratigraphique d'après Foucault et Raoult, 1995).

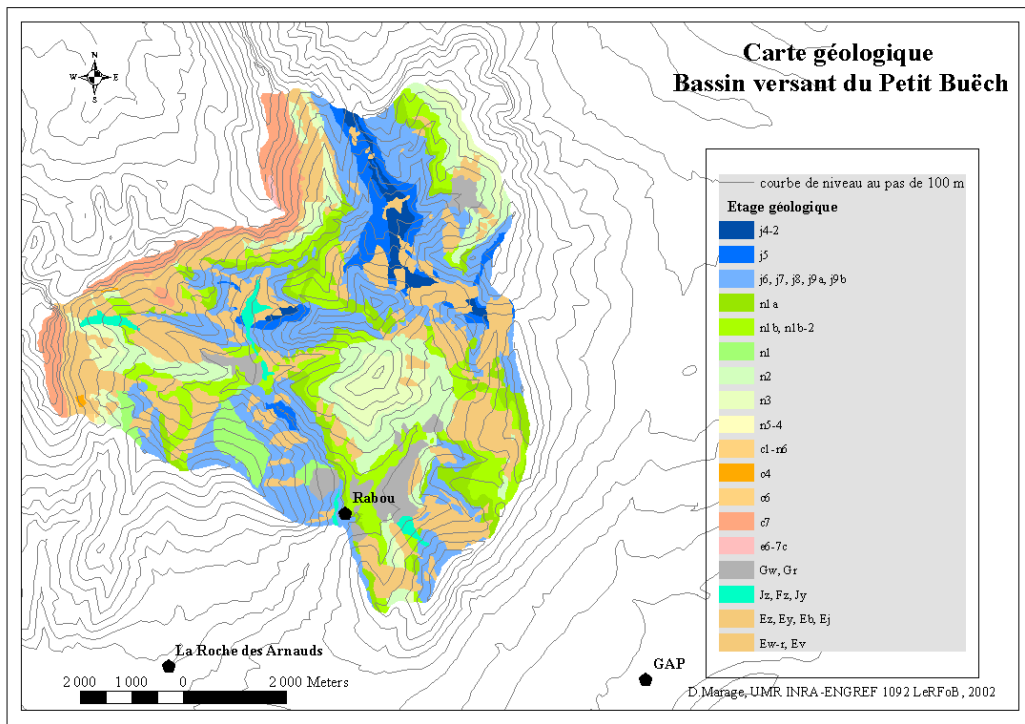


Figure 10 : Carte géologique simplifiée du bassin versant du Petit-Buëch (05)

Appartenant au domaine vocontien des chaînes subalpines méridionales (Debelmas 1974), ces roches sédimentaires sont caractérisées par l'alternance de niveaux plus marneux et de niveaux plus calcaires, liée à une rythmicité dans la sédimentation des vases sous-marines. Aussi, nous avons pu distinguer une série de quatre

lithofaciès selon leur taux d'impuretés et leur résistance à l'érosion, à travers les systèmes stratigraphiques présents (Jurassique, Crétacé, Paléogène), (Figure. 9 et Annexe E1) :

- calcaire du Priabonien (e6-7c), Maastrichtien (c7), Barrémo-Bédoulien (n5-4), Berriasien (n1a), Tithonien (j9b,j9a), Kimméridgien (j8,j7), Oxfordien (j6)
- calcaréo-marneux du Campanien (c6), Hauterivien (n3) et du Berriasien (n1)
- marno-calcaire du Coniacien (c4), Berriasien (n1b) et de l'Oxfordien (j5)
- marneux du Vallanginien (n2) et de l'Oxfordien et du Callovien (j4-2).

Lorsque le Berriasien (n1) n'était pas différencié, nous l'avons considéré comme calcaréo-marneux compte tenu de la puissance du faciès calcaire n1a par rapport à n1b.

Ces substratum sont souvent masqués par des formations superficielles qui représentent 31% des formations géologiques de la zone (Figure. 11). Les contrastes thermiques, liés à de fortes pentes, ont en effet favorisé le développement d'importantes zones d'éboulis (19% de la superficie totale) soit stabilisés (Ey) soit anciens (Ew-R). Les alluvions fluviales recouvrent 1% contre 4% pour les alluvions glaciaires du Würm.

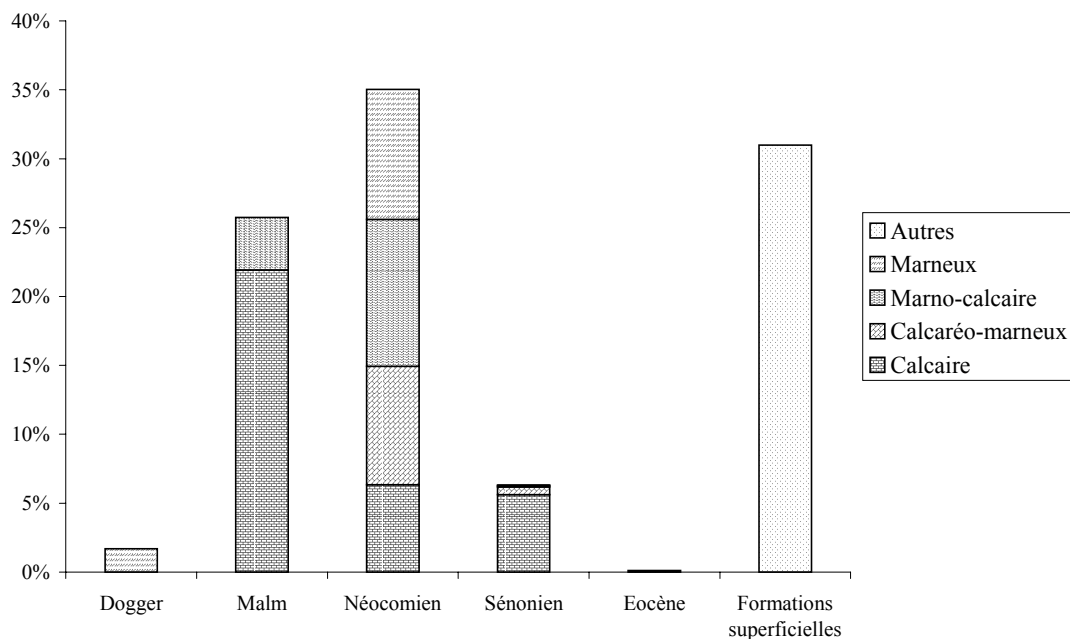


Figure 11 : Importance relative des époques géologiques et des lithofaciès associés dans le bassin versant du Petit-Buëch.

#### 1.2.1.4.1 Mise en place des assises géologiques

Durant le Dogger (161 à 157 M.A.), les terrains appartiennent au domaine de sédimentation épaisse, dit dauphinois, représentés par les « Terres Noires » d'une puissance de 1000 à 3000 m. Du Malm jusqu'au Néocomien (124 M.A.), toute la zone fait partie du domaine vocontien dont « la barre tithonique » est issue. Des accidents sédimentaires de type érosion et accumulations locales sont à l'origine de poudingues au Tithonien. Au Barrémo-Bédoulien, des formations récifales sont à l'origine des formations de calcaires bioclastiques. Puis une lacune sédimentaire correspond à une première phase du mouvement anté-sénonien. Vers 88 M.A., à l'époque du Sénonien, notre secteur est d'une grande instabilité avec discordance suivie d'une érosion et sédimentation détritique grossière, datée du Coniacien. La lacune stratigraphique du Santonien semble correspondre aux plissements d'axe nord-est. Suit une émergence progressive accompagnée d'un démantèlement sur place et d'une

importante phase érosive couvrant toute la période entre Maastrichtien et le Priabonien. A cette époque, vers 38 M.A., la bordure occidentale d'une grande transgression marine touche une partie de notre territoire. Enfin, au Miocène, une seconde série de plis d'axe méridien touche tous les terrains. Les grands traits morphologiques sont définitivement mis en place. Au Quaternaire, des lacunes diffluentes issues du glacier durancien envahissent notre secteur. Le massif du Dévoluy abritera quant à lui ses propres glaciers jusqu'au stade III du Würm.

#### ***1.2.1.4.2 Géomorphologie et système de subsurface***

Le domaine vocontien dans lequel le bassin versant s'inscrit se caractérise par l'entrecroisement de deux directions de plis. Les plis d'axe nord-est, dit anté-sénoniens, ont été repris, augmentés et déformés par la phase récente d'axe nord-sud du Miocène, donnant ainsi de larges cuvettes synclinales peu déformées et d'étroites bandes anticlinales plus ou moins chevauchantes, avec des sens variables de déversement. Ce style tectonique, en étroite dépendance avec les différents lithofaciès a façonné les traits morphologiques du bassin versant.

Les lithofaciès calcaires forment les pics et crêtes de la toponymie locale. Ce sont tous des rebords de plis anticlinaux provenant soit du Tithonien (Pic des Ruines de Luvie, Pic Melette ...) soit du Sénonien (Pic de Bure) et de l'Eocène (crête de Porel...). Au pied de ces plis anticlinaux viennent s'accumuler des formations détritiques de gravité de type éboulis. Les lithofaciès marneux du Dogger-Malm inférieur (« Terres noires ») occupent une place limitée au cœur des anticlinaux précédemment décrits, en y formant les principaux cols (Gleize, Chétive...). Les marnes valanginiennes forment un talus de transition souvent abrupt avec le Malm où parfois viennent s'intercaler les dépôts glaciaires. Enfin, les lithofaciès marno-calcaires et calcaréo-marneux occupent les positions synclinales à relief modéré, les sommets et « Coste » de la toponymie locale.

Plutôt que de privilégier l'approche par les systèmes géopédologiques régionaux et leurs unités paysagères associées (Barthes & Bornand 1987), qui s'est révélée difficile à mettre en œuvre sous forme spatiale (Darracq 1992), mais qui néanmoins a fait ses preuves en typologie de stations forestières (Pigeon 1990, Corcket 2000), nous avons choisi de cerner au mieux le cheminement préférentiel du flux hydrique à travers les substrats. Ceci nous a conduit à étudier le comportement hydrodynamique des formations en question car « *à altitude et à température égale, les plantes sont quant à leur disposition sous la dépendance de l'état mécanique des roches sous-jacentes et non de l'action chimique de ces roches* » (Thurmann 1849). De nombreux travaux sont venus confirmer cette primauté physique dans la pédogenèse en ambiance géochimique calcique (Bottner 1971, Blonde & Bruckert 1989, Bruckert & Gaiffé 1990). Bruckert & Gaiffé (1990) définissent **un système de subsurface**, « *comme une entité géographique, dont le comportement hydrodynamique est homogène* ». C'est l'association des réseaux poraux de l'ensemble de la couverture des solum et des roches. L'ordre de grandeur vertical de cette interface varie de 1 à 10 m. La délimitation de ces systèmes se base sur le croisement entre la couverture lithologique et la topographie, car au sein d'un même étage géologique les perméabilités peuvent être très différentes. Comment, par exemple, choisir le système lorsque l'on est en présence alternativement de niveaux marneux et calcaires ? Un calcaire lithographique du Kimméridgien et une topographie plane, caractérisent un système poreux. Si des dolines sont présentes, nous passons dans un système hyperporeux. Des marnes de l'Oxfordien et un relief bosselé révèlent des loupes de glissement caractéristiques d'un système étanche à nappe perchée. Les mêmes marnes en situation de cuvette constituent un système étanche à nappe captive réductrice.

Ces concepts ont été développés dans le contexte tectonique du Jura. Or, à quelques exceptions près (Priabonien), le style tectonique et la stratigraphie sont très proches de cette région (Debalmas 1974). L'extrapolation tant conceptuelle qu'opérationnelle est tout à fait envisageable. Cependant, il est nécessaire de considérer à part entière les assises du Dogger et Malm inférieur, car il ne s'agit pas à proprement parler de système de subsurface. L'altération des matériaux, liée à l'intense érosion, empêche toute activité pédogénétique. Le contexte particulier de ces assises sur la végétation a été traité par Vallauri (1997).

L'aptitude du substrat à se laisser traverser par l'eau (perméabilité) est la résultante de la tectonique sur la lithologie. Classiquement, la perméabilité en grand des formations calcaires fissurées ou diaclasées et des éboulis

est opposée à l'imperméabilité des marnes ou des argiles sédimentaires. L'origine et la localisation des tuffières, sous les formations du Berriasien (n1a) et du Malm, révèlent notamment que le système est hyperporeux puisqu'il y a re-précipitation du calcaire dissout en dehors du réseau poral (Bruckert & Gaiffe 1990). Nous avons pu ainsi classer nos substrats géologiques selon la valeur du coefficient de perméabilité K de Darcy (Tab. VI).

Tableau VI. Perméabilité des substrats géologiques et des formations superficielles dans le bassin versant du Petit Buëch (K en darcy m.s<sup>-1</sup>).

<i>Perméable en grand</i> K > 10 <sup>-2</sup>	<i>Peu perméable</i> 10 <sup>-2</sup> < K < 10 <sup>-5</sup>	<i>Imperméable</i> K < 10 <sup>-5</sup>
Eboulis (Ez, Ey, Ew-r) Priabonien (e6-7c), Maastrichtien (c7), Barrémo-Bédoulien (n5-4)	Alluvions anciennes (Gw et Gr) Alluvions modernes et récentes ( Jz, Fz, Jy, F y, Egy, Jw, Fw)	Vallanginien (n2) Oxfordien et Callovien (j4-2).
Berriasien (n1a) Tithonien (j9b,j9a) Kimméridgien (j8,j7) Oxfordien (j6)	Hauterivien (n3) Berriasien (n1) Coniacien (c4) Campanien (c6), Berriasien (n1b) Oxfordien (j5)	

La pente influence les conditions de ruissellement et d'écoulement en subsurface donc les conditions d'alimentation hydrique de la végétation. Pour la définition des systèmes de subsurface, une table de critère a été construite en fonction du niveau de perméabilité et de la pente. Trois systèmes de subsurface ont pu être ainsi individualisés dans le bassin versant du Petit Buëch (Tab. VII).

Tableau VII. Caractéristiques des systèmes de subsurface du bassin versant du Petit Buëch.

	Réseau poral	Perméabilité	Position dans le relief	Système de subsurface
DRAINANT	Roches diaclasées	Perméable en grand Peu perméable	Versant et/ou pendage normal	Poreux ( <b>o</b> )
	Roches fracturées très diaclasées	Perméable en grand	Versant abrupt et/ou pendage conforme	Hyperporeux ( <b>ō</b> )
ÉTANCHE	Roches non diaclasées	Imperméable	Vallon, dépression, replat	Nappe perchée ( <b>up</b> )

Les systèmes étanches à nappes perchées (**up**) étant de trop faible extension spatiale, nous nous attacherons uniquement à la description pédologique des systèmes drainants.

**I.2.1.5 Pédologie**

L'ambiance géochimique calcaire, associée à une différenciation morphologique peu poussée, conduit à la prédominance des sols calcimagnésiques, c'est à dire des rendosols, calcosols et calcisols. Ces sols présentent un certain nombre de contraintes pour la végétation (Bottner 1971). La présence de calcaire actif dans les rendosols et calcosols provoque la séquestration de la matière organique avant qu'elle est pu se minéraliser. La nutrition azotée se trouve compromise. De plus, la disponibilité en phosphates est réduite. Malgré une texture argileuse à argilo-limoneuse, la réserve utile de ces sols est réduite par une pierrosité souvent très importante.

Des sols peu évolués tels que les régosols se développent sur les marnes de l'Oxfordien et du Callovien. Les fluviosols sont présents au niveau du cours du Petit Buëch. Au sein de la hêtraie-sapinière, des organosols calciques se forment, sur les calcaires compacts du Jurassique supérieur, lorsque des conditions microclimatiques sont très froides et humides.

La brunification et le lessivage arrivent à se mettre en place, sur les formations du Crétacé (Berriasien) en position de replat. Ces deux processus donnent naissance à des néoluvisols.

Sur les formations détritiques, des colluviosols et organosols se développent. Il sont plus ou moins humifères selon la granulométrie des blocs.

L'organisation spatiale des couvertures pédologiques peut être décrite, à l'intérieur de chaque système de subsurface, selon trois schémas théoriques :

1. séquence de sols avec des motifs répétitifs imprimés par les lithofaciès
2. chaînes de sols liées génétiquement
3. simple juxtaposition de sols différents

Tableau VIII. Organisation spatiale et type de sols dans le bassin versant du Petit Buëch.

<i>Système de subsurface</i>	<i>Séquence</i>	<i>Chaîne</i>	<i>Juxtaposition</i>
Poreux (o)	Sur bancs calcaires et marneux de versants : - calcisols - organosols calciques	Bancs diaclasés : - rendosols - calcosols - calcisols	Colluvium de versants : - calcisols - calcosols - néoluvisols
Hyperporeux (o)	Sur bancs calcaires et marneux de versants : - calcisols - organosols calciques	Bancs diaclasés : - calcosols - calcisols	Colluvium de versants abrupts : - organosols calciques - organosols calcaires - colluviosols humiques

Dans la majorité des cas, les humus sont de type mull (Varese 1993, Caner 1994, Blanchard 1995, Marage 1999). Dans les hêtraies-sapinières, ces mull peuvent évoluer vers des amphimulls<sup>7</sup> en raison des très forts contrastes pédoclimatiques (Caner 1994). Des tangels<sup>8</sup> sont observés sur les lapiaz lorsque le microclimat est froid et humide.

<sup>7</sup> forme d'humus composé des horizons OL, OF, OH et d'un horizon A très grumeleux (Jabiol *et al.* 1995).

<sup>8</sup> appelés également mor calcique correspondent à la superposition d'un mor sur un horizon A<sub>1</sub> calcique ou carbonaté en climat froid d'altitude (Delpech 1985).

### I.2.1.6 La végétation et le cadre phytogéographique

#### I.2.1.6.1 *Eléments de chorologie*

Des Préalpes externes aux Alpes internes, les précipitations totales diminuent alors que l'amplitude thermique augmente. D'après l'indice de continentalité hydrique (angle de Gams), les Alpes intermédiaires se situent entre 40° et 50°. Le bassin versant du Petit Buëch est inscrit, selon Ozenda (1985), dans les Alpes intermédiaires. Or, d'après les données climatiques calculées, nous avons montré que ce site est un carrefour bioclimatique entre zone intermédiaire et intraalpine (chapitre I.2.1.3).

La caractérisation phytogéographique des Alpes intermédiaires suscite encore de nombreux problèmes de définitions (Gaultier 1989, Oberlinkels *et al.* 1990). Elle est souvent définie par défaut, faute de cortèges floristiques propres. Ces cortèges floristiques se caractérisent par l'absence de l'*Helianthemo-Aphyllanthion* et du *Rosmarinion*, la présence du *Lavandulo-Genistion* et du *Buxo-Quercenion pubescentis* (Ozenda 1985, Gaultier 1989). A l'étage montagnard, la hêtraie-sapinière à *Trochiscanthes nodiflorus* (*Geranio-Fagenion*) prend le relais des hêtraies de l'*Eu-Fagenion*, confinant l'épicéa à une représentation sporadique (bassin de Seynes les Alpes) ou nulle.

Si ce schéma peut être reconduit dans son ensemble pour le bassin versant du Petit Buëch, il faut noter l'absence du Buis (*Buxus sempervirens* L.) dans la chênaie pubescente et ses groupements de dégradation alors qu'il est présent dans la vallée du Buëch toute proche (Pigeon 1990). Est-ce un effet anthropique lié à l'exploitation ou comme le suggèrent plutôt Lenoble & Broyer (1945), un effet paléoclimatique lié à l'extension maximale du glacier durancien?. A l'étage montagnard, la présence des communautés du *Berberido-Juniperenion sabinæ* et du *Corylo-Populion* marque le caractère intraalpin de ce site. Dans les cortèges du *Geranio-Fagenion*, l'If (*Taxus baccata*) est souvent présent alors qu'il n'est pas mentionné dans le Trièves-Beaumont (Petetin 1994), dans la vallée du Buëch (Pigeon 1990), ou dans les Alpes de Haute-Provence (Darracq 1992). Enfin, à l'étage subalpin, le pin cembro (*Pinus cembra*) est absent ou sporadique (quelques individus au Bois des Donnes et vers le col de Conode), mais il aurait pu former le climax climatique avec le mélèze, avant les premiers défrichements (Thinon 1995).

Adossé au plateau de Bure et aux montagnes d'Aurouze à l'Ouest, bordé par le massif de Ceüse au Sud, le bassin versant du Petit Buëch est inscrit dans un foyer d'endémisme. Cinq espèces sont des endémiques strictes du territoire national. Nous citerons *Carduus aurosicus* Chaix, *Galium saxosum* (Chaix) Breistr., *Heracleum pumilum* Vill., et *Iberis aurosica* Chaix *subsp. aurosica*. Chas (1994) et LeSouef (1997) traitent en détail des déterminismes de cet endémisme.

#### I.2.1.6.2 *Dynamique de la végétation*

Le bassin versant du Petit Buëch est une mosaïque d'habitats regroupés en complexes. Sans prétendre à l'exhaustivité, le tableau IX indique, par complexes d'habitats, les principaux syntaxons observés. La nomenclature phytosociologique est celle du prodrome des végétations de France (Bardat *et al.* 2000). Pour chaque syntaxon, le code Corine Biotope (Rameau *et al.* 1997), inscrit entre parenthèses, correspond à l'habitat élémentaire observé dans le site. La figure 12 représente les grands types d'habitats dans le bassin versant du Petit Buëch.



Tableau IX. Principaux syntaxons phytosociologiques du bassin versant du Petit Buëch regroupés par complexes d'habitats (code Corine Biotopes)

Complexes d'habitats	Dénomination
• Complexes forestiers	
<i>Buxo sempervirentis-Quercenion pubescentis</i> (Zólyomi & Jakucs in Jakucs 1960) Rivas Mart. 1972 (41.71)	Chênaie pubescente à Buis
<i>Cephalanthero rubrae-Fagion sylvaticae</i> (Tüxen in Tüxen & Oberd. 1958) Boulet et Rameau <i>all. nov. hoc loco</i> (41.16)	Hêtraie à Céphalanthère
<i>Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae</i> (S.Gentile 1974) Ubaldi & Speranza 1985 (43.174)	Hêtraie-sapinière à <i>Trochiscanthes</i>
<i>Tilio platyphylli-Acerion pseudoplatani</i> Klika 1955 (41.41)	Erablaie-Frênaie
<i>Rhododendro ferruginei-Abietenion albae</i> Rameau <i>suball. nov. hoc loco</i> (42.1332)	Sapinière à Rhododendron
<i>Ericion carneae</i> Rübél ex Grabherr, Greimler & Mucina in Grabherr & Mucina 1993 (42.422)	Pineraie de montagne xérophile
• Complexes riverains et fontinaux	
<i>Epilobion fleischeri</i> G.Braun-Blanq. ex Braun-Blanq. 1949 (24.2)	Banc de galets à <i>Epilobium dodonaei</i>
<i>Salicion incanae</i> Aichinger 1933 (44.11)	Saulaie blanche
<i>Alnion incanae</i> Pawl. in Pawl., Sokolowski & Wallisch 1928 (44.21)	Aulnaie blanche
<i>Cratoneurion commutati</i> W.Koch 1928 (54.12)	Source pétifiante avec tuf
<i>Caricion davallianae</i> Klika 1934 (54.2)	Bas marais alcalin
• Complexes rupicoles	
<i>Stipion calamagrostis</i> Jenny-Lips ex Quantin 1932 (61.311)	Eboulis calcaire héliophile
<i>Scrophularion juratensis</i> Béguin ex J.L.Rich. 1971 (61.31)	Eboulis calcaire ombragé
<i>Thlaspion rotundifolii</i> Jenny-Lips 1930 (61.22)	Eboulis subalpin
<i>Dryopteridion submontanae</i> Rivas Mart., T.E.Díaz, F.Prieto, Loidi & Penas 1984 (61.3123)	Eboulis calcaire sur gros blocs
<i>Kernero saxatilis-Potentillenion caulescentis</i> Theurillat in Theurillat, Aeschimann, P.Küpfer & Spichiger 1995 (62.151)	Falaise calcaire héliophile
<i>Violo biflorae-Cystopteridion alpinae</i> Fernández Casas 1970 (62.152)	Falaise calcaire ombragée
<i>Alyso alyssoidis-Sedion albi</i> Oberd. & Th.Müll. in Th.Müll. 1961 (34.11)	Dalle rocheuse calcaire
• Complexes agro-pastoraux	
<i>Mesobromenion erecti</i> Braun-Blanq. & Moor 1938 (34.3265)	Pelouse calcicole à Brome érigé
<i>Teucro montani-Mesobromenion erecti</i> Royer 1991 (34.3265)	Pelouse calcicole xérophile à Brome érigé
<i>Ononidion striatae</i> Braun-Blanq. & Susplugas 1937 (34.71)	Steppe méditerranéo-montagnarde
<i>Lavandulo angustifoliae-Genistion cinerea</i> Barbero, Loisel & Quezel 1972 (32.62)	Garrigue à Genêt cendré
<i>Ononidenion cristatae</i> Gaultier 1989 (36.432b)	Pelouse à Avoine toujours verte et Séslerie
<i>Ononido cristatae-Helictotrichenion sempervirentis</i> Gaultier <i>suball. nov. hoc loco</i> (36.432b)	Pelouse à Avoine toujours verte
<i>Seslerienion caeruleae</i> Béguin 1972 (36.431)	Pelouse à Séslerie
<i>Agrostio capillaris-Seslerienion caeruleae</i> Béguin 1972 (36.431)	Pelouse à Séslerie sur sol désaturé
<i>Arrhenatherion elatioris</i> W.Koch 1926 (36.5 et 38.22)	Prairie à Fromental
<i>Trisetto flavescens-Polygonion bistortae</i> Braun-Blanq. 1947 (36.51 ou 38.3)	Prairie à Trisète
• Complexes d'écotones	
<i>Geranion sanguinei</i> Tüxen in Th.Müll. 1962 (34.41)	Lisière xéro-thermophile
<i>Trifolio medii-Geranienion sanguinei</i> van Gils & Gilissen 1976 (34.42)	Lisière mésophile
<i>Adenostylienion alliariae</i> Braun-Blanq. 1926 (37.81)	Mégaphorbiaie à Adénostyle
<i>Berberidenion vulgaris</i> Géhu, B.Foucault & Delelis 1983 (31.8123)	Fruticée à Cotoneaster et Amélanancier
<i>Berberido vulgaris-Juniperenion sabiniae</i> Theurillat in Theurillat, Aeschimann, P.Küpfer & Spichiger 1995 (31.432 et 31.8125)	Fruticée intra-alpine à Génévrier sabiné
<i>Corylo avellanae-Populenion tremulae</i> (Braun-Blanq. ex Theurillat in Theurillat, Aeschimann, P.Küpfer & Spichiger 1995 (31.81, 41.39 ou 41.D1)	Boisement post-cultural intra-alpin
<i>Juniperion nanae</i> Braun-Blanq. in Braun-Blanq., G.Sissingh & Vlieger 1939 (31.43 et 31.47)	Lande à Génévrier nain

Les complexes d'origine anthropique, issus d'**anthropocores**<sup>9</sup> et d'**apophytes**<sup>10</sup> (Behre 1988), sont également présents sur l'ensemble du site. Les exemples les plus démonstratifs sont la végétation associée aux reposoirs avec *Chenopodium bonus-henricus* et la végétation associée aux ruines et anciens habitats avec *Ribes uva-crispa*, *Ceterach officinalis*. Dans les complexes d'écotones, les fruticées à Cotoneasters et Amélanchier, relevant du *Berberidion* envahissent les espaces pastoraux en déprise. Les formations du *Lavandulo-Genistion* et celles du *Berberidion* sont donc souvent intriquées. Les dynamiques monopolistes du Brachypode penné et de l'Avoine toujours verte sont importantes.

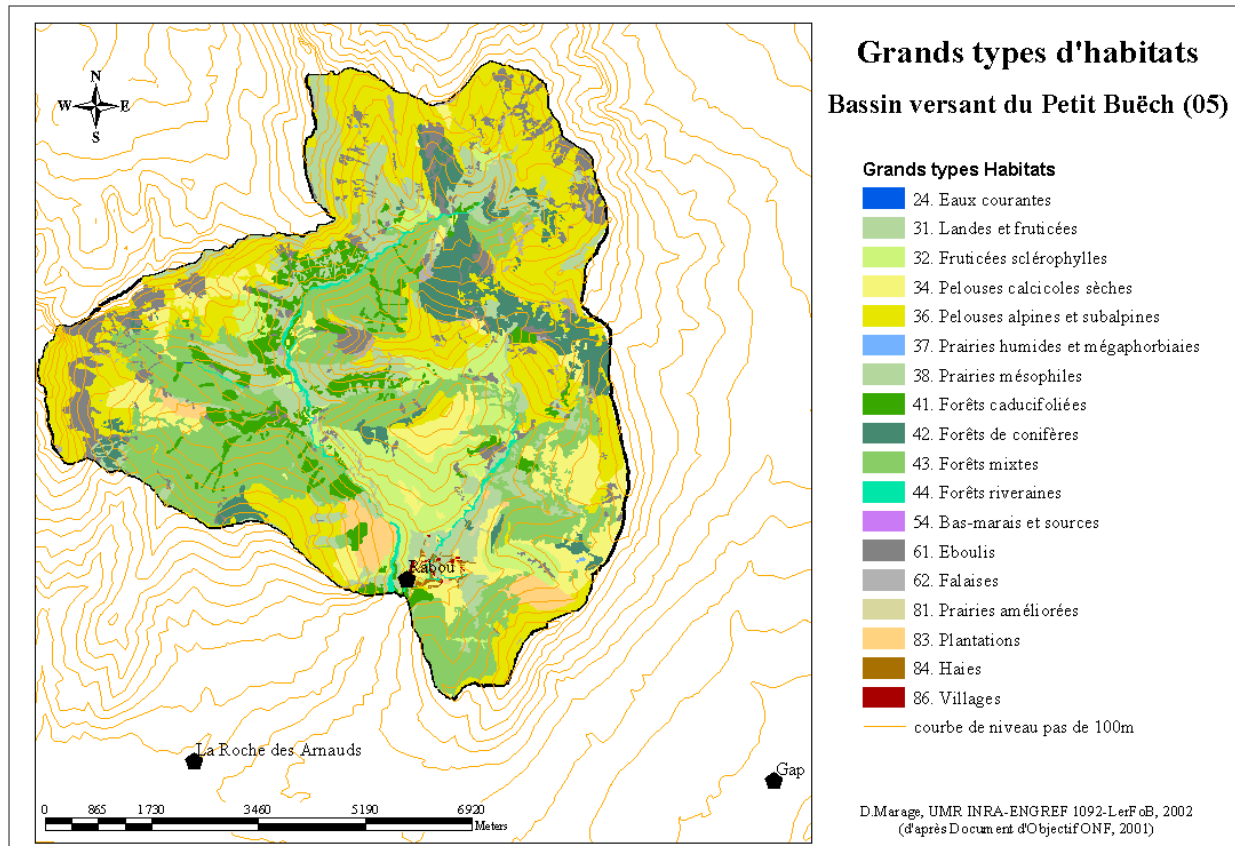


Figure 12 : Carte des grands types d'habitats dans le bassin versant du Petit Buëch (05)

Les nombreux travaux sur la végétation des Alpes intermédiaires (Gaultier 1989, Oberlinkels *et al.* 1990, Pigeon 1990, Darracq 1992, Rameau 1992, Varese 1993, Petetin 1994) nous permettent de tracer les principales chronoséquences<sup>11</sup> selon les étages bioclimatiques (Figure. 13). Ces trajectoires sont très proches de celles rencontrées dans le Préalpin septentrional (Vercors), avec cependant l'absence, dans le stock dendrologique, du buis et de l'épicéa. La continuité géographique avec les Préalpes du Nord semble favoriser les échanges floristiques e. g. la présence de *Primula auricula* dans le Dévoluy (Chas 1994).

Ces différentes chronoséquences sont analysées et affinées dans la deuxième partie de notre travail (déterminisme et dynamique de la végétation dans les complexes pastoraux et forestiers), en mettant l'accent sur la part des facteurs anthropiques dans leurs trajectoires évolutives.

<sup>9</sup> végétaux disséminés et utilisés par l'homme

<sup>10</sup> végétaux héliophiles et nitrophiles, présents à l'état naturel mais favorisés par les activités humaines

<sup>11</sup> succession des unités fonctionnelles sur un territoire défini (Bravard *et al.* 1986)

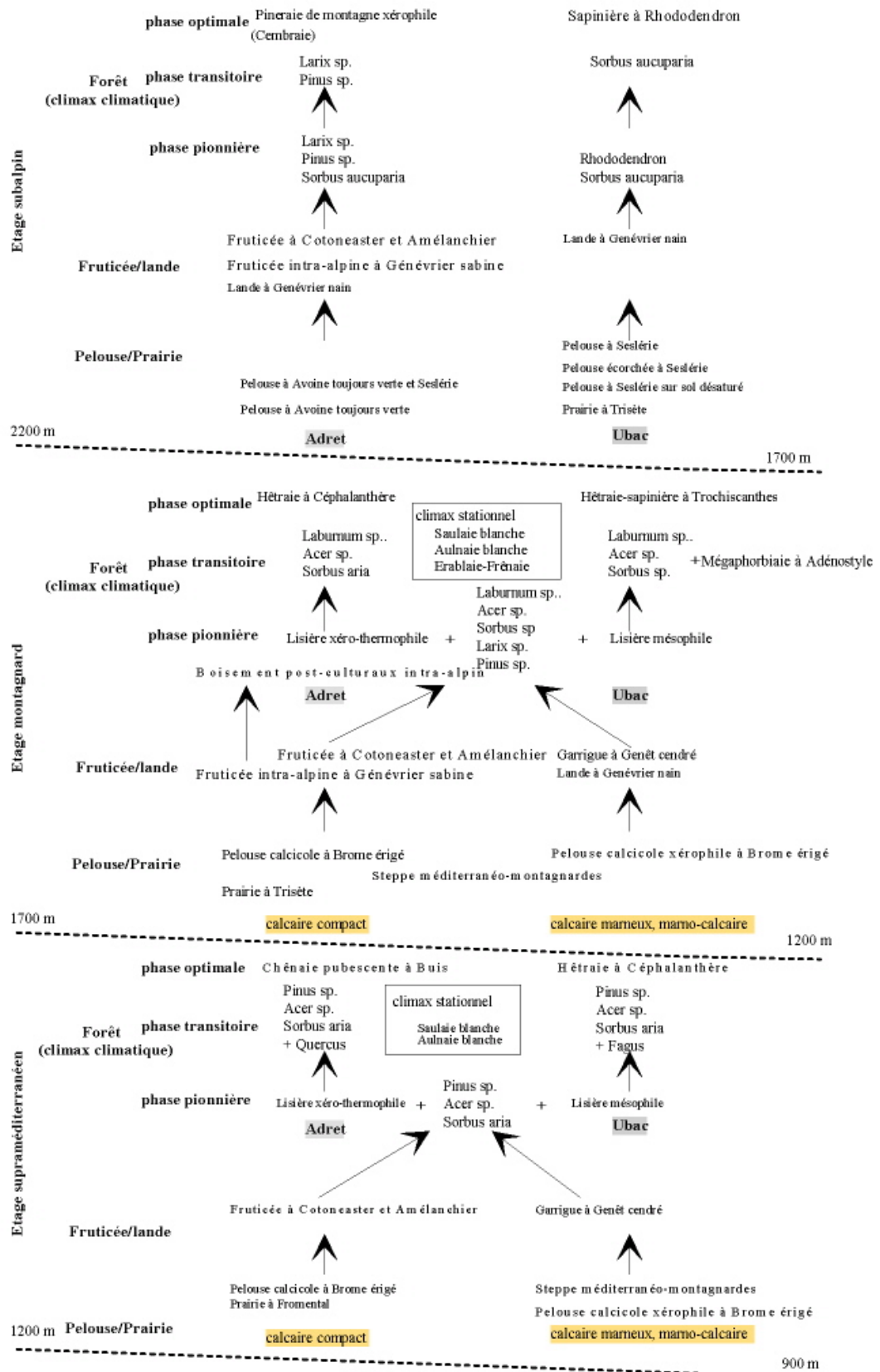


Figure 13 : Principales chronoséquences par étages bioclimatiques dans le bassin versant du Petit Buëch

### I.2.1.7 Les activités anthropiques dans le bassin versant du Petit Buëch

Les premiers indices de l'occupation humaine du bassin versant remontent à l'époque gallo-romaine (SRA Aix en Provence). Un pont romain, dont la chronologie est indéterminée, enjambe le cours du Petit Buëch en contre-bas du village de Rabou.

Les premières sources textuelles remontent au Bas Moyen-Age (Gimbert 2001). A cette époque, la naissance du cadre seigneurial permet au cadre juridique des terres de se mettre en place. Ce territoire, jusqu'alors, semble peu ou non mis en valeur. Ainsi, La famille De Flotte, de la Roche des Arnauds, reçoit en 1145, un territoire situé sur la rive droite du Petit Buëch, au pied du Pic de Bure, compris entre la montagne de Moissière et le col de Rabou. Dans le même temps, le Chapitre de Gap hérite de toute la rive gauche de la dite vallée et des montagnes de Chaudun. En 1188, l'installation d'une Chartreuse dans le bois des Donnes permet la mise en valeur des terres et attise les convoitises des seigneurs De Flotte, comme en attestent les pillages répétés de 1214 à 1390. A la même époque, le Chapitre de Gap accumule des richesses. En 1406, il perçoit le cens pour les agneaux et brebis tandis que la Chartreuse de Bertaud éprouve de grandes difficultés à mettre en valeur son patrimoine foncier. La seigneurie, de son côté, tente de le valoriser au mieux par l'albergement et le fermage. L'albergement ou accensement consiste en la mise en valeur du foncier par une relation donneur-mise en valeur. Ce système semble éprouver des difficultés. Le fermage semble, par ses modalités, trouver plus d'engouement auprès de la population car il s'agit de bail de courte durée (Gimbert 2001). En 1463, l'ensemble du patrimoine foncier des chartreuses de Bertaud est remis aux chartreuses de Durbon. A cette occasion, ils divisent le territoire en deux domaines : celui de la Crotte et celui de la Grangette. Ces deux entités fonctionnent selon le principe des granges monastiques. En tout état de cause, le contexte physiographique a certainement permis une émancipation précoce des paysans sur les détenteurs des terres. La mise en valeur de l'espace agro-pastoral est donc attestée depuis le Bas Moyen-Age. Les travaux de Mallen (2000) et Bétinas (2000) permettent de cerner les pratiques agropastorales au XIX<sup>e</sup> siècle. Nous insisterons ici sur les conséquences de la déprise agricole.

#### I.2.1.7.1 Mutations agricoles et pastorales

Le cadastre napoléonien de 1808 permet de définir un certain équilibre agrosylvopastoral à cette époque (Annexe F1). Cet équilibre est resté identique, comme l'atteste le dossier d'acquisition de la commune de Gap sur le territoire de Chaudun en 1901 (Betinas 2000). L'étude démographique de la vallée du Petit Buëch semble confirmer cet aspect (Figure. 14). La densité de population atteint son apogée entre 1800 et 1840, soit environ 250 personnes à Chaudun et 400 à Rabou.

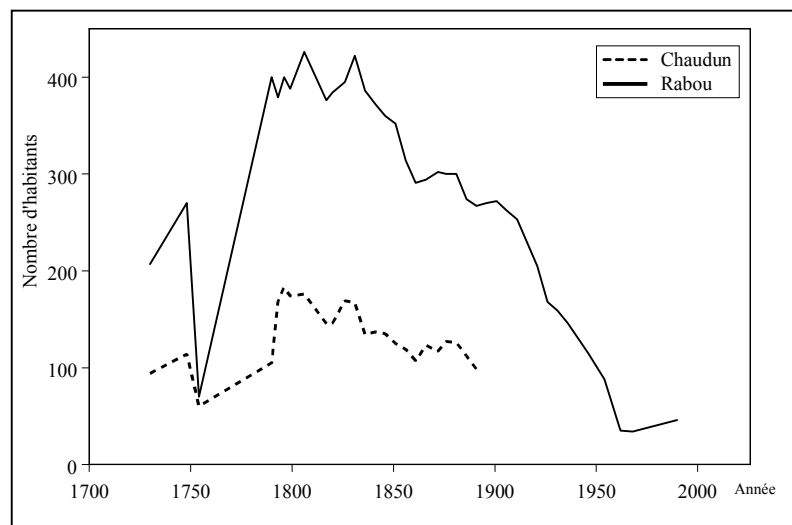


Figure 14 : Evolution de la population sur les territoires communaux de Chaudun et Rabou de 1730 à nos jours.

La commune de Chaudun est rattachée à celle de Gap en 1895, pour des motifs qui sont explicités par Escalle (1992) et Mallen (2000). A compter de cette date, toutes activités pastorales et agricoles ont cessé de manière synchrone. Commencent alors les grands chantiers de restauration des terrains de montagnes (RTM). Ce ne sont pas moins de 500 ha qui seront reboisés en mélèze, pin noir d'Autriche, pin à crochets et épicéa.

L'activité pastorale reprend vers 1930. Elle aura muté entre temps, passant d'un élevage exclusivement ovin à un élevage bovin. Le tableau X présente, pour le territoire communal de Chaudun puis de Gap, cette mutation sous la forme de l'évolution de la pression pastorale. Les données précises et fiables ne datent que de 1946. Un pastoralisme très extensif a cependant perduré entre 1916 et 1940 (Betinas 2000).

Tableau X. Evolution de la charge pastorale sur le territoire communal de Chaudun, puis de Gap

	1850	1895	1946	1962	2000
Bovins			300	300	320
Ovins	2500	2400	0	0	0
Surface (ha)	484	484	650	850	990
Charge (UGB.ha <sup>-1</sup> )	0.67	0.64	0.46	0.35	0.11

La charge pastorale n'a cessé de diminuer depuis l'abandon du village de Chaudun. En 2000, une charge de 0.11 UGB.ha<sup>-1</sup> ne permet plus, selon Brau-Nogué et al. (2001), d'assurer le maintien du potentiel écologique des surfaces en herbe. Il faudrait se situer, selon les auteurs, au minimum à 0.3 UGB.ha<sup>-1</sup>, c'est à dire à une situation proche de celle de 1962. L'alpage de Gap-Chaudun bénéficie donc de la Prime au Maintien des Systèmes d'élevages extensifs collectifs. Le constat est le même pour les alpages de Rabou et ceux de la Roche des Arnauds. Une enquête du CERPAM a permis de préciser les limites de chaque unité pastorale, ainsi que son chargement (Tab. XI et Annexe. F2).

Tableau XI. Effectif pâturant dans le bassin versant du Petit Buëch en 1999

Territoire communal (inclus dans le bassin versant)	Espèces	Effectif pâturant
Gap	Bovins	320
	Ovins	0
Rabou	Bovins	167
	Ovins	650
La Roche des Arnauds	Bovins	210
	Ovins	0
Total	<b>Bovins</b>	<b>697</b>
	<b>Ovins</b>	<b>650</b>

Devant l'évolution des paramètres macro-économiques, l'avenir de ces alpages pourrait bien être remis en cause (Tab. XII).

Tableau XII. Population, agriculture dans le Gapençais, Dévoluy et Champsaur-Valgaudemar

	Dévoluy	Gapençais	Champsaur-Valgaudemar
Population			
Evolution 1982-1990	+21%	+11%	+1.5%
Densité (nbr/km <sup>2</sup> )	5	72	20
Agriculture (évolution en % pour la période 1970-1988)			
cheptel ovins	+80%	+30%	+51%
cheptel bovins	-90%	-7%	-5%
nbre d'exploitants	-27%	-42%	-35%

### ***1.2.1.7.2 Histoire et activités forestières***

Il faut attendre le XI<sup>e</sup> siècle pour que soit fait mention des massifs forestiers du Chapitre et du Tavanet. Deux communautés villageoises, Rabou et Chaudun, s'établissent dans la vallée du Petit Buëch, Chaudun en tête de pont du Chapitre de Gap. Les communautés ecclésiastiques, la Chartreuse de Berthaud et le Chapitre de Gap sont en effet détentrices d'un patrimoine forestier important qu'elles souhaitent préserver. A Chaudun, les biens communaux représentent: les landes, la montagne pour pâturage et trois bois : le bois de la Ville, bois rond et bois du petit plaine. Il semble que les habitants de Rabou et de Chaudun, ont une grande liberté quant à la gestion et à l'usage de leurs bois par l'absence de véritable pouvoir coercitif. En règle générale, les forêts de la vallée sont concédées moyennant le paiement d'un cens réconitif ou réputé « *libre ou de plain usage* » : La gestion est confiée à la communauté, donc tend vers un réel droit de propriété (Gimbert 2001). Les essarts et défrichements sont présents mais sont réfutés par les deux communautés villageoises. Le charbonnage est une activité signalée surtout à l'Ufernet et Loubet. De nombreuses traces sont encore bien visibles dans ces bois, mais également dans le bois de Donnes, avec parfois l'existence de véritables murs de soutènement.

Des impératifs sociaux opposés vont conditionner la physionomie des peuplements. Les bois ecclésiastiques privilégient le sapin au détriment du hêtre. La commission de réformation note l'existence de mélèzes à Chaudun et de pins à Rabou. Les procès verbaux des commissaires réformateurs du XVIII<sup>e</sup> siècle, témoignent de la constance des surfaces boisées et d'une réelle volonté de gestion, nonobstant que la situation géographique de ces bois semble être une des raisons principales de leur bonne conservation. A l'opposé, les communautés villageoises exercent une pression plus importante *via* un affouage anarchique et un pâturage tant ovin que caprin.

Les premiers aménagements forestiers du siècle dernier entérineront ce constat. La dichotomie des préoccupations sociales entre ecclésiastiques et villageois de cette vallée vient confirmer les travaux de (Dubois 1991) qui exprime qu'une part du déterminisme des écosystèmes montagnards provient de l'intrication des processus socio-économiques et écologiques, montrant :« *combien la composante naturelle des paysages étalés selon les versants de la montagne, doit aux partis économiques décidés par les habitants ou les administrations en fonction des besoins ou des idéaux des sociétés qu'ils expriment*». Après la révolution, de nombreuses coupes sont effectuées dans les différents massifs de la vallée. Le câble est employé dès 1930 pour le transport des billes. Le flottage du bois sur le Petit Buëch prend fin en 1950, période de ses dernières utilisations.

Une étude rétrospective de la fréquence des coupes au XIX<sup>e</sup> et XX<sup>e</sup> siècle (Lamoisson 2000) a permis de cerner le régime de perturbations des principaux massifs forestiers du site (Annexe. F3).

## I.2.2 Stratégie d'échantillonnage

### I.2.2.1 Acquisition et traitement des données géoréférencées

Dans la recherche des mécanismes de la persistance taxonomique et écologique des communautés végétales, l'accent a été mis sur l'accessibilité aux ressources dans un environnement fluctuant. Nous avons vu que la géomatique ouvre dans ce sens de nouvelles perspectives dans la caractérisation de l'hétérogénéité spatiale et de la variabilité temporelle des facteurs réglant l'assemblage des communautés. Notre stratégie d'échantillonnage va tenter de tirer parti des possibilités offertes par les SIG.

Reprenant la classification des gradients environnementaux (Austin 1980), nous avons constitué quatre classes de données géoréférencées. La première concerne des gradients indirects ou **descripteurs écologiques**<sup>12</sup>, à savoir la topographie et ses corrélats (altitude, pente, exposition) et la géologie et la lithologie. La seconde traite des gradients directs ou **facteurs écologiques**<sup>13</sup>, notamment des variables climatiques (rayonnement solaire, température, précipitations, ETP, bilan hydrique, déficit hydrique cumulé). Associés à ces facteurs, les gradients de **perturbations** (Grime 1979) forment la troisième classe. Ils ont pu être établies pour la charge pastorale et l'exploitation forestière. Enfin, la quatrième classe regroupe l'occupation et les usages passés (AMOS) et présents du sol. Ils concernent les **facteurs historiques** des complexes de végétation étudiés.

#### I.2.2.1.1 Sources et qualité des données

Pour un meilleur contrôle des différentes sources d'erreurs, nous avons essayé, dans la mesure du possible, de traiter nous même les données brutes. Les données de bases sont hétérogènes de part :

- L'origine des documents de base émanant de structures scientifiques (Cemagref, BRGM) ou institutionnelles (Météo France, IGN, ONF)
- Un large spectre de résolutions temporelles, embrasant les échelles mensuelles, annuelles, séculaires pour des résolutions spatiales variant de 2500 m<sup>2</sup> au km<sup>2</sup>.
- Des données disponibles en mode raster ou vecteur.
- Des images numérisées en niveau de gris ou en infrarouge fausse couleur.

Nous pouvons tirer parti de ces données, grâce au commodité et à la convivialité offerte par les différents logiciels employés, principalement ESRI™ Arc/Info® pour la numérisation, la digitalisation et l'analyse spatiale et ERDAS™ Image® 8.4 pour l'orthorectification et le mosaïquage des vues aériennes.

#### I.2.2.1.2 Résolution spatiale et temporelle

La résolution spatiale est dictée par la qualité du MNT. Issu de la BDalti 50 de l'IGN, notre résolution spatiale est donc de 50 m, soit 2500 m<sup>2</sup>. Toutes les données de base ont été créées avec cette résolution. Le MNT joue un rôle pivot dans la démarche de planification expérimentale et de modélisation envisagée (Guisan & Zimmermann 2000). La plupart des descripteurs et facteurs écologiques sont dérivées du MNT. La qualité de l'orthorectification des vues aériennes est fonction de celle du MNT (Muraz *et al.* 1999).

<sup>12</sup> Élément ou condition caractérisant l'environnement mais n'ayant pas d'effet physiologique direct sur les êtres vivants (Delpech 1985).

<sup>13</sup> Agent physique, chimique ou biologique de l'environnement susceptible d'avoir une influence physiologique sur un organisme vivant (Delpech 1985)

La résolution temporelle est beaucoup plus problématique. Le modèle AURELHY (Benichou & Le Breton 1987) fournit des données météorologiques à l'échelle mensuelle. Le calcul des radiations solaires peut se faire à une échelle journalière (Volk 1998). Les vues aériennes disponibles sont échellonnées de 1948 à 1993. Pour gérer ce diachronisme en relation avec les questions de recherche énoncées, nous distinguerons deux pas de temps.

- La variabilité mensuelle des facteurs climatiques, associées à l'hétérogénéité spatiale des descripteurs écologiques nous permettra d'expliquer et de modéliser les communautés végétales et leur richesse floristique, liaison avec les facteurs historiques.
- La dynamique de recolonisation ligneuse sera abordée à l'échelle de la décennie car le pas de temps entre deux missions aériennes est de 20 ans.

Nous n'avons pas fait appel à l'imagerie satellitaire bien que notre site soit couvert par les missions Landsat et Spot. D'une part, il faut souligner le coût élevé de ce type de ressource. Puis la transformation d'images brutes passe par une chaîne de traitement d'analyse également coûteuse en temps et en main d'œuvre. D'autre part, il manque le recul temporel nécessaire à une approche diachronique des processus de recolonisation ligneuse. Enfin, l'avantage que pouvait revêtir l'image satellitaire, en terme de séparation entre feuillus et conifères, est comblé par l'utilisation de vues aériennes Infra Rouge fausse Couleur pour les missions de 1971 et 1993.

Les vues aériennes de 1948, 1971 et 1993 ont été orthorectifiées, puis mosaïquer et enfin digitalisées à l'écran. la distinction des différents stades dynamiques est basée sur le tableau XIII.

Tableau XIII. Distinction des différents stades obtenus par photointerprétation des orthophotographies

Stade dynamique	% de noir dans le blanc	Composition	Physionomie
Absence végétation	0		Eboulis
Basse, homogène	90 à 100		Pelouses
Basse, ligneux bas	40-50		Fruticée basse
Basse, ligneux haut	40-50		Fruticée haute
Haute, sol se devine	50-75	>75%	Forêt claire résineuse
		>75%	Forêt claire feuillus
		>=75%	Forêt intermédiaire résineuse
Haute, non fermé	75-85	>=75%	Forêt intermédiaire feuillus
		< 75%	Forêt mixte
		>75%	Forêt dense résineuse
Homogène haute	90-100	>75%	Forêt dense feuillus
Autres		Elément linéaire	Système bocager

En relation avec le cadastre napoléonien de 1808, ces facteurs historiques nous permettrons de mener une analyse diachronique sur 185 ans et synchronique sur des échelles hiérarchiques emboîtées.

### I.2.2.2 Choix des facteurs de stratification spatialisés

Avec l'aide du SIG, notre démarche d'échantillonnage se voudrait l'équivalent d'un véritable plan d'expérience bâti dans un cadre probabiliste (Goedickemeier *et al.* 1997, Bellehumeur & Legendre 1998). Les limites d'une telle démarche réside dans l'absence réelle de randomisation. Nous ne pouvons pas manipuler les écosystèmes comme des éprouvettes. L'intérêt du SIG repose sur la possibilité de stratifier la population à échantillonner, de réaliser des tirages aléatoires des conditions et des unités expérimentales, et surtout de connaître le poids de chaque strate i. e. sa surface (Figure. 15 et 16).

En accord avec les objectifs et questions de recherche énoncées, cette planification présume que les facteurs du tableau XIV expliquent le mieux les variations de l'organisation, de la richesse spécifique et de la dynamique des communautés végétales.



Tableau XIV. Modalités des facteurs historico-écologiques du plan d'échantillonnage

Type de variables	Variables spatialisées	Modalités
Descripteur écologique	1. Substrat géologique (LITHO)	a. Perméable b. Peu perméable
	2. Distance à la Lisière Forestière (DLF)	a. < 100 m b. > 100 m
Facteur écologique	3. Déficit Hydrique Cumulé (DHCU)	a. faible (< -198 mm) b. modéré (-198 et -330 mm) c. fort (> -330 mm)
	4. Pâturage (PATU)	a. Pâturé b. Non pâturé
Facteur historique	5. Stade dynamique et AMOS (DYNA)	a. Pelouse b. Fruticée, lande c. Forêt récente d. Forêt ancienne

Nous avons choisi de travailler dans une tranche altitudinale qui englobe les étages bioclimatiques montagnards et la base du subalpin, soit entre 1200 et 1850 m. 69.3% de la surface du site est comprise dans cette tranche altitudinale.

Le plan d'échantillonnage n'intègre pas :

- les ripisylves car les impacts anthropiques sur ces hydrosystèmes sont minorés, et leurs liens avec le pastoralisme sont très réduits. La dynamique de ces systèmes est avant tout guidée par des processus endogènes, comme les crues liées à la fonte des neiges ;
- pour les mêmes raisons, les communautés végétales inféodées aux substrats imperméables (marnes de l'Oxfordien et du Valanginien) n'ont pas été étudiées.

Chaque combinaison de facteurs fournit une condition expérimentale. Celle-ci représente une unité fonctionnelle, isochrone, isopotentielle et isodynamique. En effet, les populations végétales, s'y trouvant, ont subi la même histoire d'occupation du sol, la même pression sélective et les mêmes contraintes et stress abiotiques. Toutes les combinaisons théoriques ne sont pas réalisables. Le facteur DLF est étudié pour les complexes agro-pastoraux, soit pour les stades pelouses et fruticées. Le nombre optimal d'unité d'échantillonnage par condition expérimentale a été fixé à  $p=3$ . Ce chiffre peut sembler faible au regard de la littérature (Delcros 1992, Tatoni 1992, Dutoit 1995, Prevosto 1999, Sciama 1999, Saïd 2000). Cependant, nous pensons que le contrôle de la variabilité par des gradients de ressources directs, ici DHCU, permet de limiter le nombre de répétitions.

Tableau XV. Nombre de répétitions et taille des échantillons théoriques souhaitables.

Nombre de répétitions	Taille des échantillons	
n (quadrat par relevé)	4	Echantillon des quadrats ( $q \cdot p \cdot n$ ) = 864
p (relevés)	3	Echantillon des placettes ( $q \cdot p$ ) = 216
q (conditions expérimentales)	72	

Les facteurs LITHO et PATU sont directement accessibles via les documents de base (Figure. 15). En revanche, l'obtention des autres facteurs de stratification a nécessité des traitements et modélisations spatiales préalables.

### I.2.2.3 Procédure d'échantillonnage

#### I.2.2.3.1 Croisement multicouche

Pour obtenir, la « Distance à la Lisière Forestière » (DLF), nous avons isolé, à partir de la photointerprétation de 1993, l'ensemble des massifs forestiers. Une zone tampon de 100 m a été créé à partir de leurs lisières.

Le « Déficit Hydrique Cumulé » (DHCU) est une variable qualitative ordinale dérivée de la modélisation spatiale du bilan hydrique à l'échelle mensuelle (Annexe. D10). Nous présentons succinctement la procédure mise en place pour la modéliser :

- Calcul du rayonnement global solaire mensuel
- Calcul de l'ETP mensuel selon la formule de Turc (1961)
- Calcul du bilan hydrique climatique mensuel (P-ETP)
- Calcul du bilan hydrique mensuel avec une Réserve Utile du sol de 30 mm
- Calcul du déficit hydrique cumulé (DHCU) par sommation des bilans hydriques mensuelles

Le facteur DYNA résulte du croisement entre le cadastre napoléonien de 1808 qui représente les AMOS et les stades dynamiques de 1993. Ce facteur nous renseigne sur les mutations d'occupation du sol au cours du temps, et permet de cerner les continuités ou discontinuités historiques des pratiques agro-sylvopastorales. La table de critère du tableau XVI a été bâti pour définir les quatre modalités de ce facteur.

Tableau XVI. Table de critère pour la définition du facteur DYNA

	1993	Pelouse	Fruticée	Forêt
1808				
Labours, terres vaines				
Près, pâturages		Pelouse (a)	Fruticée, lande (b)	Forêt récente (c)
Landes, Rochers				
Bois taillis				
Futaie			<b>Non étudié</b>	Forêt ancienne (d)
Haute futaie				

Les zones « Bois et Pâtures » en 1808 et le stade « système bocager » de 1993 ont été exclues de cette table.

Après élimination des polygones de taille inférieure à 2500 m<sup>2</sup>, le plan d'échantillonnage contient 66 conditions expérimentales des 72 initiales (Annexe. G1). La figure 16 représente la répartition en % de la surface des différentes conditions expérimentales. Les six conditions manquantes sont déjà un élément d'information puisqu'elles signifient qu'en l'espace de 185 ans, en l'absence de pâturage et quel que soit le substrat, il ne reste pas d'espaces ouverts lorsque le déficit hydrique cumulé est faible.

Il est primordial de contrôler la surface d'échantillonnage lorsque l'analyse spatiale de la richesse spécifique est envisagée (Chiarucci *et al.* 2001, Whittaker *et al.* 2001). Nous avons choisi de travailler à une échelle fixe de 400 m<sup>2</sup> pour les stades forêts récentes et anciennes et de 100 m<sup>2</sup> pour les stades pelouses et fruticées. La surface de chaque placette a été soigneusement mesurée et délimitée par télémètre.

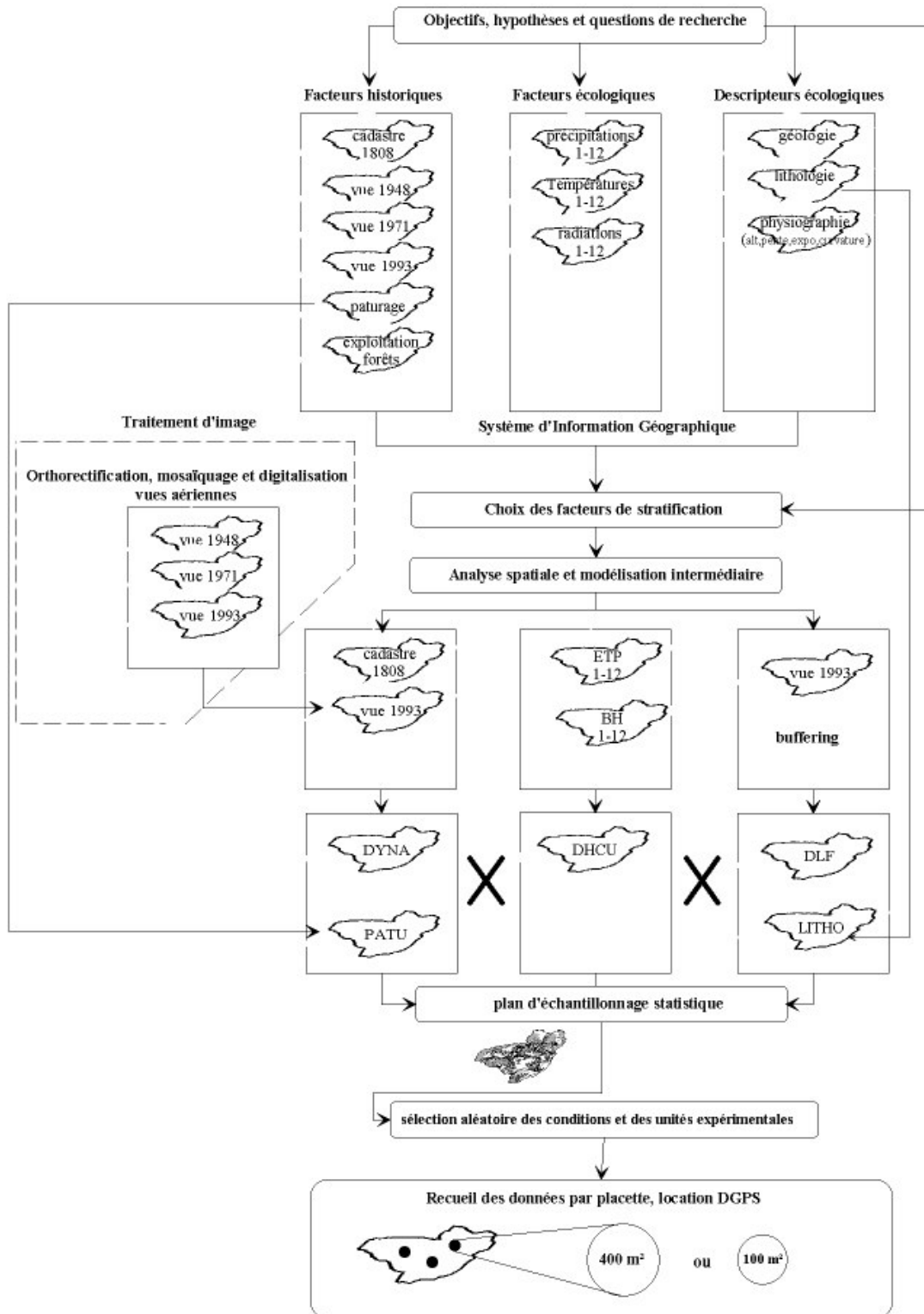


Figure 15 : Stratégie d'échantillonnage bâtie sous SIG. Exemple d'un échantillonnage stratifié

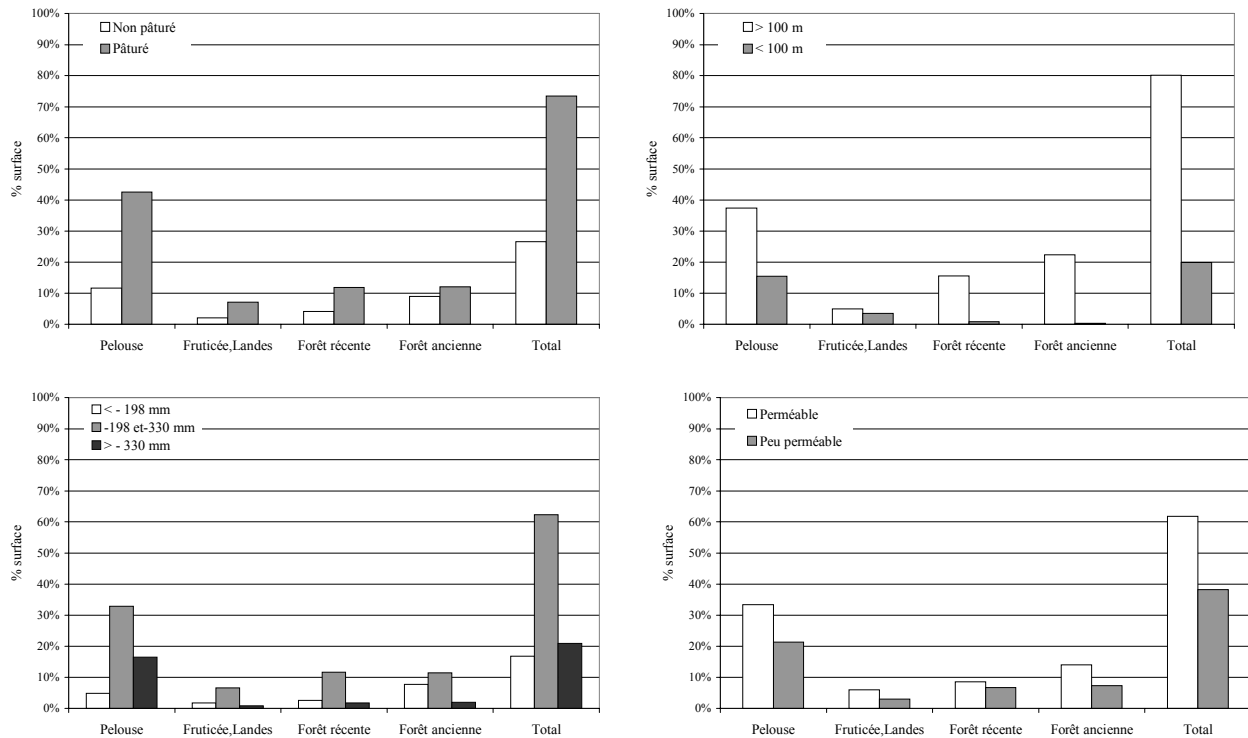


Figure 16 : Répartition par surface des différentes conditions expérimentales

#### 1.2.2.3.2 Sélection des conditions et des unités d'échantillonnage

La stratification étant acquise, nous optons pour la sélection proportionnelle à la surface des conditions expérimentales. Cinq polygones par condition sont tirés aléatoirement, puis dans chacun d'eux, une unité d'échantillonnage (p) est tirée au hasard, selon une grille de point de 30 m de côté. Les deux unités supplémentaires permettent de palier aux erreurs dues à des conditions expérimentales non conformes. L'implantation d'une grille de point permet de réduire l'autocorrélation spatiale. Nous avons une distance minimum théorique de 150 m entre deux unités d'échantillonnage (Goedickemeier *et al.* 1997, Bellehumeur & Legendre 1998, Guisan *et al.* 1998).

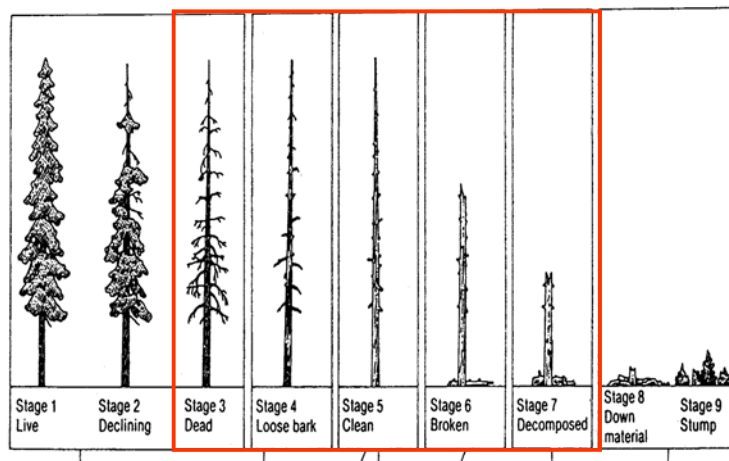
#### 1.2.2.4 Protocole d'analyse et recueil des données

Les protocoles et analyses détaillés sont indiqués dans les « Matériels et Méthodes » de chaque chapitre. Nous rappelons brièvement les mesures et dispositifs expérimentaux mis en place.

Pour toutes les placettes, nous avons recueilli les informations sur :

- La stratification de la végétation : herbacées (0 à 0.5m), arbustives basses (0.5 m à 2 m), arbustives hautes (2 à 8 m) et arborescentes (> 8 m) avec, pour chacune d'elle, une évaluation semi-quantitative du couvert.
- La composition et la richesse de la végétation par un relevé floristique exhaustif avec les coefficients d'abondance-dominance pour chaque espèce de chacune des strates selon la codification de Braun-Blanquet (1932).
- La composition dendrométrique en mesurant toutes les phanérophytes vivantes ou mortes sur pied (Figure. 17) dont le diamètre à 1.3 m était supérieur à 7.5 cm.

Figure 17 : Classe de dégradation du bois sur pied (d'après (Bull et al. 1997))



- Des indices de la pression pastorale selon la méthodologie développée par Barbaro (1999)
- Le microclimat par la mesure de l'altitude, de l'exposition et de la pente
- La géologie (nature du substrat) et les contraintes édaphiques (profondeur, texture, structure, charge en cailloux, effervescence à HCl), complétées par 203 analyses de sol (pHeau, CEC, CA, Mg, K, C, N, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> d'après les recommandations de Gégout & Jabiol (2001).

Pour 32 placettes, nous avons également estimé :

- la biomasse herbacée, c'est à dire la production printanière de matière sèche sur 4 quadrats contigus de 0.25 m<sup>2</sup>.
- la banque de graines du sol
- L'âge d'abandon obtenu à l'aide de carottes ou de rondelles prélevées sur le ligneux de plus gros diamètre (Saïd & Gégout 2000)
- un relevé floristique exhaustif avec les coefficients d'abondance-dominance pour chaque espèce de chacune des strates selon la codification de Braun-Blanquet (1932) a été établi à l'échelle d'un m<sup>2</sup>.

Pour relier l'ensemble de ces variables aux facteurs historico-écologiques spatialisés, chaque placette a été localisée grâce au système DGPS (Trimble® Geoexplorer) (Annexe. G2). La correction différentielle a été réalisée avec la base Trimble la plus proche, c'est à dire celle de Valence (STIR ONF Sud-Est).

### I.2.3 Analyse des données et Modélisation

Schématiquement, l'analyse des données s'organise autour du triptyque (Cousins 1991, Deconchat 1999): SELECTION – TRANSFORMATION - LIAISON.

Le travail de sélection s'articule autour du plan d'échantillonnage préalablement bâti et des questions de recherche. La transformation procède de trois manières :

- appliquer un opérateur à une variable (transformation logarithmique ou racine carrée...) ou à un vecteur (conversion des abondances en présence-absence ...)
- réduire la dimension d'un tableau par un vecteur (fréquence des espèces ou richesse par unité d'échantillonnage...) ou par un scalaire (richesse totale...)
- appliquer un opérateur qui dépend des données. Il s'agit des analyses d'ordination. Elles affectent aux colonnes et aux lignes d'un tableau des opérateurs en optimisant certains paramètres. Ce sont les méthodes d'analyses multivariées telles l'ACP, AFC, ACM.

La liaison entre deux variables ou plus constitue l'étape centrale des analyses. Cette opération se décompose en deux parties (1) la mesure de ou des liaisons (2) la représentation de ou des liaisons. Elle débouche implicitement sur le concept de **modèle**, c'est à dire sur une simplification de la réalité, à portée prédictive.

#### I.2.3.1 Matrice du plan d'échantillonnage

Le tableau XVII présente la répartition des 227 placettes selon les facteurs de stratification. Ces placettes ont été réalisées au terme de 6 mois de terrain répartis sur trois ans. 181 relevés (80%) ont été localisés par GPS (Annexe. G3). Après correction différentielle, chaque placette est recalée sur le plan d'échantillonnage. Malgré un effort de localisation précis sur le terrain, notre matrice expérimentale globale est incomplète et non équilibrée. De plus, certaines conditions expérimentales ne possèdent qu'une unité d'échantillonnage sur les trois initialement prévues. Ces éléments induisent des difficultés intrinsèques dans l'estimation des variables à expliquer. Il est impossible de tester l'interaction dans toutes les conditions.

Tableau XVII. Matrice du plan d'échantillonnage selon les facteurs historico-écologiques (codification d'après Tab. XIV)

		DHCU		a		b		c		
		LITHO		a	b	a	b	a	b	
DYNA	PATU	DLF								
a	a	a		3	1	8	2	3	3	20
		b		3	3	10	2	5	3	26
	b	a		1		5	2	6	3	17
		b		4		4	2	5	4	19
b	a	a		1	3	5	4	3	3	19
		b		5	3	8	3	4	5	28
	b	a				1	3	3	2	9
		b				3	2	3	3	11
c	a			3	1	4	4	2	4	18
	b			2	3	3	4	3	3	18
d	a			3	3	6	4	4	1	21
	b			4	4	6	3	2	2	21

Total 29 21 63 35 43 36 227

### I.2.3.2 Variables à expliquer

Nous avons scindé les variables à expliquer selon leur nature et selon la problématique abordée (persistance taxonomique ou écologique) (Tab. XVIII). La nature des variables détermine la manière dont elles seront modélisées.

Tableau XVIII. Liste des variables à expliquer (Y) selon leurs qualités

		Qualitative		Quantitative
		Nominale (présence/absence)	Ordinale	
Persistence taxonomique	• Communauté $\gamma$	• Abondance espèce $\gamma$	• Richesse spécifique (totale, ligneuse, herbacée)	• Richesse taxonomique de la banque de graines
	• Espèce $\gamma$			
Persistence écologique			• Abondance relative de groupes fonctionnels	• Biomasse herbacée • Densité de graines du sol
		• Vitesse de recolonisation		

### I.2.3.3 Les prédicteurs

Nous distinguons des prédicteurs non spatialisés, de prédicteurs spatialisés. Notre démarche modélisatrice nous conduit à privilégier ces derniers. Ceux-ci se rangent parmi des descripteurs et facteurs écologiques et des facteurs de perturbations. Le tableau XIX synthétise l'ensemble des prédicteurs par classe et par nature. Selon les hypothèses à tester, ils seront mis en relation avec les variables à expliquer du tableau XVIII.

71 variables serviront de prédicteurs. 14 variables ne sont pas spatialisés. 72% des variables spatialisées sont des facteurs écologiques climatiques.

Tableau XIX. Liste des prédicteurs (X) selon leurs qualités

	Qualitatifs		Quantitatifs	
	Ordinale	Descripteurs écologiques	Facteurs écologiques	Perturbations
Non spatialisés		<ul style="list-style-type: none"> <li>• Variables pédologiques (pHeau, CEC, C, N, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, Mg, Ca, K, RU, profondeur prospectable)</li> <li>• Recouvrements des strates arborescentes, arbustives hautes, arbustives basses</li> <li>• Age du plus vieux ligneux</li> </ul>		
Spatialisés	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Stade dynamique en 1948, 1971 et 1993</li> <li>• AMOS (1808)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Altitude</li> <li>• Pente</li> <li>• Exposition, sin(expo) et cos(expo)</li> <li>• Indice de concavité/convexité</li> <li>• Perméabilité des roches</li> <li>• Angle de Gams</li> <li>• Indice de De Martonne</li> <li>• Amplitude thermique</li> <li>• Période de végétation</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Températures moyennes mensuelles (1 à 12)</li> <li>• Précipitations moyennes mensuelles (1 à 12)</li> <li>• Rayonnement solaire global mensuelle (1 à 12)</li> <li>• Evapotranspiration mensuelle (3 à 9)</li> <li>• Bilan hydrique mensuel (3 à 9)</li> <li>• Déficit hydrique cumulé</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Charge pastorale</li> </ul>

### I.2.3.4 Modélisation statistique

#### I.2.3.4.1 Démarche générale

Elle s'inspire de la démarche définie par Le Tacon et al. (2000) pour quantifier et qualifier la biodiversité. (Le Tacon *et al.* 2000). S'appuyant sur la recherche d'une quantification « neutre » de la diversité floristique, elle fait intervenir différentes échelles spatiales. La diversité à l'échelle  $\beta$  est basée sur des matrices de distance entre relevés. Enfin, elle prend en compte les attributs vitaux des espèces plutôt qu'un niveau taxonomique donné.

Le recours à l'analyse multivariée s'est faite en amont du travail de modélisation spatiale (Figure. 19). L'AFC (Analyse factorielle des Correspondances) a été utilisée pour rechercher la structure des tableaux floristiques. Cette analyse est optimale en raison de la structure de la matrice espèces-relevés et des propriétés de modélisation de la succession des espèces sur un gradient écologique. La Classification Ascendante Hiérarchique (CAH), par le critère de l'inertie (Méthode de Ward) a été employée, après AFC, pour rechercher la typologie des relevés et la typologie des espèces. L'AFC d'un tableau positionne les lignes à la moyenne de leur distribution sur les colonnes et les colonnes à la moyenne de leur distribution sur les lignes. L'AFC est aussi un cas particulier d'analyse canonique. Ainsi, la méthode dite du *Reciprocal scaling* (Thioulouse & Chessel 1992) étend la notion de positions duales (moyennes) à celle de variabilités duales (variances). Les variances associées aux espèces sont des amplitudes d'habitat et les variances associées aux relevés sont des indices de diversité  $\alpha$ . Cette méthode nous permettra donc de caractériser l'amplitude écologique des espèces.



La similarité entre relevés a été mesurée par l'indice de similarité de Sørensen, de la forme :

$$S = \frac{2a}{2a + b + c}$$

Avec  $a$  = nombre d'espèces en commun entre deux relevés,  $b$  = nombre d'espèces présentes uniquement dans le premier relevé,  $c$  = nombre d'espèces présentes uniquement dans le deuxième relevé

Cet indice a été retenu car il traite des données en absence/présence et parce qu'il donne le même poids à tous les taxons. Cet indice varie de 0 à 1, et la distance associée est définie par :

$$D = 1 - S$$

Cette matrice de distance sera utilisée pour quantifier la richesse à l'échelle  $\beta$ . Pour une matrice de distances euclidiennes, il existe un nuage de points dans un espace euclidien dont les distances deux à deux sont celles de la matrice. L'analyse en coordonnées principales (*Principal Coordinates Analysis*) calcule ce nuage de points et en donne une projection en dimensions réduites.

L'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) a été utilisée pour caractériser les corrélations entre variables qualitatives. Elle sera employée pour identifier des groupes sur la base des traits biologiques (Figure. 19).

Guisan & Zimmermann (2000) ont particulièrement bien traité les procédures et techniques mises en œuvre dans le développement des modèles de distribution des habitats et celui de leur diversité en écologie spatiale. Ces auteurs distinguent sept grandes familles de modèles.

- Modèle basé sur les surfaces de réponses par la régression pondérée (Beerling *et al.* 1995, Huntley *et al.* 1995)
- Modèle linéaire généralisé ou additif généralisé (Pereira & Itami 1991, Yee & Mitchell 1991, Guisan *et al.* 1998, Manel *et al.* 1999, Guisan & Zimmermann 2000, Guisan 2001, Lehmann *et al.* 2002a, Lehmann *et al.* 2002b, Teira & Peco 2003)
- Les arbres de décision (Lees & Ritman 1991)
- Modèle bayésien (Brzeziecki *et al.* 1993, Wyler & Spichiger 1994, Brzeziecki *et al.* 1995, Aspinall *et al.* 2000)
- Méthode de calcul des enveloppes (Carpenter *et al.* 1993)
- Méthode basée sur les coordonnées factorielles issues de CCA (Hill 1991)
- Méthode basée sur les réseaux neuronaux

Parmi ces grandes familles de modèles, nous avons retenu les méthodes relatives aux modèles linéaires généralisés. Leur introduction en écologie (Nicholls 1989) s'est révélée très fructueuse. L'implémentation sous SIG a ensuite été utilisée et validée dans de nombreux travaux en écologie (Pereira & Itami 1991, Guisan *et al.* 1998, Manel *et al.* 1999, Lehmann *et al.* 2002b). Cette famille de modèles permet d'ajuster, en outre, des courbes de réponses pour des variables qualitatives et quantitatives. Ces modèles sont dits statiques (*static model*) car ils occultent la composante temporelle.

Toutes les analyses inférentielles ont été réalisées sous S-Plus 2000 (MathSoft 1999). Les analyses multivariées ont été réalisées sous ADE 4 (Thioulouse *et al.* 1997).

**I.2.3.4.2 Calibration des modèles**

Le choix de la méthode étant arrêté, la phase de calibration des modèles consiste en l'estimation des paramètres des modèles.

Pour modéliser la présence ou l'absence d'une communauté ou d'une espèce (variable qualitative nominale) nous avons eu recours à la régression logistique multiple pas à pas. La fonction de lien est le logit de Y soit :

$$\ln\left(\frac{p}{1-p}\right) = \alpha + \beta_1 \cdot X_1 + \beta_2 \cdot X_2 + \dots + \beta_p \cdot X_p = \alpha + \sum_{j=1}^p \beta_j \cdot X_j$$

L'ajustement des modèles est caractérisé par une mesure de la réduction de la variance. Dans le cadre des modèles généralisés, l'estimation se fait par la méthode du maximum de vraisemblance (*Maximum-Likelihood Estimation* (MLE)). Dans ce cas, l'ajustement se caractérise par la mesure de la réduction de la déviance, exprimée à travers le  $D^2$  (l'équivalent du  $R^2$  dans le modèle linéaire) de la forme :

$$D^2 = \frac{dev_{null} - dev_{resid}}{dev_{null}}$$

Avec  $dev_{null}$  = déviance nulle (déviance du modèle avec l'ordonnée à l'origine),  $dev_{resid}$  = déviance résiduelle (déviance qui reste inexpliquée après l'ajout des prédicteurs)

Un  $D^2$  ajusté peut être également calculé. Il tient compte du nombre d'observations ( $n$ ) et du nombre de prédicteurs ( $p$ ). C'est une mesure adéquate pour comparer des modèles qui incluent différentes combinaisons de variables, comme dans notre cas. Il est de la forme (Guisan & Zimmermann 2000):

$$adjusted D^2 = 1 - [(n-1)/(n-p)] \times [1 - D^2]$$

La probabilité de présence  $P(Y = 1)$  s'exprime par la fonction inverse du logit (Y) soit :

$$p = P(Y = 1) = \frac{e^{\alpha + \sum_{j=1}^p \beta_j \cdot X_j}}{1 + e^{\alpha + \sum_{j=1}^p \beta_j \cdot X_j}} = \frac{1}{1 + e^{-\alpha - \sum_{j=1}^p \beta_j \cdot X_j}}$$

La régression poissonnienne pas à pas a été mise en œuvre pour étudier les relations entre, d'une part la richesse floristique et l'ensemble des prédicteurs et, d'autre part entre la richesse floristique et la productivité. L'erreur de distribution des résidus de la variable indépendante (richesse floristique) suivant une loi de Poisson (McCullagh & Nelder 1989, Nicholls 1989, MathSoft 1999), la fonction de lien est le  $\ln(Y)$  à la place de  $\ln(p/1-p)$ . Une attention particulière a été prise dans le choix du test de signification. Le test F a été employé à la place du  $\chi^2$  si la déviance étant sur-dispersée (Hastie & Pregibon 1993).

Pour l'ensemble des régressions logistiques ou poissonniennes multiples pas à pas, le critère d'Akaike (AIC) a été retenu pour sélectionner les modèles. Il est de la forme (LL = log du maximum de vraisemblance (log-Likelihood), et  $n$  = nombre de prédicteurs)

$$AIC = -2LL + 2 \cdot (1 + n)$$

Pour modéliser l'abondance d'une espèce (variable qualitative ordinaire), nous avons eu recours à un modèle dit « de chance proportionnelle » (*proportional odds ordinal regression models*). Ce type de modèle a été bâti, dans un premier temps, pour des études médicales et épidémiologiques (McCullagh & Nelder 1989, Harrell 2000). Puis il a été employé par Guisan (1998) pour la prédiction de l'abondance de *Carex curvula* en Suisse. Il a été implémenté sous S-plus par F. Harrell (Library hmisc et design). La variable à expliquer est qualitative ordinaire. Elle comporte  $k$  niveaux. Pour chaque niveau, la probabilité de présence est de la forme :

$$p = P(Y \geq j | X) = \frac{1}{1 + e^{[-(\alpha_j + X\beta)]}}$$

Avec  $j = 1, 2, \dots, k$ .

Il existe autant d'ordonnées à l'origine que de niveaux  $k$ . Ce modèle est basé sur la distribution de probabilité cumulée des différents niveaux (Walker & Duncan 1967). Pour un niveau fixé  $j$ , le modèle est donc un modèle de régression logistique pour l'événement  $Y \geq j$ . En utilisant un vecteur commun de paramètres  $\beta$  reliant les probabilités de chaque niveau, ce modèle permet une modélisation harmonieuse de la distribution de  $Y$ . Nous l'avons mis en œuvre pour la modélisation de l'abondance du Panicaut blanc de Alpes (*Eryngium spinalba* Vill) (Cf. Chap. IV.1)

#### ***1.2.3.4.3 Performance et validation interne des modèles***

La validation est une étape importante dans une démarche modélisatrice. La validation interne ou autovalidation d'un modèle fait partie intégrante du schéma itératif d'avancée des connaissances.

L'analyse des résidus constitue le premier niveau dans la validation interne d'un modèle. Il faut vérifier si les suppositions faites à son encontre sont correctes. Les résidus ne doivent présenter aucune structure particulière. L'analyse graphique de la distribution des résidus permet de s'assurer de la validité des suppositions. Si tel n'est pas le cas, une transformation analytique de  $Y$  est alors nécessaire. Dans le cas de la régression logistique, qui modélise la présence ou l'absence d'un événement, d'autres outils de validation interne sont utilisés. Ils peuvent être qualifiés de **statistique de performance**.

Fielding & Bell (1997) ont présenté un ensemble de statistiques permettant, à partir d'une matrice de confusion, d'évaluer la qualité de prédiction des modèles de régression logistique, et plus généralement des modèles en absence-présence. Le tableau XX présente ces différentes statistiques à partir de la matrice de confusion définie par les termes du tableau XXI.

Tableau XX. Matrice de confusion dérivée d'un modèle de régression logistique ( $a$  = valeurs positives vraies ;  $b$  = positives fausses ;  $c$  = négatives fausses ;  $d$  = négatives vraies)

		Observées	
		+	-
Prédites	+	a	b
	-	c	d

Tableau XXI. Mesures de la qualité de prédiction d'un modèle de régression logistique (d'après Fielding &amp; Bell 1997)

Statistique d'évaluation de la qualité d'un modèle de régression logistique	Formule
Succès global de prédiction	% de tous les cas correctement prédits (S) $a+d/n$
Sensitivité ( <i>Sensitivity</i> )	% des valeurs positives correctement prédites (Sn) $a/(a+c)$
Spécificité ( <i>Specificity</i> )	% des valeurs négatives correctement prédites (Sp) $d/(b+d)$
Rapport des chances ( <i>odds ratio</i> )	Rapport des cas correctement prédits sur les cas incorrects $(a*d)/(c*b)$
Negative Predictive Power ( <i>NPP</i> )	% des cas d'absences prédites alors qu'ils sont observés $d/(c+d)$
Kappa	$((a+c)*(a+b)+(b+d)*(c+d))/n / (n-((a+c)*(a+b)+(b+d)*(c+d))/n)$

Pour évaluer la performance des modèles, de nombreux auteurs ont également recouru au tracé des courbes ROC (Receiver-Operating Characteristics) et au calcul des aires en dessous de ces courbes (Area Under Curve, AUC). Ces techniques proviennent de la théorie de la détection des signaux (Kraemer 1988). Leur utilisation en écologie est assez récente (Guisan & Zimmermann 2000, Pearce & Ferrier 2000, Manel *et al.* 2001). La courbe ROC est obtenue en faisant varier le seuil de probabilité de présence suivant la sensibilité (Sn) en ordonnée et (1-Spécificité) (Sp) en abscisse (Figure. 18). Les modèles performants sont ceux qui maximisent la sensibilité pour de faibles valeurs de 1-Sp.

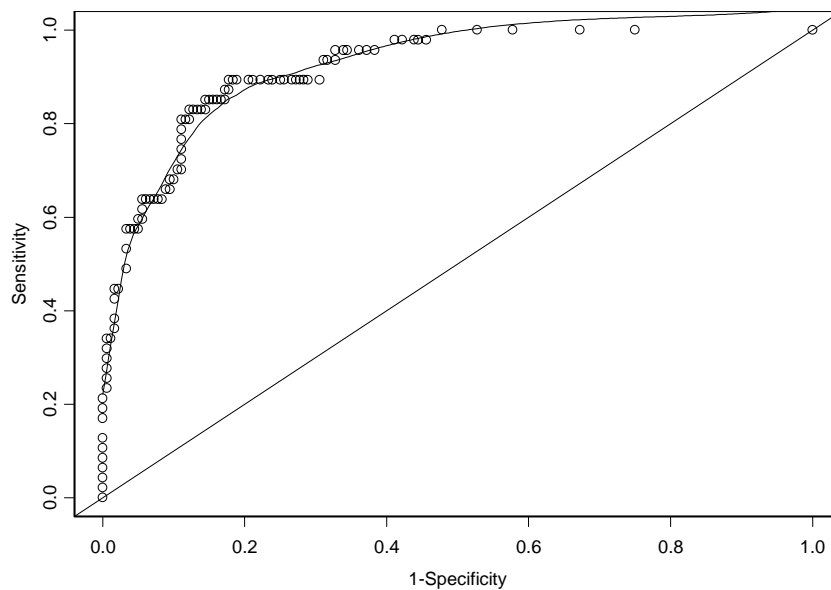


Figure 18 : Exemple de courbe ROC

Le calcul de l'aire en dessous de cette courbe (AUC) permet de juger de la performance d'un modèle. Plus AUC est importante, plus le modèle est performant. Swets (1988) *in* Manel *et al.* (2001) considère qu'un modèle avec une AUC comprise entre 0.5 et 0.7 est peu performant. Lorsque celle-ci est comprise entre 0.7 et 0.9, le modèle est globalement opérationnel. Si cette valeur dépasse 0.9, le modèle est très performant. Puisque l'AUC est considérée comme une méthode pratique pour comparer la performance des modèles de régression logistique (Fielding & Bell 1997), une modélisation efficace doit être capable de fournir la probabilité optimale pour laquelle la présence d'une espèce ou d'une communauté est acceptée. Ce seuil de probabilité optimisé correspond justement au point de la courbe ROC où la somme de Sn et Sp est maximale. Cependant Manel *et al.* 2001, ont montré, que les prédictions faites avec ce seuil optimal surestimaient les présences d'évènements rares.

Le kappa de Cohen, en revanche, constitue une statistique plus robuste et plus facile à mettre en œuvre dans l'estimation de la performance des modèles. Pour des applications cliniques (Landis & Koch 1977 in Manel et al. 2001), des valeurs comprises entre 0.0 et 0.4 sont jugées mauvaises, celles comprises entre 0.4 et 0.6 sont qualifiées de bonnes, et celles de 0.6 à 0.8, très bonnes. Des valeurs supérieures à 0.8 indiquent que les modèles sont très performants et offrent de très bonne qualité de prédiction.

Pour valider un modèle, la meilleure technique consiste à appliquer dans le domaine expérimental, le modèle à de nouvelles données n'ayant pas servi à estimer les paramètres. La statistique va tenter de « mimer » cette situation idéale. Nous avons retenu ici la technique du Jackknife. La base théorique de cette technique est la méthode dite de Monte-Carlo. Neumann et Ulman lui ont donné ce nom en référence aux nombreux jeux de hasard qui se trouvent dans la principauté (Coquillard & Hill 1997). En effet, cette méthode utilise un générateur de nombres pseudo-aléatoires pour calculer des intégrales présentant des limites non exprimables analytiquement (e.g. section d'une sphère délimitée par une intersection avec plusieurs plans). Le principe du Jackknife consiste à :

- Supprimer une observation, soit (n-1) données
- Estimer les paramètres avec (n-1) données. On obtient des pseudo-valeurs
- Appliquer le modèle à la donnée supprimée
- Itérer cette procédure avec chaque observation soit au total n fois.

Cette technique permet l'étude détaillée de l'influence de chaque observation sur tous les éléments du modèle.

#### ***1.2.3.4.4 Validation externe des modèles***

Pour s'assurer de la robustesse de nos modèles, nous avons souhaité les comparer à des données indépendantes des nôtres.

Ceci a été possible dans le cas de la modélisation spatiale de l'occurrence d'*Eryngium spinalba*, pour laquelle nous avons obtenu des données provenant du Conservatoire Botanique Alpin de Gap-Charance.

Pour la modélisation spatiale des principales communautés végétales du bassin versant du Petit Buëch, nous avons pu valider les modèles grâce à la carte des habitats naturels établie par l'Office National des Forêts, dans le cadre du document d'objectifs du site Natura 2000 Dévoluy-Durbon-Charance.

La concordance spatiale entre les cartes de distribution potentielle et les cartes observées a été calculée par le kappa de Cohen (Monserud & Leemans 1992).

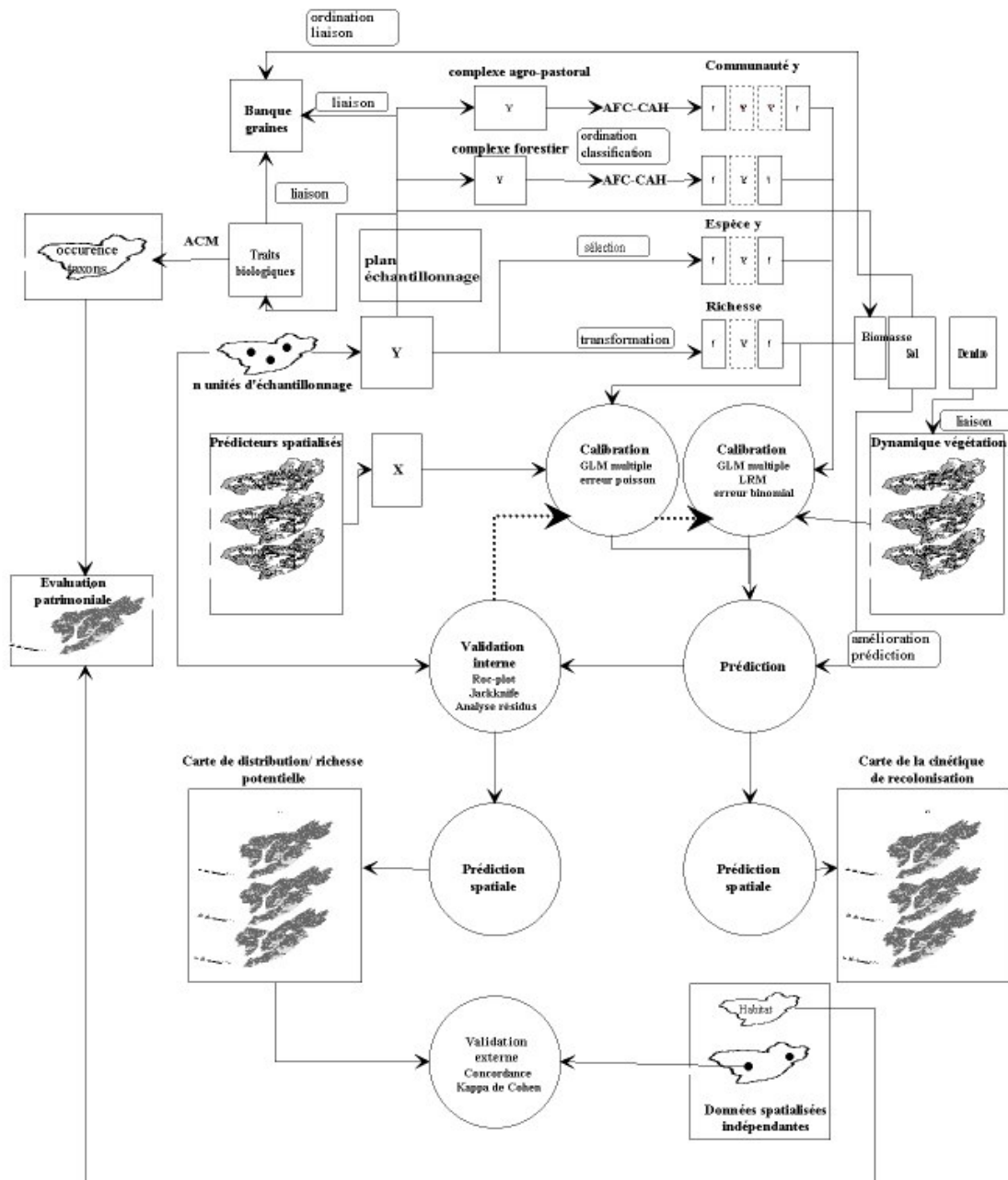


Figure 19 : Stratégie d'analyse des données, de modélisation et de prédiction spatiale

#### I.2.4 Organisation de la thèse

La **deuxième partie** traite des résultats sur le déterminisme et la dynamique de la végétation et de sa diversité spécifique à différentes échelles spatiales. Nous analyserons d'abord le rôle des facteurs historico-écologiques sur la dynamique de recolonisation à l'échelle de l'éco-complexe (**Chapitre II.1**). Après avoir définis les déterminismes des communautés dans les complexes agro-pastoraux (**Chapitre II.2**) et forestiers (**Chapitre II.3**), nous envisagerons alors celui de la richesse floristique en lien avec les facteurs historico-écologiques (**Chapitre II.4**).

La **troisième partie** intègre les aspects fonctionnels de la biodiversité relatifs aux questions de recherche énumérées. D'abord envisagée au niveau de la relation entre richesse spécifique et productivité,

- **Chapitre III.1** : Marage D. & J.-J. Brun. Relationships between community biomass and species diversity during secondary succession in a mediterranean mountain. (en révision, *Basic and Applied Ecology*).

Nous élargirons le propos en envisageant le rôle de la banque de graines du sol, comme diversité potentielle, et son rôle dans la dynamique de la végétation,

- **Chapitre III.2** : Marage D., J.-J. Brun, J.-C. Rameau & L. Vinciguerra. Soil seed banks and vegetation in the Southern French Alps: historical and ecological factors effects. (en révision, *Acta Oecologica - Oecologia Generalis*).

La **quatrième partie** fait la synthèse des deux parties précédentes. Elle s'ouvre sur les problèmes corollaires à la structuration de la biodiversité dans l'espace, à savoir l'aide à la décision en matière de gestion. Une gestion efficace doit s'appuyer en effet sur le suivi en continu de la biodiversité. Nous procéderons selon une démarche ascendante de la population, en se focalisant sur l'exemple du Panicaut blanc des Alpes (*Eryngium spinalba* Vill.), espèce endémique à haute valeur patrimoniale :

- **Chapitre IV.1** : Marage D., L. Garraud. Predicting spatial occurrence of threatened species in mediterranean mountain: example of *Eryngium spinalba* Vill. (en révision, *Biodiversity and Conservation*).

, puis nous passerons à l'échelle de la communauté

- **Chapitre IV.2** : Marage D., J. C. Rameau. Predicting spatial pattern of vegetal community: toward a monitoring of Natura 2000 sites and protected areas. (en révision, *Journal of Applied Ecology*).

Enfin, nous aborderons la prédiction spatialisée de la variable intégratrice de la biodiversité qu'est la richesse spécifique (**Chapitre IV.3**). Alors, nous serons à même de proposer une hiérarchisation des enjeux en matière de gestion et de conservation des habitats naturels :

- **Chapitre IV.4** : Marage D., L. Garraud & J.-C. Rameau. Une démarche pour la hiérarchisation des enjeux en matière de conservation et de gestion des habitats : exemple de l'évaluation patrimoniale de la flore et de la végétation du bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes). (en révision, *Revue d'Ecologie, La Terre et la Vie*).

La **cinquième et dernière partie** discutera des acquis méthodologiques, scientifiques et des enseignements à tirer pour la gestion durable des écosystèmes montagnards sous influence méditerranéenne dans un contexte de déprise agricole.

**II : DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA  
VEGETATION ET DE SA DIVERSITE DANS LES  
COMPLEXES AGRO-PASTORAUX ET FORESTIERS**



## II.1 ANALYSE SPATIALE ET DYNAMIQUE POST-CULTURALE DE LA VEGETATION DANS L'ECOCOMPLEXE DU BASSIN VERSANT DU PETIT BUECH

### II.1.1 Introduction

Analyser la structure spatio-temporelle de paysages en évolution afin de mieux comprendre, voir de prédire les processus de dynamique végétale, constitue une des thématiques fortes de l'écologie de paysage. Comme l'ont montré certains travaux, les processus de recolonisation ligneuse des espaces abandonnés sont sous un double déterminisme, écologique et social (Tatoni & Roche 1994, Dutoit 1995, Sciama 1999, Saïd 2000). Afin de mieux les décrire, les cerner et les modéliser, le couplage des approches diachroniques et synchroniques est un point de passage obligé (Delcros 1992, Saïd 2000).

Nos travaux portent sur la dynamique de la végétation dans un secteur situé en montagne sous influence méditerranéenne des Hautes-Alpes, en proie à la déprise agricole et forestière. Cette déprise a entraîné une modification plus ou moins rapide du tapis végétal à la fois qualitative, par la menace d'espèces à caractère patrimonial, et quantitative.

Cette étude consiste, dans un premier temps à analyser la structure de la mosaïque paysagère et sa vitesse d'évolution en l'espace de 45 ans. Nous supposons alors que les transitions successives de physionomie végétale se font systématiquement avec un passage ordonné des pelouses vers les fruticées puis les forêts. Nous n'étudierons donc pas la dynamique régressive. La dynamique post-culturelle sera abordée d'une façon générale sous l'angle de la vitesse de fermeture du tapis végétal au cours du dernier demi-siècle. Puis, nous évaluerons, conformément aux hypothèses de travail, les déterminismes de cette dynamique parmi les facteurs écologiques et anthropiques. Il s'agira enfin de mieux cerner les logiques d'occupation des feuillus et des résineux à l'échelle de cet écosystème.

### II.1.2 Matériels et Méthodes

#### II.1.2.1 Traitements des vues et analyses spatiales

Notre démarche repose sur la photo-interprétation de trois missions de photographies aériennes de l'Institut Géographique National (1948, 1993) et de l'Inventaire Forestier National (1971). Ces missions ont été interprétées afin d'en faire ressortir, dans un premier temps huit classes d'occupation du sol (Tab. XXII), puis à l'intérieur des stades forestiers, nous avons distingué les feuillus, des résineux, et défini un état de mixité (mélange feuillus/résineux) selon les critères retenus par l'I.F.N.

Tableau XXII. Distinction des différents stades obtenus par photointerprétation des orthophotographies

Classes des l'orthophotographies	% de noir dans le blanc	Occupation au sol
Absence de végétation	0	Eboulis, falaises
Strate basse homogène	90 - 100	Pelouse
Strate de hauteur médiane homogène, absence de ligneux haut	40 - 50	Fruticée basse
Strate de hauteur médiane homogène, présence de ligneux haut	40 - 50	Fruticée haute
Strate haute dominante avec couvert non fermé	50 - 75	Forêt claire
Strate haute dominante avec couvert fermé	75 - 85	Forêt intermédiaire
Strate haute homogène	> 85	Forêt dense
Présence d'éléments linéaires	40 - 50	Système « bocager »

L'orthorectification des vues aériennes anciennes (1948) était délicate compte tenu de l'absence des paramètres de vols. Néanmoins, le résultat est très satisfaisant. L'erreur moyenne d'imprécision est de 20 m. Un résultat similaire a été observé pour des travaux concernant la montagne de Lure (Bertrand *et al.* 2000).

Les croisements deux à deux des cartes d'occupation au sol de 1948 et 1971, ainsi que celles de 1971 et 1993 fournissent des matrices de transition, pour des pas de temps comparables (respectivement 23 et 22 ans). Ces matrices représentent les superficies de transitions, donc les probabilités de passage entre différents états de la végétation (Lepart & Escarre 1983). Elles ont l'avantage de prendre en compte non seulement la dimension temporelle, mais également la dimension spatiale. Les coefficients de dynamique qui en sont dérivés fournissent quant à eux une valeur synthétique de cette dynamique. Ils sont de la forme :

### Surface affectée par la dynamique (pour chaque classe i)

Surface dynamique+surface stable de la classe i

Afin de rendre compte de la vitesse d'évolution de la dynamique paysagère, nous avons choisi de croiser les couvertures de 1948 et de 1993. Puis, nous avons affecté différentes classes selon le type de passage :

Stade n à n+1 : dynamique lente, exemple : pelouses à fruticées basses

Stade n à n+2 : dynamique rapide, exemple : pelouses à fruticées hautes

Stade n à n+3 et n+4 : dynamique très rapide, exemple : fruticées basses à forêts denses

Les dynamiques régressives (n+i à n-j) n'ont pas été analysées

Les forêts mélangées n'ont pas été prises en considération.

Chaque classe de vitesse de recolonisation ligneuse a ensuite été croisée avec un ensemble de variables explicatives spatialisées que sont, le déficit hydrique cumulé (DHCU), la charge pastorale actuelle et l'Ancien Mode d'Occupation au Sol issu du cadastre napoléonien (AMOS). L'ANOVA a été utilisé pour tester l'effet de chacune de ces variables sur la vitesse de recolonisation.

L'orthorectification a été réalisée sous Erdas Imagine 8.4 et, la photointerprétation, les croisements et les analyses spatiales ont été réalisés sous ArcGis 8.2.

### II.1.3 Résultats

#### II.1.3.1 Evolution des stades dynamiques depuis 1948

La comparaison des surfaces des différents stades des trois missions de vues aériennes, nous indique une fermeture généralisée des milieux avec le temps (Figures. 20 et 21). En l'espace de 45 ans, ce ne sont pas moins de 700 ha de pelouses qui sont en proie à une recolonisation ligneuse. Les zones d'éboulis et de falaises sont restées stables, traduction logique de leur position géomorphologique. Le bocage, désignation d'un système agricole herbager limité aux abords du village de Rabou, voit sa surface divisée par deux en l'espace de 45 ans.

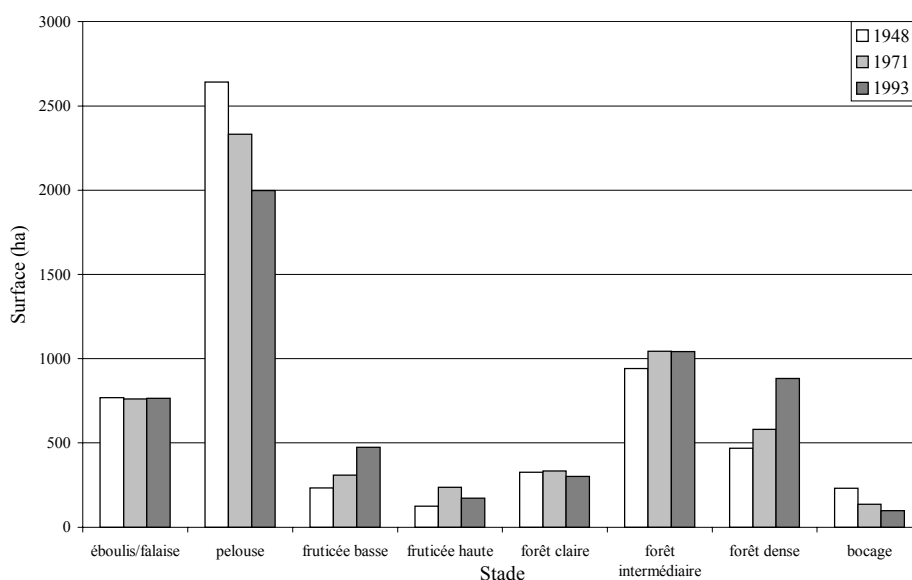


Figure 20 : Evolution en surface (hectare) des différents stades dynamiques entre 1948 et 1993 dans le bassin versant du Petit-Buëch (Hautes-Alpes)

Cette évolution résulte de changements tant quantitatifs que qualitatifs de la mosaïque paysagère. La figure 20 nous montre distinctement que le passage du stade de pelouse se fait au profit de l'apparition ou de l'extension des stades fruticées basses et forestiers.

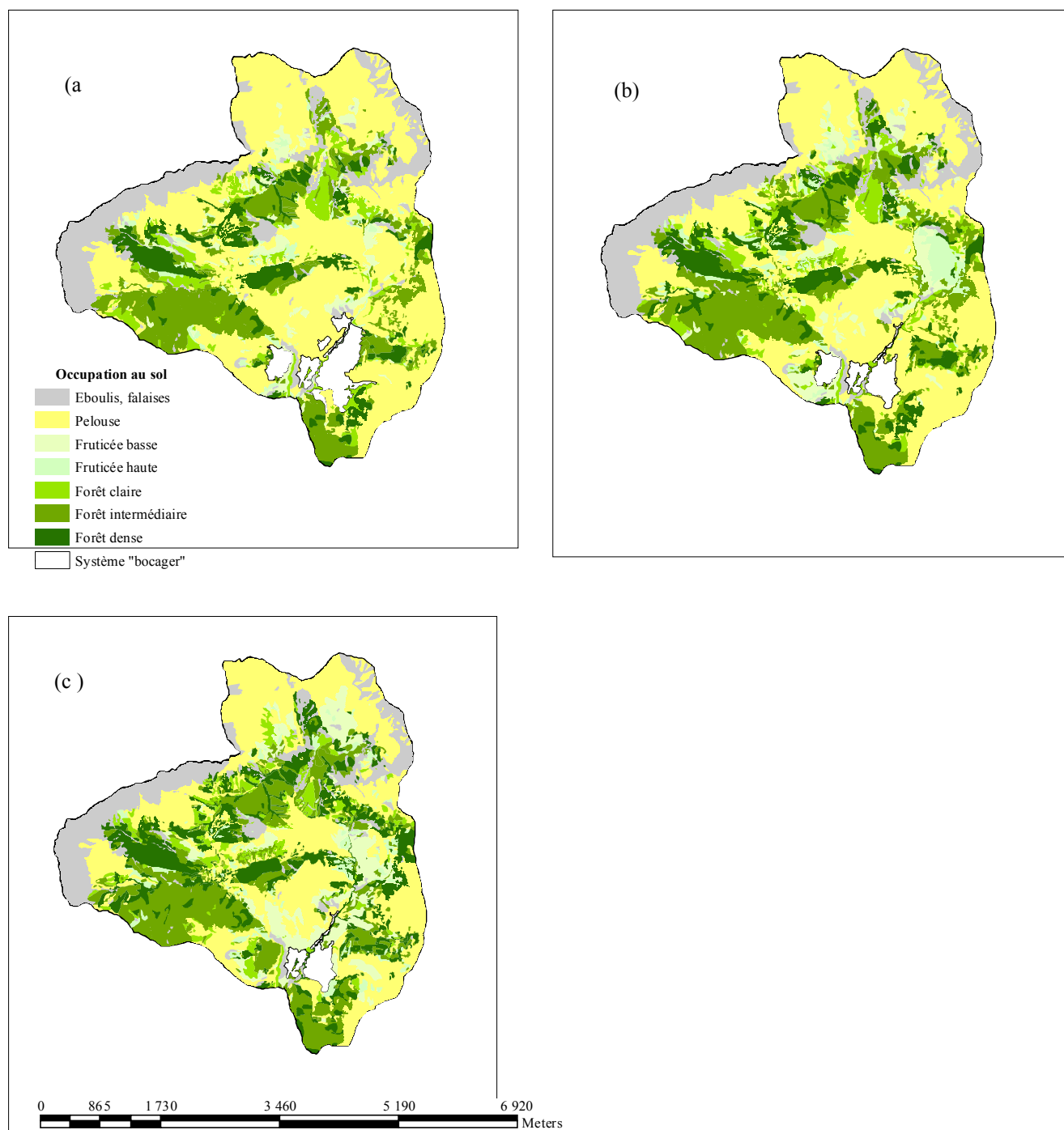


Figure 21 : Cartes diachroniques des unités paysagères du bassin versant du Petit-Buëch en 1948 (a), 1971 (b) et 1993 (c).

Les matrices de transition nous ont permis de quantifier la vitesse de recolonisation de l'espace.

## II.1.3.2 Matrice de transition

Le tableau XXIII a et b représente les matrices de transition correspondant au rapport de la surface de transition de deux stades et la surface totale. Les surfaces utilisées pour les calculs sont celles issues d'une dynamique progressive. Le pourcentage de surface régressive est cependant négligeable, avec moins de 1% entre 1948 et 1971, et 3% entre 1971 et 1993.

Tableau XXIII. Matrice de transition triangulaire de 1948/1971(a) et de 1971/1993(b)

(a)	1948	Pelouse	Fruticée basse	Fruticée haute	Forêt claire	Forêt intermédiaire	Forêt dense
1971							
Pelouse		0.85	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Fruticée basse		0.06	0.63	0.00	0.00	0.00	0.00
Fruticée haute		0.05	0.17	0.35	0.00	0.00	0.00
Forêt claire		0.03	0.12	0.48	0.50	0.00	0.00
Forêt intermédiaire		0.01	0.05	0.17	0.48	0.89	0.00
Forêt dense		0.00	0.02	0.00	0.01	0.11	1.00
(b)	1971	Pelouse	Fruticée basse	Fruticée haute	Forêt claire	Forêt intermédiaire	Forêt dense
1993							
Pelouse		0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Fruticée basse		0.11	0.59	0.00	0.00	0.00	0.00
Fruticée haute		0.03	0.17	0.28	0.00	0.00	0.00
Forêt claire		0.01	0.16	0.53	0.44	0.00	0.00
Forêt intermédiaire		0.01	0.07	0.14	0.48	0.72	0.00
Forêt dense		0.00	0.00	0.04	0.08	0.28	1.00

Les coefficients de ces matrices mettent en évidence, toutes occupations du sol confondues, une accélération de la dynamique, avec un taux de progression de 17% entre 1948 et 1971, puis de 24% entre 1971 et 1993, et un rôle majeur joué par les fruticées hautes et les forêts claires. Ce taux de progression ventilé par stades permet, en outre, de constater que l'accélération se fait sentir dans tous les stades (Figure. 22). La prééminence des fruticées hautes est réaffirmée, ainsi que celle des stades forestiers clairs et intermédiaires. Le processus de recolonisation se poursuit donc avec intensité, corroborant les évolutions de surfaces constatées (Figure. 21).

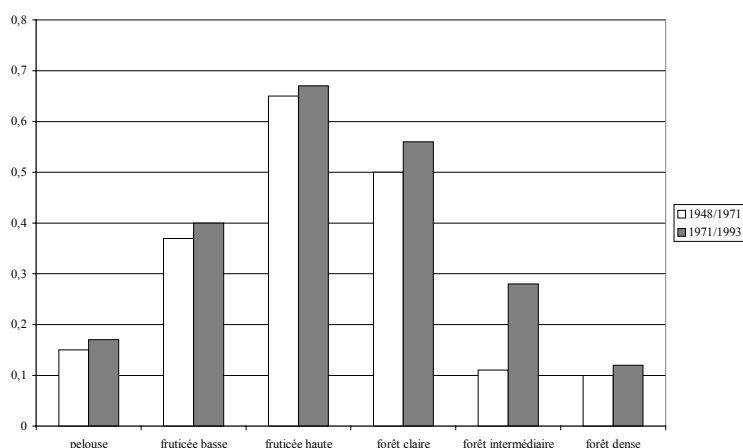


Figure 22 : Evolution des taux de progression issus des matrices de transition de 1948/1971 et 1971/1993

## II.1.3.3 Déterminismes de la dynamique post-culturelle

Il s'agit à présent de préciser les déterminants de cette dynamique de recolonisation post-culturelle, puis de s'interroger sur la part revenant aux feuillus et aux résineux dans ce processus. La carte de la dynamique de recolonisation (Figure. 23) montre un patron de recolonisation complexe. Les expositions Sud, Sud-est ont plutôt

une dynamique de recolonisation lente. Le croisement avec des variables écologiques va nous permettre de démêler les différents facteurs mis en cause.

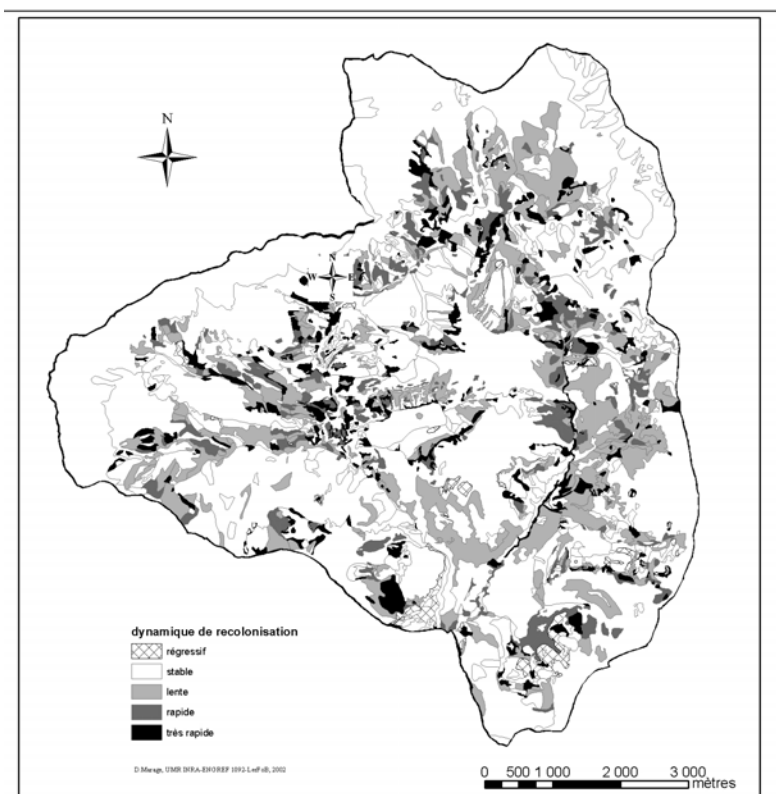


Figure 23 : Carte de la dynamique de recolonisation dans le bassin versant du Petit Buëch pour la période 1948-1993

#### II.1.3.3.1 Dynamique post-culturelle, charge pastorale et déficit hydrique cumulé

La dynamique post-culturelle dépend à la fois de la charge pastorale actuelle ( $F_{3,18055} = 109.85$ ,  $P = 0$ ) et du DHCU ( $F_{3,18055} = 47.50$ ,  $P = 0$ ). Le tableau XXIV confirme qu'en moyenne, la dynamique de recolonisation est très rapide pour les niveaux les plus faibles de charge pastorale. Cependant, nous constatons qu'une dynamique rapide s'exprime à des niveaux de charge pastorale un peu plus élevée ( $0.36 \text{ UGB} \cdot \text{ha}^{-1}$ ). L'interaction entre charge pastorale et DHCU est forte. Lorsque la dynamique est lente, la charge pastorale est plus élevée ( $0.20$ ) et le DHCU plus faible que dans le cas d'une dynamique très rapide. D'autres facteurs doivent venir expliquer cette relation.

Tableau XXIV. Evolution de la charge pastorale ( $\text{UGB} \cdot \text{ha}^{-1}$ ) et du déficit hydrique cumulé (mm) selon la dynamique de recolonisation (moyenne ajustée  $\pm$  SE) pour la période 1948-1993 ( $n = 18059$ )

Dynamique	Charge pastorale ( $\text{UGB} \cdot \text{ha}^{-1}$ )	DHCU (mm)
Stable (n=14666)	$0.18 \pm 0.02$	$-267 \pm 0.58$
Lente (n=2172)	$0.20 \pm 0.06$	$-251 \pm 1.03$
Rapide (n=795)	$0.36 \pm 0.01$	$-248 \pm 1.80$
Très rapide (n= 426)	$0.14 \pm 0.02$	$-267 \pm 2.80$

## II.1.3.4 Dynamique post-culturelle et Ancien Mode d'Occupation du Sol

Pour une même AMOS, la dynamique de recolonisation varie en fonction du DHCU (Tab. XXV). Sur les anciens labours, 47% de la dynamique est forestière. La vitesse de recolonisation est liée au DHCU ( $F_{3,1981} = 55.92$ ,  $P = 0$ ), et est une fonction décroissante de celui-ci. 51% de la dynamique lente est attribuable aux forêts résineuses. La dynamique très rapide concerne uniquement le passage du « système bocager » aux fruticées hautes. Dans les anciens pâturages, la dynamique de recolonisation dépend également du DHCU ( $F_{3,2160} = 31.63$ ,  $P = 0$ ). La part de la recolonisation par les forêts est très majoritaire (75%), et ce sont les forêts résineuses qui occupent la majeure partie de l'espace. Dans ces anciens espaces pastoraux, la vitesse de recolonisation est une fonction croissante du DHCU. Pour les anciennes landes, la relation entre vitesse de la dynamique et DHCU est hautement significative ( $F_{3,7128} = 82.12$ ,  $P = 0$ ). La part globale de la recolonisation par la forêt est faible (33%). La vitesse de recolonisation est une fonction croissante du DHCU, comme dans le cas des anciens pâturages. Ceci est due à la recolonisation des éboulis thermophiles et des pelouses xérophiles qui sont passées au stade fruticées hautes (Figure. 20).

Tableau XXV. Variation de la dynamique de recolonisation entre 1948 et 1993 selon l'ancien mode d'occupation au sol (AMOS) et le déficit hydrique cumulé (DHCU)

AMOS	Dynamique	DHCU (mm)	Part globale de recolonisation forestière (%)	Résineux/ part globale (%)
Labours	Lente	-242 ± 3.3	47	51
	Rapide	-246 ± 4.9		35
	Très rapide	-237 ± 8.6		0
Pâturages	Lente	-243 ± 5.1	75	79
	Rapide	-248 ± 5.0		3
	Très rapide	-268 ± 19		59
Landes	Lente	-253 ± 1.9	33	29
	Rapide	-265 ± 3.4		17
	Très rapide	-280 ± 3.7		35

## II.1.3.5 Evolution des surfaces de résineux et de feuillus

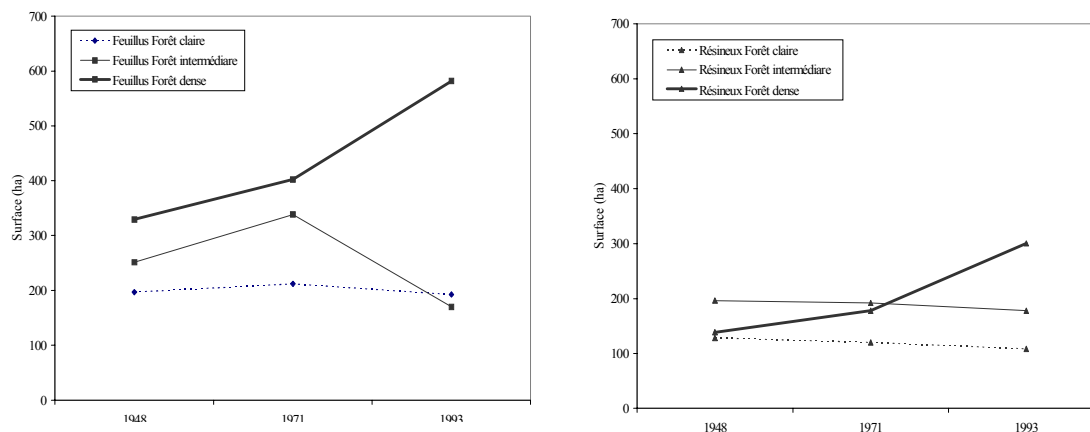


Figure 24 : Evolution des surfaces en feuillus (a) et en résineux (b) depuis 1948

Les forêts feuillus occupent toujours la majorité de l'espace. Cependant, nous constatons une augmentation des forêts denses au dépend des forêts intermédiaires, ce qui correspond à la fermeture du couvert des hêtraies et hêtraies-sapinières. La surface des forêts résineuses claires et intermédiaires est quasi constante. Une évolution importante (1.5) de la surface des forêts résineuses denses de 1971 à 1993 est constatée.

Les figures 24a et 24b et la tableau XXV démontrent que la colonisation par les forêts feuillues sur les espaces pastoraux est quasi inexistante, alors que les résineux gagnent, depuis 1971, de plus en plus d'espace.

#### II.1.4 Discussion

L'organisation spatiale de l'écocomplexe du bassin versant du Petit Buëch reflète les grandes tendances de la dynamique de la végétation après diminution ou abandon du pastoralisme en zone montagnarde (Darracq 1992, Delcros 1992). Nous constatons une accélération globale de la fermeture du paysage et une maturation progressive des forêts en place.

##### II.1.4.1 Les déterminants de la dynamique de recolonisation

Notre hypothèse initiale était de mettre en avant le déficit hydrique cumulé comme facteur-clé dans la vitesse de recolonisation, comme l'avait supposé Godron & Poissonet (1965). Nos résultats ont montré que globalement cette vitesse n'était pas une fonction croissante du DHCU. La prise en compte de l'AMOS et de la différenciation des essences de recolonisation ont permis de mieux rendre compte du processus complexe de la recolonisation et de sa dynamique.

La dynamique de recolonisation des essences résineuses, principalement *Larix decidua* et *Pinus uncinata* est une fonction croissante du DHCU. Ces deux essences, anémochores et héliophiles, (Grime *et al.* 1988, Rameau *et al.* 1993), présentent une colonisation en deux phases : une colonisation par dispersion avec installation directe dans le stade « pelouse », puis une expansion frontale. Par leur résistance au stress hydrique, elles sont capables de s'installer et de se développer là où semble t-il, les essences pionnières feuillues ne le peuvent pas. Cette dynamique expansionniste s'explique par le considérable potentiel séminal local que constituent les reboisements RTM du XIX<sup>e</sup> siècle (Merle 1999, Lamoisson 2000). Comme le font remarquer (Debussche & Lepart 1992), le mode de dispersion à courte distance (< 100 m) est la règle pour la majorité des espèces ligneuses anémochores. Tous ces reboisements sont arrivés à maturité sexuelle vers 1920, et ont pu commencer à coloniser les espaces laissés à l'abandon. A l'inverse, la fermeture généralisée du couvert des hêtraies et hêtraies-sapinières (Figures. 20 et 21), réduit d'autant le potentiel séminal local des essences feuillues pionnières. Le hêtre, essence sciaphile et barochore, présente une colonisation de type frontal, est participe peu à la dynamique de recolonisation, car la maturation progressive des hêtraies s'accompagne d'une diminution du nombre de groupes fonctionnels d'essences (Rameau *et al.* 2002). Par conséquent les probabilités de colonisation sont réduites. Comme le font remarquer Debussche & Isenmann (1994), dans un taillis dense de *Quercus ilex*, la densité de graines et de semis de un à deux ans est minimale. La richesse spécifique en fruitiers est également la plus faible. En revanche, si le taillis est exploité, le nombre de fruitiers augmente ainsi que le nombre de ces disperseurs (merle et tourterelle). La zone contiguë en déprise voit alors sa densité en graines et semis augmenter. La vitesse de recolonisation s'en trouve donc modifiée. Le même processus pourrait être à l'œuvre dans notre contexte. La zone post-culturelle contiguë aux hêtraies non exploitées a une vitesse de recolonisation quasi nulle, faute de colonisateurs et de disperseurs. Nous pensons donc, qu'à l'avenir, la meilleure adaptation des essences pionnières résineuses au stress hydrique et à la pression d'abrutissement par rapport aux essences pionnières feuillues en place (*Laburnum alpinum*, *Acer* sp. plur., *Sorbus aria*) va conduire à long terme à un accroissement significatif des forêts résineuses dans les espaces pastoraux (Figure. 24b). Cependant, la croissance en hauteur de *Pinus uncinata* restant modeste (Roland 1995), le risque de fermeture des espaces pastoraux doit surtout venir du mélèze. Afin de mieux comprendre les processus de dispersion et colonisation, il serait crucial de déterminer la structure d'âge des populations de *Larix decidua* et *Pinus uncinata* afin de démêler les processus locaux responsables du renforcement de la taille des populations, des processus à longue distance. Le concept de métapopulation (Hanski 1991) permettrait alors de comprendre comment s'organise la stratégie globale de ces deux espèces.

Dans les anciennes landes, la dynamique très rapide observée pour un DHCU élevé trouve probablement son explication dans un effet « nurse » (Debussche & Isenmann 1994, Callaway & Walker 1997). Les quelques ligneux pionniers (*Acer opalus*, *Sorbus aria*), tout en diminuant le couvert du tapis herbacé, servent de perchoir aux oiseaux et favorisent la germination et l'établissement d'autres ligneux (Debussche & Isenmann 1994).



L'ornithochorie joue d'ailleurs un rôle significatif lorsque l'hétérogénéité paysagère augmente, c'est à dire dans les stades transitoires des successions (Blondel 1995). Cette accélération globale de la fermeture du paysage par des forêts résineuses et de la maturation concomitante des forêts feuillues fait peser de réelles menaces sur le pool d'espèces héliophiles. Le pastoralisme pourra-t-il enrayer ce processus?

#### II.1.4.2 Le pastoralisme remis en question

En région PACA, la surface forestière a doublé en l'espace d'un siècle suite aux déprises rurales successives (Barbero & Quezel 1988, Vallauri 1997). La menace expansionniste de certains résineux pèse sur la biodiversité d'espaces jusque là dévolus au pastoralisme et à la culture. La dynamique de recolonisation du mélèze et du pin à crochet, consécutive aux reboisements RTM, menace ici des espaces jusque là organisés autour des grands agrosystèmes traditionnels. Ces conifères, peu appétents, sont délaissés au profit d'espèces ligneuses feuillues, qui disposent de meilleures qualités alimentaires.

La charge pastorale n'a cessé de diminuer depuis l'abandon du village de Chaudun. En 2000, une charge de 0.11 UGB.ha<sup>-1</sup> ne permet plus, selon Brau-Nogué et al. (2001), d'assurer le maintien du potentiel écologique des surfaces en herbe. Il faudrait se situer, selon les auteurs, au minimum à 0.3 UGB.ha<sup>-1</sup>, c'est à dire à une situation proche de celle de 1962 (Tab. XXVI). L'alpage de Gap-Chaudun bénéficie pourtant de la Prime au Maintien des Systèmes d'Elevages Extensifs collectifs, tout comme les alpages collectifs de Rabou et de la Roche des Arnauds.

Tableau XXVI. Evolution de la charge pastorale sur le territoire communal de Chaudun, puis de Gap

	1850	1895	1946	1962	2000
Bovins			300	300	320
Ovins	2500	2400	0	0	0
Surface (ha)	484	484	650	850	990
Charge (UGB.ha <sup>-1</sup> )	0.67	0.64	0.46	0.35	0.11

Par leur rythme d'activité, leur comportement territorial et alimentaire, les ovins et bovins modifient le couvert végétal, et limitent l'envahissement des parcours pastoraux par la végétation ligneuse (Bourbouze 1986). La préférence alimentaire des bovins conduit à une faible consommation de ligneux, de l'ordre de 5 à 10 % au maximum alors que la part de ligneux dans la ration des ovins peut atteindre 40%. Par exemple, Bourbouze (1986) signale, dans les Vosges, que le prélèvement sur les ligneux bas (myrtille et genêt) est faible et n'atteint que 0.4 kg MS/ha/jour, alors que dans le même temps, les ovins sont capables d'en consommer 3.2 kgMS/ha. Or la transition, amorcée au milieu du XX<sup>e</sup> siècle, par la substitution du parcours ovin par un parcours bovin, est lourde de conséquences sur le maintien des espaces pastoraux au niveau montagnard et subalpin. Dans le département des Hautes-Alpes, la réforme de la politique agricole commune de 1992, a conduit 31% des exploitations agricoles à arrêter leurs activités, reflet d'un mouvement d'ampleur nationale. Car les élevages ovins n'offraient plus autant de débouchés que la filière bovine. Le pastoralisme extensif n'est plus capable de maintenir et de juguler par son action la colonisation des espaces par les ligneux. Ce rôle pourrait-il être rempli à l'avenir par les grands phytophages ?

Le mouflon (*Ovis gmelini musimon*), réintroduit dans le bassin versant en 1958, a vu sa population croître et atteindre, en 1999, 641 individus. Mais son régime alimentaire est constitué d'environ 60% d'herbacées. Même si le cheptel de cervidés est également en constante augmentation, sa pression sur la végétation ne peut certainement pas à elle seule garantir le maintien des espaces pastoraux. Seule la relance de la filière ovine permettrait de juguler à long terme cette colonisation expansionniste des ligneux. La conjoncture actuelle ne s'oriente pas vers une redynamisation de cette filière. Une stratégie pourrait être axée sur l'introduction d'Equidés dans les zones les plus sensibles. Cette introduction serait en lien étroit avec l'activité économique et touristique du bassin gapençais, et notamment celle de randonnées à thème comme ceux de la « Retrouvance ». Cette option pourrait apporter une réponse écologique à des mesures économiques d'incitation au débroussaillage, souvent trop limitées dans l'espace et dans le temps.

## II.2 DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA VEGETATION DANS LES COMPLEXES AGRO-PASTORAUX DU BASSIN VERSANT DU PETIT BUECH

### II.2.1 Introduction

La végétation des complexes agro-pastoraux est sous le double déterminisme des conditions édapho-climatiques et des modes de gestion (Balent 1987, McNaughton 1993, Perevolotsky & Seligman 1998, Watkinson & Ormerod 2001). Les principaux facteurs de structuration des communautés de pelouses et de landes sont à rechercher dans les niveaux de disponibilité en ressources trophiques et hydriques, dans les facteurs d'exclusion compétitive et dans les différents régimes de perturbations (Dutoit 1995, Sala *et al.* 1996, Weiher *et al.* 1998, Chytry *et al.* 2001, Wilson & Tilman 2002, Cornwell & Grubb 2003).

Dans les communautés de pelouses, l'absence de perturbations entraîne la dominance des espèces pérennes sur les annuelles et les bisannuelles. L'abandon du pâturage conduit alors à une augmentation de la biomasse totale par la colonisation des arbustes pionniers (*Juniperus sp. plur.*, *Rosa sp. plur.*, *Sorbus sp. plur.*). Cette colonisation s'accompagne de modifications micro-climatiques au niveau du sol (Dutoit 1995, Grossi 1995). Une des conséquences de l'appauvrissement des phytocénoses est le rétrécissement des niches écologiques (Grubb 1977) d'où l'extension et la monopolisation des ressources par quelques espèces. De nombreuses Poacées sociales envahissent alors ces espaces pastoraux et forment des faciès très denses. Le cas de *Brachypodium pinnatum*, à l'étage collinéen et montagnard, a été étudié en détail (Bobbink & Willems 1987, Dutoit 1995, Vanpeene Bruhier 1998, Barbaro 1999, Willems 2001).

L'affaiblissement des autres populations végétales entraîne une baisse de la productivité et de la qualité fourragère de ces espaces pastoraux (Hubert & Grandjanny 1989). A terme, cette érosion floristique à l'échelle régionale (diversité  $\gamma$ ) peut entraîner une recrudescence d'espèces invasives (Vitousek 1990, Morton & Law 1997, Cui & Chen 1999, Dukes 2001, Lyons & Schwartz 2001). Ces espèces peuvent, par le jeu de rétroactions, modifier le régime de perturbations.

Cette modification peut conduire, au niveau local (diversité  $\alpha$ ), à l'extinction de certaines populations. Les populations à haute valeur patrimoniale, souvent de faible effectif, sont directement menacées, comme certaines populations d'orchidées (Dutoit 1995, Barbaro 1999). Cependant, la stratification verticale associée à la répartition spatiale des espèces ligneuses colonisatrices, augmente localement l'hétérogénéité spatiale. Ceci peut conduire à l'augmentation de la richesse spécifique alors qu'elle s'érode globalement au sein de l'éco-complexe (diversité  $\gamma$ ), en raison de l'effet de taille ou de lisière. Dans tous les cas, la recolonisation ligneuse opère un changement qualitatif et quantitatif de la végétation. Les pelouses et landes calcicoles pâturées sont d'une grande importance d'un point de vue de la conservation de la biodiversité. Bon nombre de ces habitats sont considérés comme d'importance prioritaire par la Directive "Habitat".

L'écologie et la dynamique des pelouses et landes calcicoles, dans les Préalpes et Alpes du Sud françaises, sont bien cernées (Vidal 1982, Gaultier 1989, Barbaro 1999, Jouglet 1999). Mais, il existe peu de références dans le contexte des Alpes intermédiaires. L'originalité de notre travail est double. D'une part, elle réside dans la prise en compte de la persistance écologique de ces complexes agro-pastoraux, à travers la connaissance de l'Ancien Mode d'Occupation du Sol (AMOS). D'autre part, nous chercherons à bâtir des modèles de prédiction concernant les principales formations agro-pastorales, en les étalonnant sur des variables environnementales spatialisées. L'objectif est d'étudier la structure de la végétation et ses principaux facteurs d'organisation, dans un contexte de déprise agro-pastorale, par les méthodes classiques. Nous pourrions ainsi les comparer à celles dérivant des modèles de régression logistique multiple. Le chapitre IV.2 reprend les termes des équations produites pour les introduire sous SIG et permettre une représentation spatiale des communautés modélisées.

## II.2.2 Matériels et Méthodes

### II.2.2.1 Plan d'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage comporte 149 placettes réparties selon 5 facteurs contrôlés qui sont, le stade dynamique sachant l'AMOS (DYNA), la charge pastorale (PATU), la distance à la lisière forestière (DLF), le déficit hydrique cumulé (DHCU) et la perméabilité du substrat (LITHO), dont les modalités sont codées d'après le tableau XIV. Cette matrice est incomplète et déséquilibrée (Tab. XXVII).

Tableau XXVII. Matrice du plan d'échantillonnage selon les facteurs historico-écologiques dans les complexes agro-pastoraux (codification d'après Tab. XIV)

		DHCU	a	b	c				
		LITHO	a	b	a	b	a	b	
DYNA	PATU	DLF							
a	a	a	3	1	8	2	3	3	20
		b	3	3	10	2	5	3	26
	b	a	1		5	2	6	3	17
		b	4		4	2	5	4	19
b	a	a	1	3	5	4	3	3	19
		b	5	3	8	3	4	5	28
	b	a			1	3	3	2	9
		b			3	2	3	3	11
Total			17	10	44	20	32	26	149

### II.2.2.2 Modélisation

La structure de la végétation a été caractérisée par l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC), en raison de la structure de la matrice espèces-relevés et des propriétés de modélisation de la succession des espèces sur un gradient écologique. La recherche de la signification des axes factoriels est ensuite réalisée par régression linéaire multiple pas à pas avec les prédicteurs du tableau XIX. C'est une alternative à l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC), sachant que les corrélations obtenues avec les facteurs et descripteurs écologiques seront toujours plus élevées avec une ACC qu'avec cette méthode.

Les principaux gradients écologiques identifiés sont enfin discutés suivant l'évolution des stratégies biologiques des espèces. Ces stratégies biologiques s'appuient sur la constitution, en préalable, d'une base de données (Annexe. B). Celle-ci comprend outre l'appartenance à la famille, des traits relatifs à la morphologie et aux stratégies tels la forme de vie (Grime *et al.* 1988), le type biologique (Pignatti 1982), la stratégie adaptative *sensu* Grime (Grime *et al.* 1988, Gachet *et al.* 2002), le type de mycorhization (Harley & Harley 1987). Puis, des traits biologiques relatifs à la régénération et à la dispersion des graines ont été estimés via la persistance dans la banque de graines (Thompson *et al.* 1997) et le mode de dissémination (Molinier & Muller 1936, Grime *et al.* 1988, Rameau *et al.* 1993). Enfin, la chorologie des taxons est prise en compte (Pignatti 1982). Les valeurs indicatrices pondérées de Landolt (1977) pour la lumière, l'azote, l'humidité, la température, l'acidité et la compacité ont été calculées, à l'échelle des relevés, selon la formule :

$$V_i = \sum_{i=1}^n \frac{(v_i y_i)}{y_i}$$

Avec  $y_i$ , la densité de l'espèce  $i$  dans la placette et  $v_i$  la valeur indicatrice de l'espèce.

Ces valeurs indicatrices sont ensuite utilisées comme prédicteurs des coordonnées factorielles des espèces, pour interpréter la signification des axes factoriels retenus.

Deux Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH) sont effectuées sur le sous-espace défini par les trois premiers axes de l'AFC, afin d'obtenir, d'une part une typologie des relevés et d'autre part une typologie des espèces. Les formations identifiées sont rattachées à la nomenclature phytosociologique actuelle (Bardat *et al.* 2000).

A l'issue des deux étapes (ordination et classification), le déterminisme des principales formations agro-pastorales du bassin versant du Petit Buëch est recherché par régression logistique multiple pas à pas (McCullagh & Nelder 1989, Hastie & Pregibon 1993). La validation externe des modèles s'appuie sur la méthode du Receiver-Operating-Plot (ROC-plot) et du kappa de Cohen (Pearce & Ferrier 2000, Manel *et al.* 2001).

### II.2.3 Résultats

#### II.2.3.1 Résultats généraux

La flore des complexes agro-pastoraux du bassin versant du Petit Buëch est très riche. 425 taxons y ont été identifiés, appartenant à 52 familles, dont 5 sont représentées par plus de 20 espèces. Il s'agit des *Asteraceae* (60), *Fabaceae* (46), *Poaceae* (41), *Apiaceae* (22) et *Rosaceae* (22). 103 espèces sont présentes dans un seul relevé. Parmi les espèces à haute valeur patrimoniale, signalons la présence d'*Eryngium spinalba*, *Hedysarum boutignyanum*, *Nigritella nigra*, *Pulsatilla halleri subsp. halleri*, toutes protégées à l'échelle nationale.

Le tapis herbacé des communautés agro-pastorales est essentiellement constitué de Brome érigé, (*Bromus erectus*), poacée hémicryptophyte sociale, qui structure toutes les pelouses de la zone étudiée. Le Brachypode penné (*Brachypodium pinnatum*), indicateur précoce de la succession secondaire dans les pelouses calcicoles abandonnées, colonise progressivement sous forme de taches ce tapis à partir des écotones associés aux complexes forestiers (Bobbink & Willems 1987, Dutoit 1995, Vanpeene Bruhier 1998, Barbaro 1999, Willems 2001). L'Euphorbe petit-cyprès (*Euphorbia cyparissias*), le Thym serpollet (*Thymus serpyllum*) et l'Anthyllis des montagnes (*Anthyllis montana*) sont parmi les espèces les plus fréquentes.

#### II.2.3.2 Etalonnage des principaux axes factoriels

L'AFC de référence a été réalisée sur une matrice en absence/présence de 176 espèces par 149 relevés, après élimination des espèces présentes dans moins de 5 relevés. Les trois premiers axes factoriels expliquent 19.05% de l'inertie totale du nuages de point.

L'axe 1 (corrélation canonique = 0.64) oppose, du côté négatif, des espèces xérophiles (*Buphthalmum salicifolium*, *Bupleurum falcatum*, *Lavandula angustifolia*, *Teucrium chamaedrys*, *Vincetoxicum hirundinaria*) et des espèces ligneuses pionnières (*Acer opalus*, *Sorbus aria*, *Rhamnus alpina*) et du côté positif, des espèces alticoles (*Alchemilla plicatula*, *Soldanella alpina*) et des espèces acidicoles à acidiphiles (*Antennaria dioica*, *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*).

Le tableau XXVIII présentent les termes linéaires de la régression multiple pas à pas et leur niveau de signification pour l'axe 1 au terme du dernier palier de la régression. 65% de la variance de l'axe 1 est expliqué par 4 variables.

II. DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA VEGETATION ET DE SA BIODIVERSITE

Tableau XXVIII. Résultats de la régression multiple pas à pas entre coordonnées des relevés de l'axe 1 de l'AFC et les variables écologiques

Term	Coef. regression	SE	t-values	p-values
Intercept	- 0.9052	0.397	-2.28	0.024
alt	0.0011	0.000	9.50	0.000
pente	-0.0191	0.003	-5.43	0.000
rad8^2	0.0001	0.000	-9.23	0.000
Log(ligneux haut+1)	-0.0713	0.024	-2.80	0.004

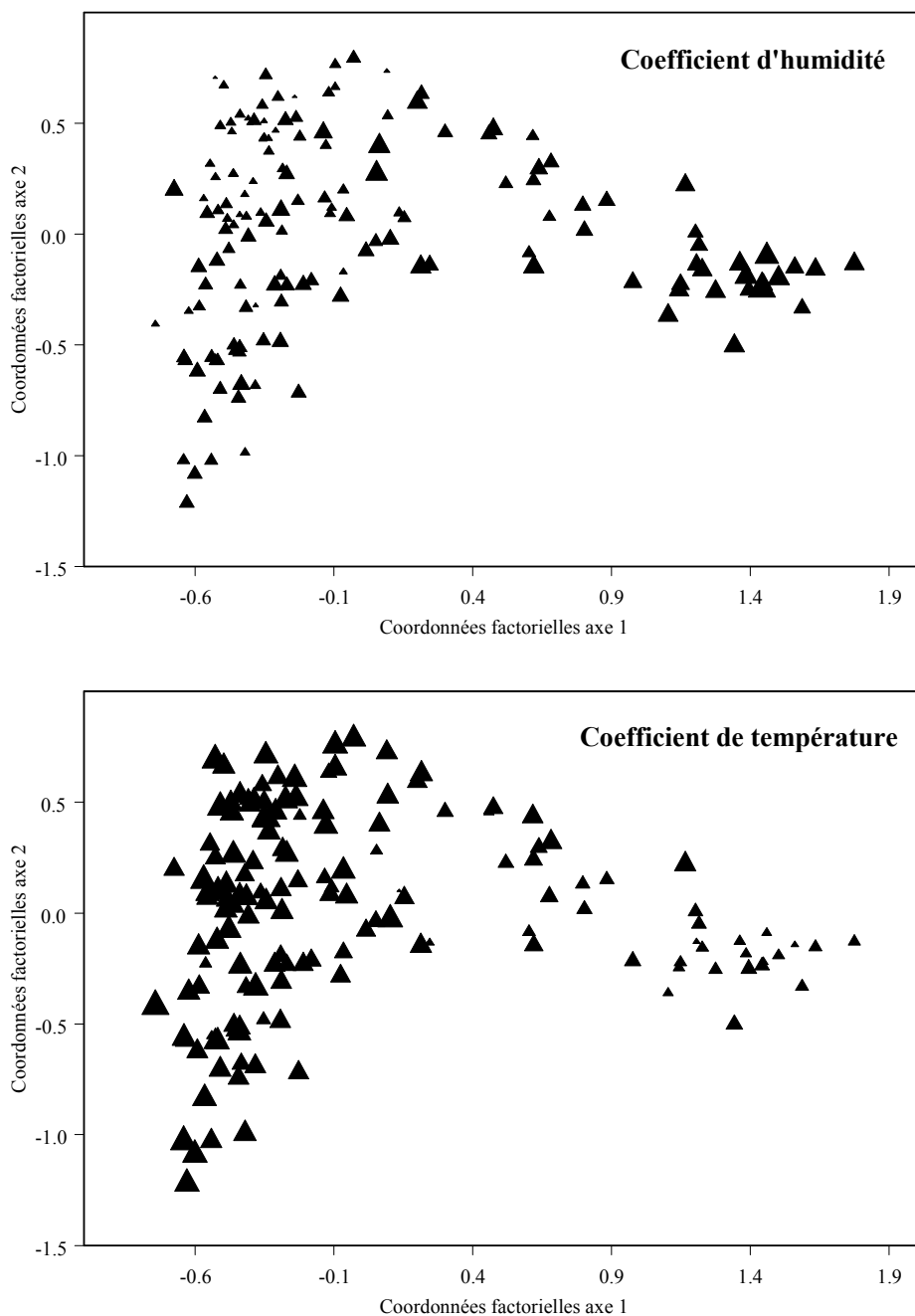


Figure 25 : Valeurs indicatrices de Landolt pondérées pour l'humidité (a) et la température (b) sur le plan factoriel 1-2 des relevés de l'AFC

L'axe 1 s'étalonne sur un gradient dynamique, fonction du recouvrement des arbustes hauts liée à la déprise pastorale ainsi que sur un gradient écologique, fonction du bilan radiatif (Tab. XXVIII). Les valeurs indicatrices moyennes de l'humidité et de la température sont significativement corrélées aux coordonnées factorielles de l'axe 1 (Figure. 25). Les coefficients moyens d'humidité sont une fonction croissante des coordonnées factorielles ( $F_{1,147} = 133.7, P = 0, r^2 = 0.47$ ), confirmant le rôle du bilan radiatif dans la structuration des communautés des complexes agro-pastoraux. Les coefficients moyens de température sont, en revanche, une fonction décroissante des coordonnées factorielles ( $F_{1,147} = 137.8, P = 0, r^2 = 0.48$ ). L'axe 1 sépare donc des espèces cryophiles, méso à mesohygrophiles du côté positif, à des espèces thermophiles, xéroclines à xérophiles du côté négatif. Du côté négatif de l'axe 1 correspondent des formations arbustives et des pelouses abandonnées sur calcaires ou marno-calcaires, alors que du côté positif, ce sont des pelouses montagnardes et subalpines pâturées sur des sols désaturés.

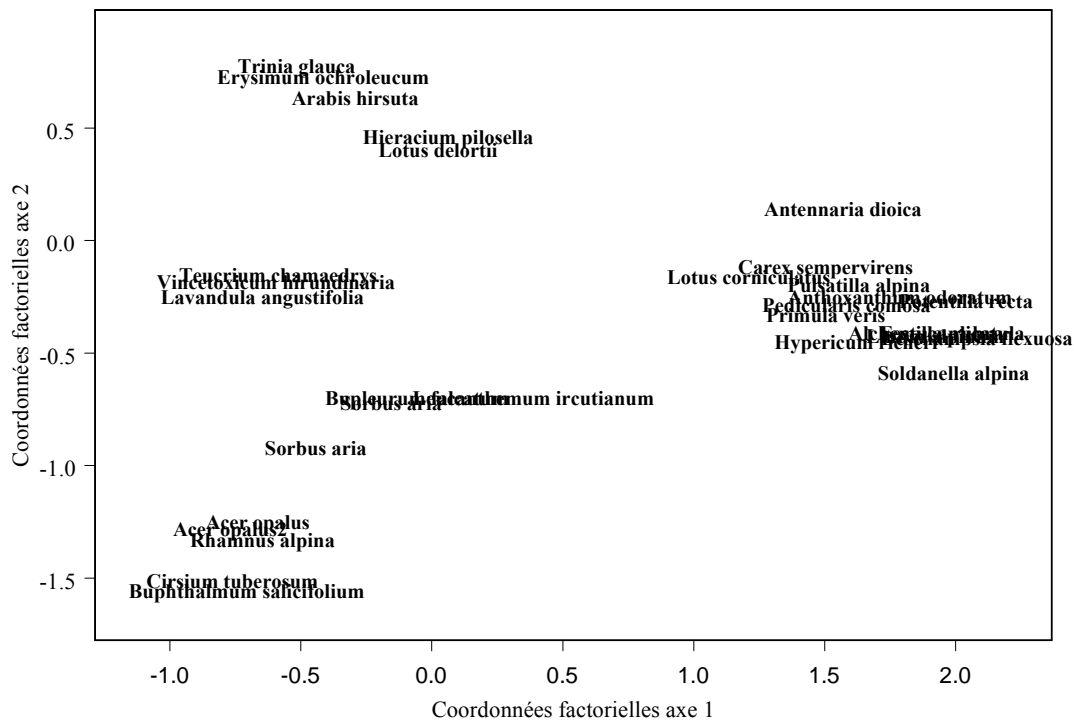


Figure 26 : Ordination des espèces dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC ( $\cos^2 > 0.3$ )

L'axe 2 (corrélation canonique = 0.42) oppose, du côté négatif, des espèces marnicoles, à affinités méridionales (*Cirsium tuberosum*, *Buphtalmum salicifolium*, *Lavandula angustifolia*) et pionnières arbustives (*Acer opalus*, *Rhamnus alpina*) et du côté positif, des espèces xérophiles (*Trinia glauca*, *Erysimum ochroleucum*) (Figure. 26). Le tableau XXIX présente les termes linéaires de la régression multiple pas à pas et leur niveau de signification pour l'axe 2. 49% de la variance de l'axe 2 est expliquée par 5 variables. Il s'agit du déficit hydrique cumulé, de la pente, de la quantité de phosphore assimilable, du recouvrement de la strate arbustive basse et de la perméabilité du substrat. Le pôle positif de l'axe 2 correspond à des relevés sur calcaires compacts, sur pente forte, à déficit hydrique élevé, présentant une bonne nutrition phosphatée, sans recouvrement arbustif. Les valeurs indicatrices moyenne de l'héliophilie ( $F_{1,147} = 12.22, P = 0, r^2 = 0.07$ ) et de l'humidité ( $F_{1,147} = 9.40, P = 0, r^2 = 0.06$ ) présentent une relation significative avec les coordonnées factorielles de l'axe 2. Cette relation confirme le positionnement des espèces xérophiles du côté positif de l'axe 2.

## II. DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA VEGETATION ET DE SA BIODIVERSITE

Tableau XXIX. Résultats de la régression multiple pas à pas entre coordonnées des relevés de l'axe 2 de l'AFC et les variables écologiques

Term	Coef. regression	SE	t-values	p-values
Intercept	-0.845	0.151	- 5.56	0.000
dhcum	-0.002	0.000	- 8.89	0.000
pente	-0.006	0.003	- 2.05	0.041
P2O5.Joret	6.419	2.184	2.93	0.003
Recou.arbu.b	-0.009	0.003	- 2.93	0.003
geol	185.113	54.438	3.40	0.000

L'axe 3 (corrélation canonique = 0.37) oppose, du côté négatif, des espèces mésophiles de l'étage montagnard (*Dactylis glomerata*, *Gentiana lutea*, *Scabiosa columbaria*) et supra-méditerranéen (*Silene otites*, *Festuca cinerea*) et, du côté positif, des espèces de pelouses calcicoles de l'étage subalpin (*Senecio doronicum*, *Draba azoïdes*) et celles des pentes fortes sur éboulis (*Helictotrichon sempervirens*, *Sedum rupestre*) (Figure. 27). Le tableau XXX présente les termes linéaires de la régression multiple pas à pas et leur niveau de signification pour l'axe 3. 43% de la variance est expliquée par 5 variables. Il s'agit de la charge pastorale (ugb), de la perméabilité du substrat, de l'altitude, de la pente et de la teneur en potassium (K). Ces variables confirment qu'au pôle négatif de cet axe, les relevés sont situés sur des milieux pâturés de l'étage supraméditerranéen et montagnard de faible pente. Les valeurs indicatrices pondérées pour la compacité sont d'ailleurs significativement corrélées ( $F_{1,147} = 132.4$ ,  $P = 0$ ,  $r^2=0.47$ ) à cet axe, et viennent valider le manque de perméabilité du substrat du côté négatif de l'axe 3. Les valeurs indicatrices moyennes pour l'acidité sont, elles aussi, en relation avec les coordonnées de l'axe 3 ( $F_{1,147} = 72.48$ ,  $P = 0$ ,  $r^2=0.33$ ). Elles sont corrélées négativement aux valeurs indicatrices moyennes de la teneur en azote ( $F_{1,147} = 75.2$ ,  $P = 0$ ,  $r^2=0.33$ ). Ces valeurs viennent confirmer l'augmentation de la teneur en potassium du côté négatif de l'axe 3.

Tableau XXX. Résultats de la régression multiple pas à pas entre coordonnées des relevés de l'axe 3 de l'AFC et les variables écologiques

Term	Coef. regression	SE	t-values	p-values
Intercept	-1.320	0.229	-5.76	0.000
ugb	-0.244	0.095	-2.55	0.011
geol	237.366	54.288	4.37	0.000
alt	0.000	0.000	4.21	0.000
slope	0.011	0.002	4.00	0.000
K	-0.368	0.085	-4.30	0.000

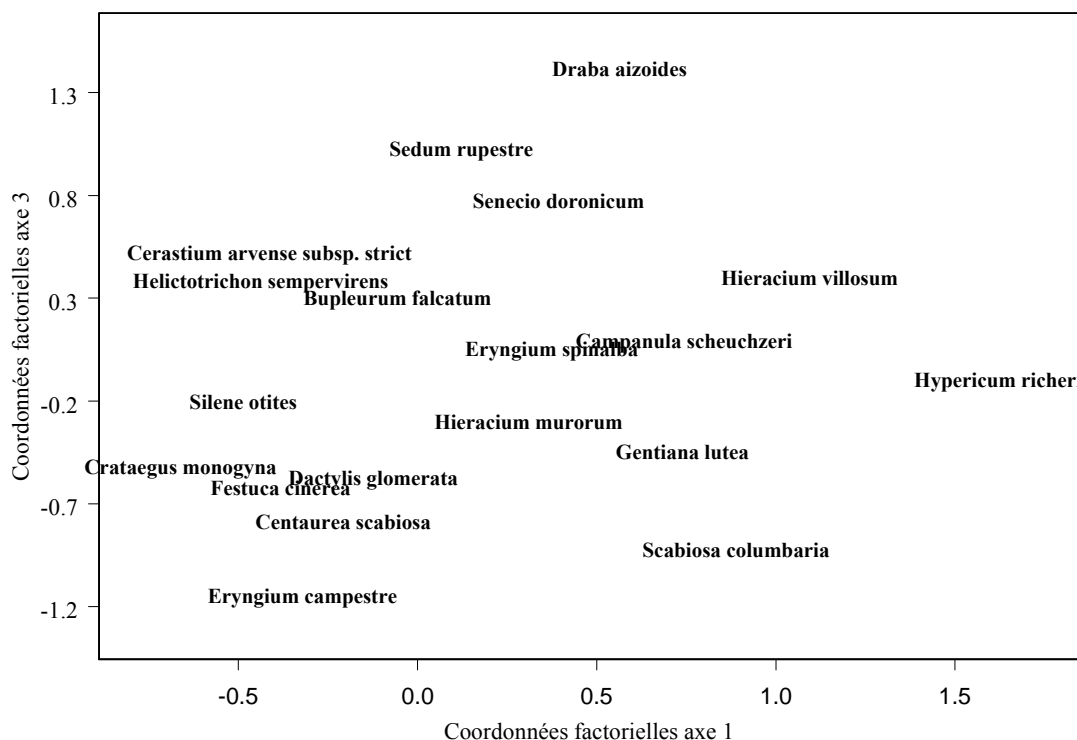


Figure 27 : Ordination des espèces dans le plan factoriel 1-3 de l'AFC (espèces dont le  $\cos^2 > 0.1$ )

### II.2.3.3 Les trajectoires dynamiques : effets de l'AMOS

Il est communément admis que les caractéristiques physiographiques et géopédologiques conduisent à la différenciation des groupements végétaux. La mise en valeur du territoire et sa gestion ont également des répercussions sur la dynamique de ces groupements. Le tableau XXXI montre une relation significative entre l'AMOS et les coordonnées factorielles des relevés sur les trois axes. Les figures 28a et 28b permettent de visualiser la position des relevés en fonction de l'AMOS. Sur l'axe 1, les anciens pâturages sont significativement situés au pôle positif (LSD Fischer,  $P < 0.05$ ). L'axe 2 sépare les relevés situés sur d'anciens labours au pôle positif (LSD Fischer,  $P < 0.05$ ). Enfin, l'axe 3 isole deux groupes de relevés, au pôle positif ceux situés sur d'anciennes landes ou rochers, et du côté négatif, ceux situés sur d'anciens pâturages ou labours (LSD Fischer,  $P < 0.05$ ).

Tableau XXXI. Résultats de l'ANOVA à un facteur entre l'AMOS et les coordonnées factorielles des relevés dans les complexes agro-pastoraux. (\*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ , \*\*\*  $P \leq 0.001$ )

	F1 ( $F_{3,145}$ )	F2 ( $F_{3,145}$ )	F3 ( $F_{3,145}$ )
AMOS	15.57***	3.05*	7.87***
Labours (n = 13)	-	+	-
Paturage (n = 25)	+	-	-
Landes (n = 97)	-	-	+
Rochers (n = 14)	-	-	+

L'examen du tableau XXXII permet de juger de la dépendance entre les facteurs historico-écologiques du plan expérimental et le type d'usages anciens. Logiquement, la majeure partie des relevés sur d'anciens pâturages est au stade pelouse pâturée. Les zones d'anciens labours sont liées aux zones actuellement pâturées sur les substrats perméables. Les zones d'anciennes landes ne sont liées à aucune condition expérimentale précise, bien qu'elles



soient exclusives des fruticées pâturées de fort déficit hydrique et des fruticées non pâturées de déficit hydrique modéré, quelque soit la nature du substrat. Les relevés dérivant d'anciennes zones de rochers sont liés à des contextes de faible déficit hydrique sur substrat calcaire et toujours dans des zones pâturées.

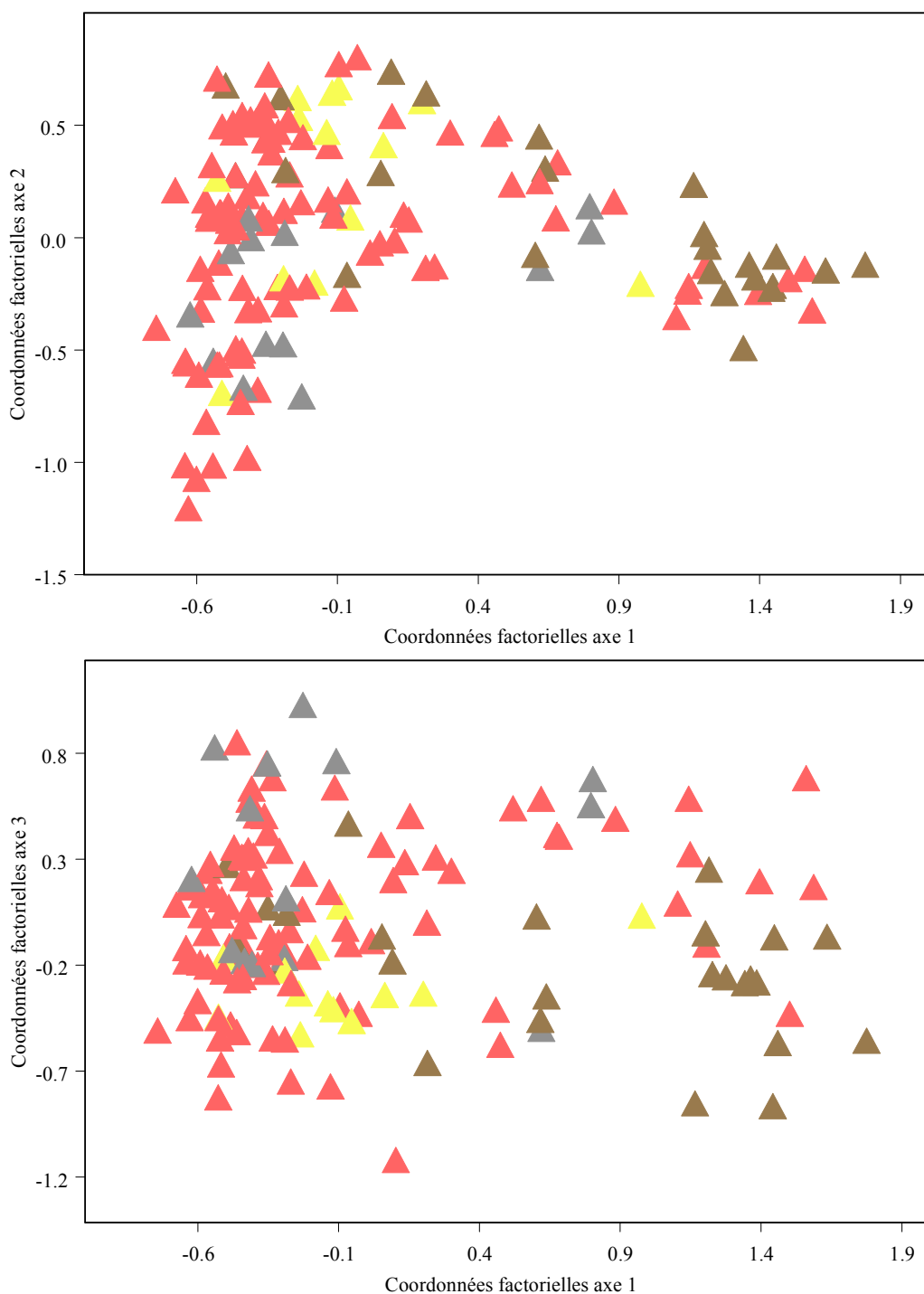


Figure 28 : Ordination des relevés dans le plan factoriel 1-2 (a) et 1-3 (b) en relation avec l'AMOS

Tableau XXXII. Relation entre l'AMOS et les facteurs historico-écologiques dans les complexes agro-pastoraux (% du nombre de relevés ; labours : jaune, pâturage : marron, landes : rose, rochers : gris)

		DHCU		LITHO			
		a	b	a	b	a	b
DYNA	PATU						
a	a	66 17 17	75 25	33 30 22 17	75 25	75 25	83 17
	b	100	-	75 25	75 25	63 37	57 28 14
b	a	57 30 15	83 17	42 42 8	85 15	100	100
	b	-	-	100	100	66 34	80 20

La concordance entre les facteurs et descripteurs écologiques et l'AMOS n'est donc pas parfaite. Les labours ne sont pas forcément liés aux meilleures conditions agroécologiques.

### II.2.3.4 Classification des communautés des complexes agro-pastoraux et leur rattachement phytosociologique

La CAH a permis de classer les relevés, d'après les indices de niveaux d'agrégation, en 8 types de formations (Figure. 29), caractérisés à la fois par les facteurs écologiques, la dynamique successionnelle et la prise en compte de l'AMOS.

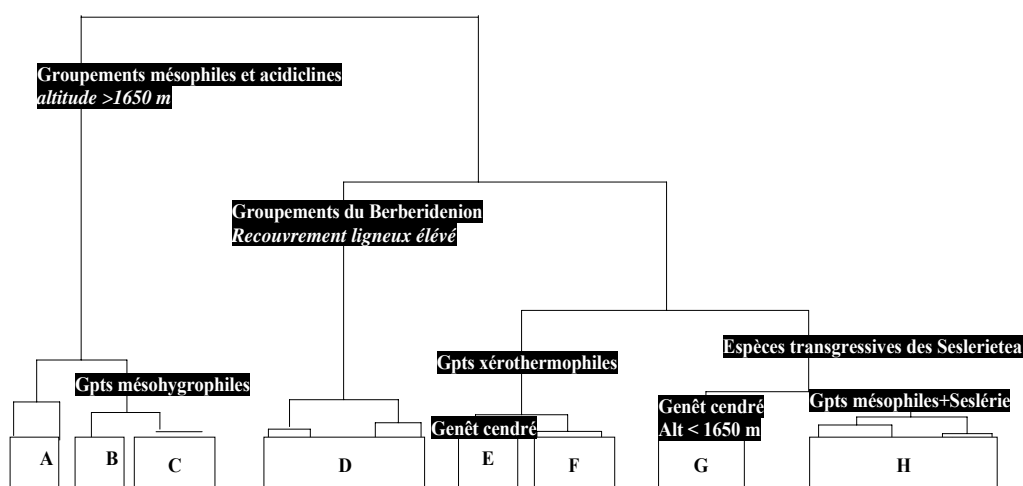


Figure 29 : Classification des relevés des complexes agro-pastoraux d'après CAH

Les types A, B, C, sont rattachés aux pelouses et prairies montagnardes et subalpines des *Seslerietea caeruleae* et des *Arrhenatheretalia elatioris*. Le type A appartient à la sous-alliance du *Seslerienion caeruleae*, communautés

més-xérophiles des Alpes. Le type C est rattaché à la sous-alliance de *l'Agrostio capillaris-Seslerienion caeruleae*, communautés sur sols désaturés. Le type B s'intercale entre les deux. Son rattachement phytosociologique est délicat. Il possède des espèces caractéristiques des *Trisetum flavescens-Polygonum bistorta* et du *Caricion ferrugineae*, comme par exemple *Astrantia major*, *Draba aizoides*, *Dryas octopetala*. Comme le signale Gaultier (1989), des espèces transgressives des pelouses subalpines xérophiles méridionales des sols instables (*Ononido cristatae-Helictotrichenion sempervirentis*) passent dans les pelouses des *Seslerietea*. Les types B et C étaient et restent des espaces pastoraux toujours entretenus avec 83% des relevés situés sur d'anciens pâturages, alors que le type A se trouve sur d'anciennes landes (69%) ou rochers (15%). La charge pastorale moyenne en 1999 le confirme, avec respectivement, 0.12 UGB.ha<sup>-1</sup> pour le type A et 0.30 UGB.ha<sup>-1</sup> pour les types B et C.

Les types suivant (D, E, F, D, H) sont à ranger dans la classe des *Ononidetalia striatae*, qui sont des pelouses et landes xérophiles des étages supraméditerranéens à oroméditerranéens.

Le type D correspond à des pelouses et landes, recolonisées par les groupements du *Berberidenion vulgaris*. Ces groupements d'écotones colonisent les pelouses de l'*Ononidion striatae* sur calcaires et les landes du *Lavandulo-Genistion* sur marnes, et marno-calcaires. La dynamique du Cytise à feuilles sessiles (*Cytisophyllum sessilifolium*) est toujours importante dans ce type de formation. Cette dynamique est liée à la proximité de la lisière forestière ( $\chi^2 = 0.036$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.84$ ). Des schémas similaires ont été observés dans les Apennins (Canullo 1991). L'abondance de l'Avoine toujours verte (*Helictotrichon sempervirens*) et du Laser de France (*Laserpitium gallicum*) confirme le caractère ébouleux de ces formations, qui dérivent à 75% d'anciennes landes.

Les garrigues à Genêt cendré du *Lavandulo angustifoliae-Genistion cinereae* (type E), sont des formations développées essentiellement sur marno-calcaires. Elles s'échelonnent sur un large gradient altitudinal. La charge pastorale moyenne est 0.22 UGB.ha<sup>-1</sup>. Elles dérivent à 79% d'anciennes landes et à 21 % d'anciennes zones de labours.

Le type F est rattaché aux pelouses des *Ononidion striatae*. Ce sont les formations les plus xérophiles puisque le déficit hydrique cumulé moyen est de  $-328 \pm 84$  mm, valeur moyenne la plus élevée. Installées principalement sur marno-calcaires, elles s'échelonnent de l'étage supra-méditerranéen à l'oro-méditerranéen. La charge pastorale actuelle moyenne est la plus faible, avec une valeur de 0.18 UGB. ha<sup>-1</sup>. Ces pelouses xérophiles sont issues à 74% d'anciennes landes et à 15% d'anciens labours.

Le type G est constitué de fruticées et pelouses recolonisées par l'alisier blanc (*Sorbus aria*), les érables à feuilles d'obier (*Acer opalus*) et de Montpellier (*A. monspessulanum*), et parfois le chêne pubescent (*Quercus humilis*). Ce type comporte un cortège floristique d'espèces rattachées aux lisières xéro-thermophiles du *Geranio sanguinei*. Il correspond à la phase pionnière des chênaies pubescentes (*Buxo-Quercenion*) avec une forte dynamique du Cytise à feuilles sessiles (*Cytissus sessilifolius*).

Le type H est formé par les groupements des pelouses à Avoine toujours verte (*Helictotrichon sempervirens*) et des pelouses à Avoine et Seslerie (*Sesleria caeruleae*). Il se rattache à l'alliance de l'*Ononidion cenisiae*. Ce sont des pelouses xérophiles des étages montagnards et subalpins des Alpes méridionales, dominées par l'Astragale toujours verte (*Astragalus sempervirens*), la Bugrane du Mont Cenis (*Ononis cristata*) et de la Globulaire à feuilles en cœur (*Globularia cordifolia*). Les deux sous-alliances sont présentes dans notre site, mais la CAH ne permet pas de les distinguer l'une de l'autre. L'*Ononido cristatae-Helictotrichenion sempervirentis* est dominé par l'Avoine toujours verte et par le Cytise à feuilles sessiles et le Vélar verdâtre (*Erysimum ochroleucum*), qui correspond à des stations rocailleuses instables. L'*Ononidion cristatae* est définie par l'absence de ces trois espèces. La Seslerie bleue, présente dans ces groupements et dans ceux des *Seslerietea*, pourrait former en réalité deux sous-espèces : subsp. *caeruleae* dans les pelouses des *Ononidetaliae* et une subsp.

à définir dans les *Seslerietae* (Gaultier 1989). Ce type est constitué par 75% de placettes issues d'anciennes landes et par 13% de placettes situées sur des zones de rochers.

#### II.2.4 Déterminisme des principales communautés des complexes agro-pastoraux par régression logistique multiple

Nous avons sélectionné les types qui présentaient un rattachement phytosociologique sans ambiguïté. Il s'agit des types A, C, D, E, F, et H.

##### II.2.4.1 Formations des *Seslerietalia caeruleae*

###### II.2.4.1.1 Pelouses à *Seslérie* relevant du *Seslerienion caeruleae*

Les résultats sont synthétisés dans le tableau XXXIII. Les variables sélectionnées pour la prédiction des pelouses à *Seslérie* sont les termes linéaires de l'altitude (alt), de la pente (slope), de la concavité/convexité du relief (curvature) et du bilan hydrique du mois d'août (bh8) (Figure. 30). Ces termes expliquent respectivement, 24.11, 6.45, 3.16 et 10.65% de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.44$ . Le  $D^2$  ajustée est égale à 0.43. Le kappa de Cohen est égal à 0.28. L'AUC, donnée par la courbe ROC est égale à 0.92 et correspond à un seuil de probabilité optimale de 0.04 (Figure. 31). Les statistiques de performance du modèle donnent des résultats contradictoires. La sensibilité du modèle est égale à 100, c'est à dire que le pourcentage des valeurs positives correctement prédites est parfait. La performance du modèle est excellente.

Tableau XXXIII. Coefficients de régression, *t*-values et *p*-values du test du  $\chi^2$  de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des pelouses du *Seslerienion caeruleae* (Corine Biotopes : 36.431); *d.f.* = degré de liberté

Term	Regression coefficient	Standard error	<i>t</i> -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	<i>P</i> -value ( $\chi$ )
intercept	-34.142	9.121	-3.743	-	148	83.46	-
alt	0.013	0.004	2.912	20.13	147	63.32	0.000
slope	0.115	0.055	2.062	5.39	146	57.93	0.020
curvature	-1.370	0.591	-2.315	2.64	145	55.28	0.010
bh8	-0.047	0.018	-2.582	8.89	144	46.39	0.002

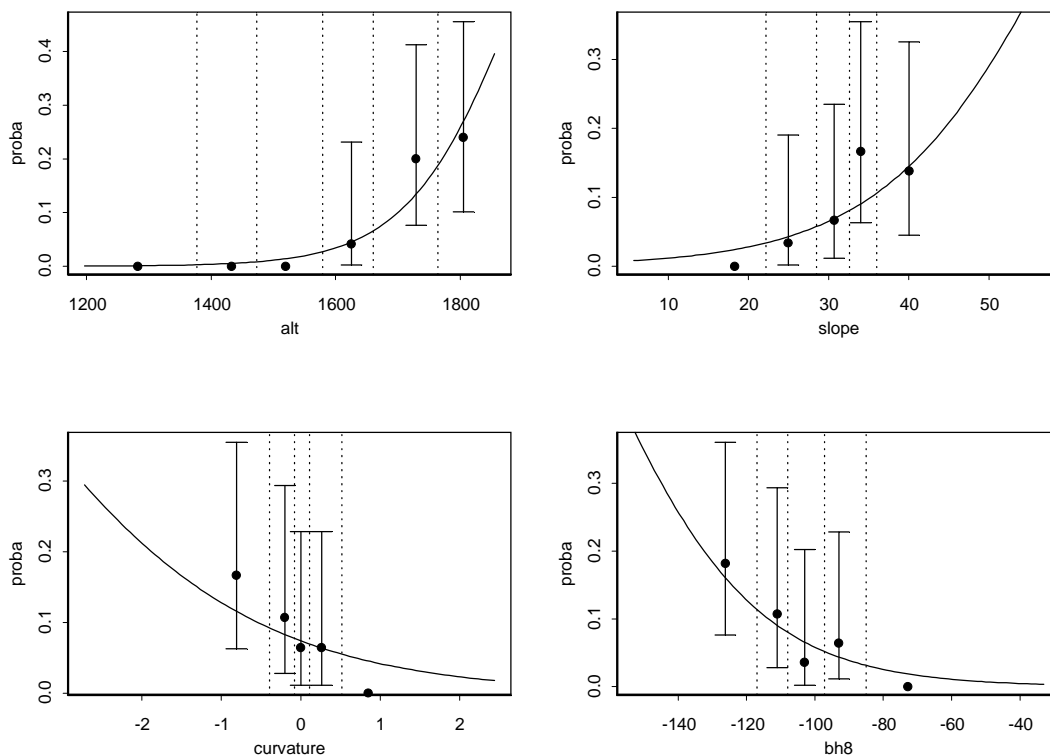


Figure 30 : Courbes réponses des termes de l'équation des pelouses du *Seslerienion caeruleae* (Corine Biotopes : 36.431)

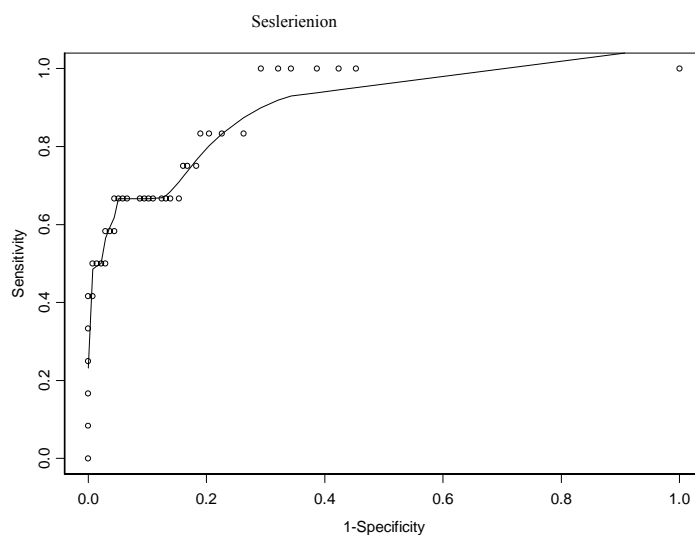


Figure 31 : Courbe ROC des pelouses du *Seslerienion caeruleae*

#### II.2.4.1.2 Pelouses à Sesslerie sur sol désaturé relevant de l'*Agrostio capillaris*-*Seslerienion caeruleae*

Les résultats sont synthétisés dans le tableau XXXIV. Les variables sélectionnées pour la prédiction des pelouses à Sesslerie sur sol désaturé sont les termes linéaires de l'altitude (alt) et des radiations solaires globales du mois de mars (rad3). Ces termes expliquent respectivement, 26.59 et 27.3% de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.53$

## II. DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA VEGETATION ET DE SA BIODIVERSITE

(Figure. 32). Le  $D^2$  ajustée est égale à 0.53. Le kappa de Cohen est égal à 0.64. L'AUC, donnée par la courbe ROC est égale à 0.92 et correspond à un seuil de probabilité optimale de 0.12 (Figure. 33). La performance du modèle estimé par ces deux paramètres est très bonne.

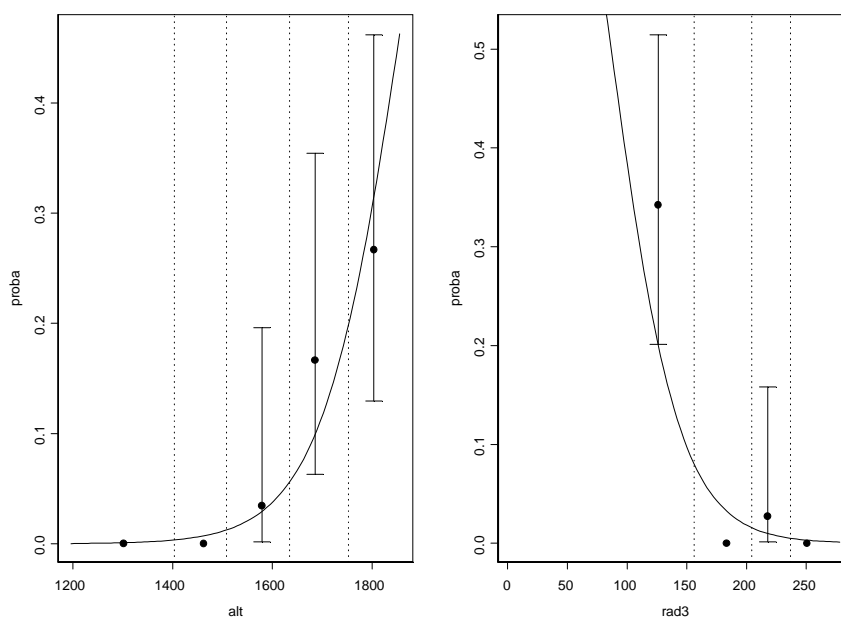


Figure 32 : Courbes réponses des termes de l'équation des pelouses de l'Agrostio-Seslerienion (Corine Biotopes : 36.4111)

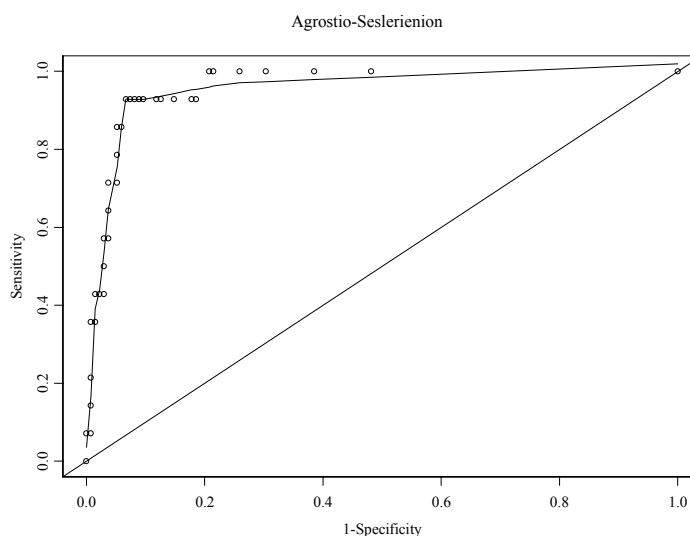


Figure 33 : Courbe ROC des pelouses de l'Agrostio-Seslerienion

Tableau XXXIV. Coefficients de régression,  $t$ -values et  $p$ -values du test du  $\chi^2$  de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des pelouses de l'Agrostio-Seslerienion (Corine Biotopes : 36.4111); d.f. = degré de liberté

Term	Regression coefficient	Standard error	$t$ -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	$P$ -value ( $\chi$ )
intercept	-12.162	6.909	-1.760		148	92.85	-
alt	0.0084	0.003	2.188	24.69	147	68.16	0.000
rad3	-0.0274	0.007	-3.865	25.39	146	42.76	0.000

**II.2.4.2 Formations des *Ononidetalia striatae*****II.2.4.2.1 Pelouses recolonisées par les formations du *Berberidenion vulgaris***

Les résultats sont synthétisés dans le tableau XXXV. Les variables sélectionnées pour la prédiction des pelouses par les formations du *Berberidenion* sont les termes linéaires de l'altitude (alt), des températures moyennes du mois d'août (temp8), des radiations solaires globales du mois de mars (rad3) et de la perméabilité du substrat (geol). Ces termes expliquent respectivement, 7.8, 21.9, 6.2 et 10.1 % de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.46$  (Figure. 34). Le  $D^2$  ajustée est égale à 0.45. Le kappa de Cohen est égal à 0.57. L'AUC, donnée par la courbe ROC est égale à 0.94 et correspond à un seuil de probabilité optimale de 0.13 (Figure. 35). La performance du modèle estimé par ces deux paramètres est très bonne.

Tableau XXXV. Coefficients de régression, *t*-values et *p*-values du test du  $\chi^2$  de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des pelouses recolonisées par le *Berberidenion* (Corine Biotopes : 31.8123/34.71 et 31.8123/32.62); *d.f.* = degré de liberté

Term	Regression coefficient	Standard error	<i>t</i> -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	<i>P</i> -value ( $\chi$ )
intercept	51.707	12.550	4.12	-	148	113.72	-
alt	-0.010	0.003	-3.44	8.87	147	104.85	0.002
temp8	-2.988	0.716	-4.16	24.87	146	79.98	0.000
rad3	0.031	0.010	3.03	7.08	145	72.90	0.007
geol	-2545.685	856.010	-2.97	11.49	144	61.40	0.000

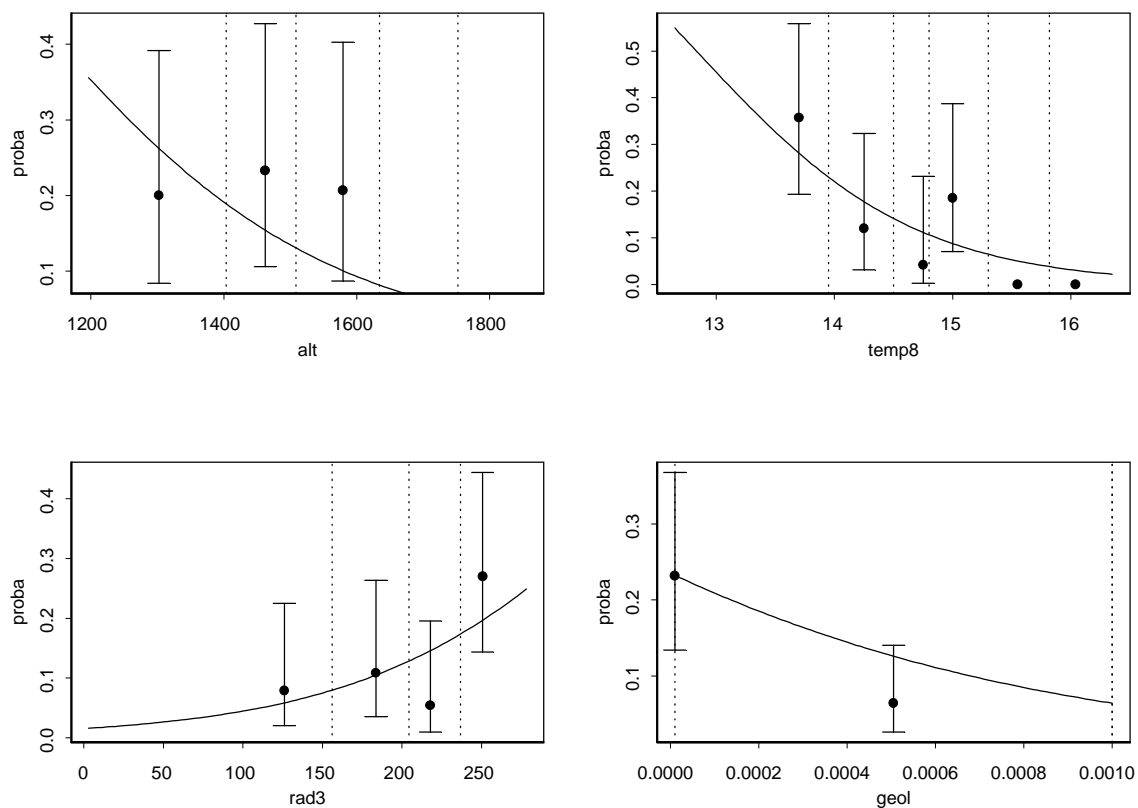


Figure 34 : Courbes réponses des termes de l'équation les pelouses recolonisées par le Berberidenion (Corine Biotope : 31.8123/34.71 ; 31.8123/32.62)

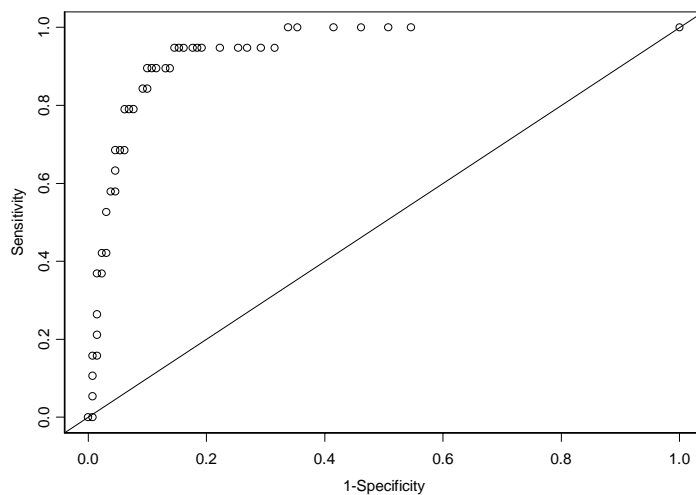


Figure 35 : Courbe ROC pour les pelouses recolonisées par le Berberidenion



**II.2.4.2.2 Garrigues à Genêt cendré du Lavandulo angustifoliae-Genistion cinereae**

Les résultats sont synthétisés dans le tableau XXXVI. Les variables sélectionnées pour la prédiction des garrigues à Genêt cendré sont les termes linéaires de la perméabilité du substrat (geol) et des radiations solaires globales du mois de mars (rad3). Ces termes expliquent respectivement, 4.24 et 12.62% de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.17$  (Figure. 36). Le  $D^2$  ajustée est égale à 0.16. Le kappa de Cohen est égal à 0.34. L'AUC, donnée par la courbe ROC est égale à 0.78 et correspond à un seuil de probabilité optimale de 0.38 (Figure. 37). La performance du modèle estimé par ces deux paramètres est médiocre.

Tableau XXXVI. Coefficients de régression, t-values et p-values du test du  $\chi^2$  de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des garrigues à Genêt cendré du Lavandulo-Genistion(Corine Biotopes : 32.62); d.f. = degré de liberté

Term	Regression coefficient	Standard error	t-value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	P-value ( $\chi$ )
intercept	-6.747	1.892	-3.564	-	148	109.82	
geol	-1145.449	547.958	-2.090	4.66	147	105.15	0.030
rad3	0.025	0.008	3.052	13.87	146	91.28	0.000

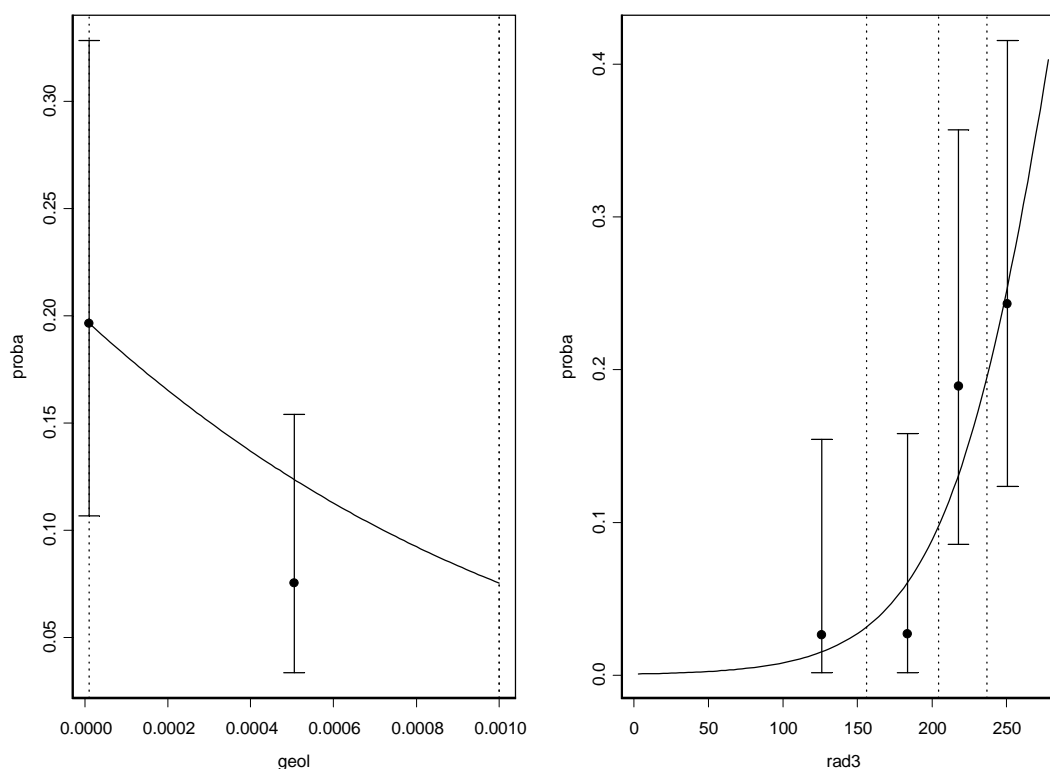


Figure 36 : Courbes réponses des termes de l'équation des garrigues à Genêt cendré du Lavandulo-Genistion, Corine Biotope : 32.62)

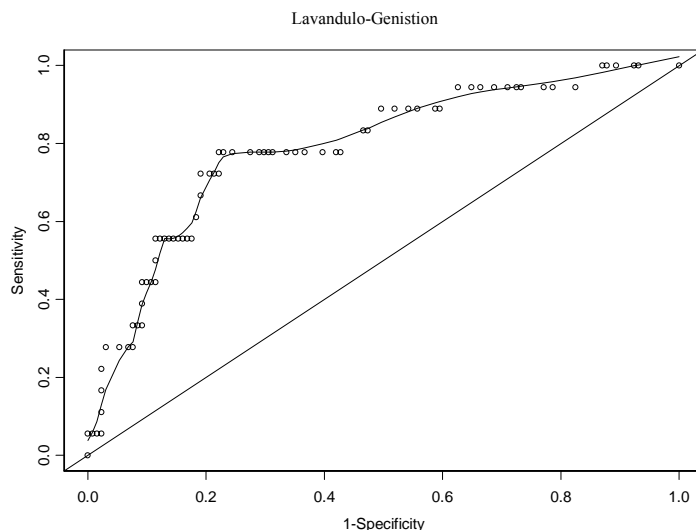


Figure 37 : Courbe ROC pour les garrigues à Genêt cendré du Lavandulo-Geniston

#### II.2.4.2.3 Pelouses méditerranéo-montagnardes relevant de l'*Ononidion striatae*

Les résultats sont synthétisés dans le tableau XXXVII. Les variables sélectionnées pour la prédiction des steppes méditerranéo-montagnardes sont les termes linéaires des précipitations moyennes du mois d'aout (prec8), de l'angle corrigé de Gams (achgams). Ces termes expliquent respectivement, 17.74, 9.36 de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.25$  (Figure. 38). Le  $D^2$  ajustée est égale à 0.25. Le kappa de Cohen est égal à 0.25. L'AUC, donnée par la courbe ROC est égale à 0.87 et correspond à un seuil de probabilité optimale de 0.05 (Figure. 39). La performance du modèle estimé par ces deux paramètres est médiocre.

Tableau XXXVII. Coefficients de régression,  $t$ -values et  $p$ -values du test du  $\chi^2$  de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique des pelouses de l'*Ononidion striatae* (Corine Biotopes : 34.71);  
*d.f.* = degré de liberté

Term	Regression coefficient	Standard error	$t$ -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	$P$ -value ( $\chi$ )
intercept	48.948	15.760	3.100	-	148	83.46	-
prec8	-0.551	0.213	-2.589	14.81	147	68.64	0.000
achgams	-0.284	0.108	-2.609	7.82	146	60.82	0.005

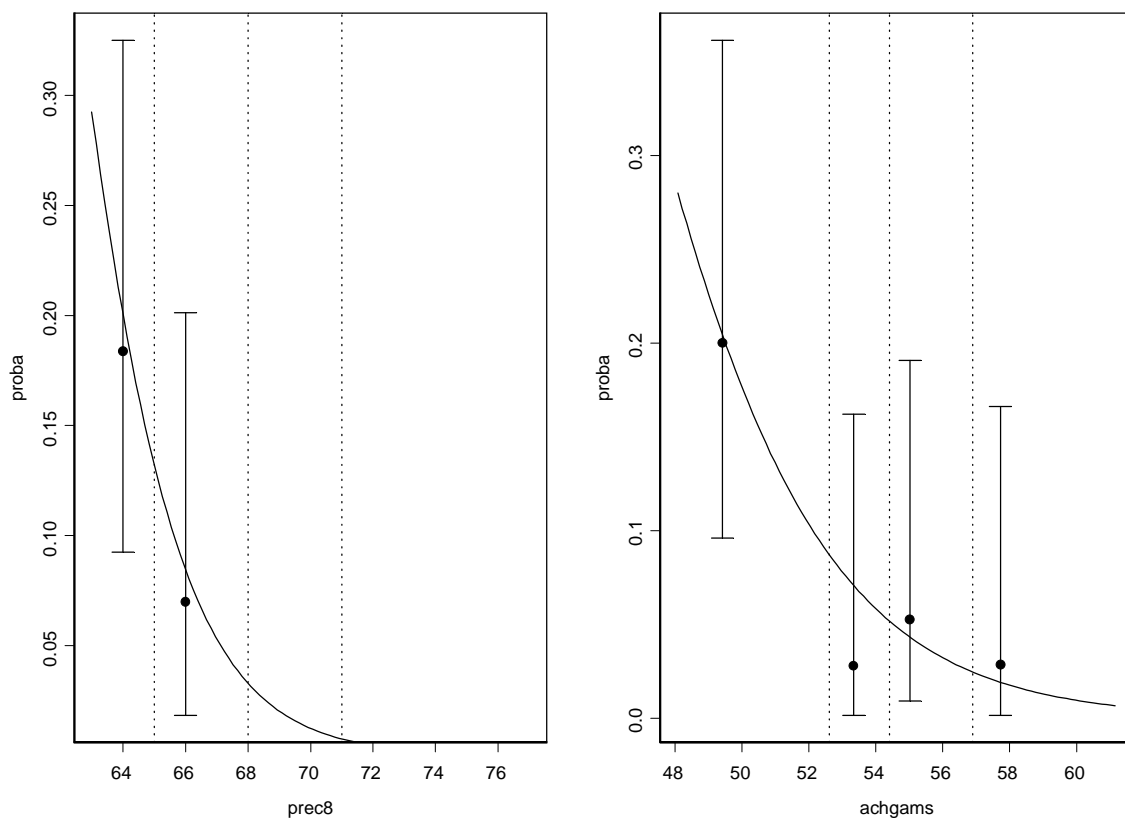


Figure 38 : Courbes réponses des termes de l'équation des pelouses de l'*Ononidion striatae* (Corine Biotopes : 34.71)

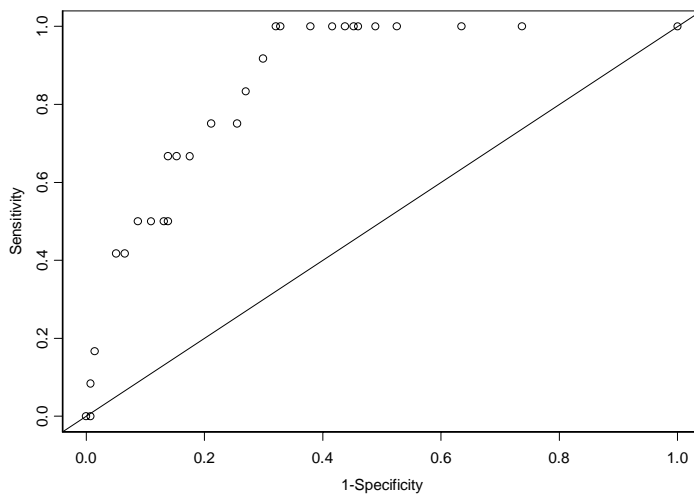


Figure 39 : Courbe ROC pour les pelouses de l'*Ononidion striatae*

**II.2.4.2.4 Pelouses à Avoine toujours verte et à Seslérie relevant de l'Ononidion censisiae**

Les résultats sont synthétisés dans le tableau XXXVIII. Les variables sélectionnées pour la prédiction des pelouses à Avoine toujours verte et à Séslerie sont les termes linéaires de la perméabilité du substrat (geol) et de l'évapotranspiration potentielle du mois d'août (etp8) et des précipitations moyennes du mois de septembre (prec9). Ces termes expliquent respectivement, 7.57, 12.01 et 4.7% de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.24$  (Figure. 40). Le  $D^2$  ajustée est égale à 0.23. Le kappa de Cohen est égal à 0.21. L'AUC, donnée par la courbe ROC est égale à 0.85 et correspond à un seuil de probabilité optimale de 0.06 (Figure. 41). La performance du modèle estimé par ces deux paramètres est moyenne.

Tableau XXXVIII. Coefficients de régression, *t*-values et *p*-values du test du  $\chi^2$  de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des pelouses de l'Ononidion censisiae (Corine Biotopes : 36.432b); d.f. = degré de liberté

Term	Regression coefficient	Standard error	<i>t</i> -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	<i>P</i> -value ( $\chi$ )
intercept	-41.369	13.932	-2.969	-	148	88.24	-
geol	2360.380	1089.278	2.166	6.68	147	81.55	0.009
etp8	0.124	0.042	2.915	10.60	146	70.94	0.001
prec9	0.222	0.115	1.931	4.12	145	66.81	0.042

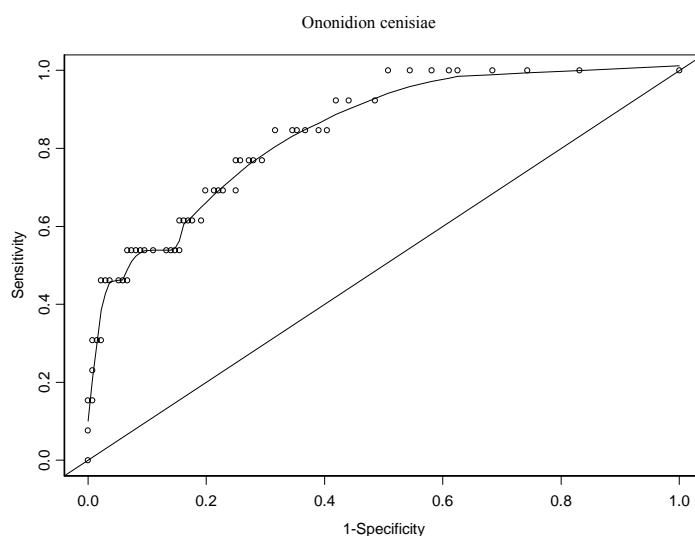


Figure 40 : Courbe ROC des pelouses de l'Ononidion censisiae

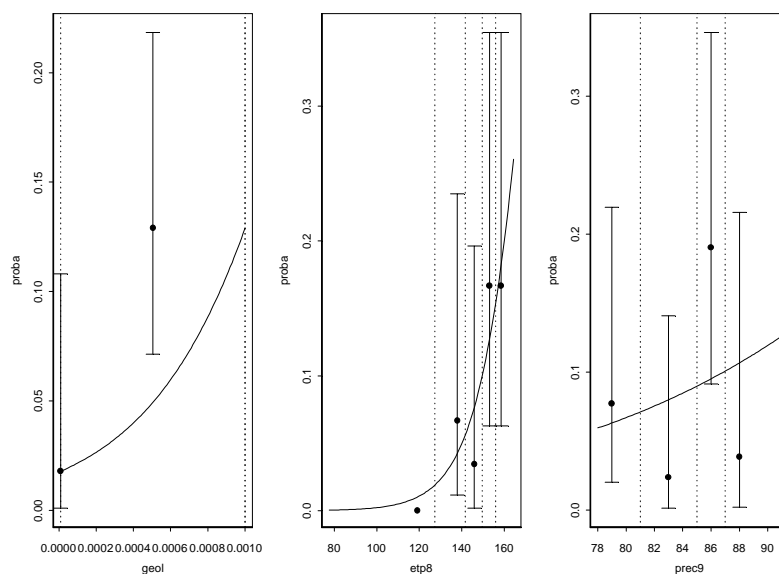


Figure 41 : Courbes réponses des termes de l'équation des pelouses de *Ononidion cenisiae* (Corine Biotopes : 36.432b)

## II.2.5 Discussion

### II.2.5.1 Gradient d'organisation des complexes agro-pastoraux : liens avec les facteurs historico-écologiques

Cette analyse permet de reconstituer, de manière synchronique, les gradients d'organisation des complexes agro-pastoraux du bassin versant du Petit-Buëch.

Le premier axe de l'AFC est assimilable à un gradient dynamique et topoclimatique. Le gradient dynamique est associé à la persistance écologique des communautés. Les espèces et les relevés ayant des coordonnées négatives sur l'axe 1 caractérisent les stades préforestiers de la succession.

L'axe 2 est une mesure de l'intensité du stress hydrique et abiotique (pente). Ce gradient trophique est souvent prédominant pour expliquer la différenciation phytosociologique des pelouses (Dutoit 1995, Barbaro 1999).

Contrairement à ces auteurs, nous montrons que, dans notre secteur d'étude, le déterminisme des principales communautés répond plus au stress hydrique qu'à un déterminisme édaphique (opposition calcaire dur, marno-calcaire). Les pelouses des *Seslerietea* sont indifférentes à la nature du substratum, ainsi que les pelouses de *Ononidion striateae*. Dans les pelouses des *Ononidetalia*, les groupements du *Lavandulo-Genistion*, de *Ononidion cenisea* et des pelouses recolonisées par le *Berberidenion*, la nature du substratum est un facteur explicatif mais ce sont les bilans radiatifs et/ou hydriques qui restent les principaux facteurs de leur déterminisme. La charge pastorale actuelle (mesure de l'intensité de la perturbation) n'est pas déterminante pour toutes ces formations. Son rôle est d'ailleurs relégué sur le troisième axe factoriel (Tab. XXX).

Le tableau XXXIX permet de juger du lien entre les facteurs historico-écologiques de notre plan expérimental et les différentes formations végétales mise en évidence après la CAH. Les types A, B et C se situent exclusivement dans le stade pelouse. Le type B, rattaché aux *Polygono-Trisetion* et au *Caricion ferrugineae*, est inféodé aux zones pâturées, le plus souvent sur les substrats marno-calcaires, avec un preferendum pour les faibles déficits hydriques cumulés (50%). Le déterminisme de cette formation est donc dicté par l'action continue et directe du pâturage, ce qui n'est pas le cas des types A et C. Ce dernier, rattaché à l'*Agrostio-Seslenienion*, a également son preferendum (83%) pour les zones de faibles déficits hydriques. Ce résultat corrobore ceux obtenus avec la régression logistique multiple (Tab. XXXIII). Cette formation semble indifférente

## II. DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA VEGETATION ET DE SA BIODIVERSITE

à la nature du substratum. Le type A, rattaché aux pelouses du *Seslerienion*, balaie toute la gamme des déficits hydriques cumulé, avec toutefois un preferendum pour les conditions les plus xériques, résultat en accord avec ceux obtenus par régression logistique (Tab. XXXII).

Tableau XXXIX. Répartition des différentes communautés des complexes agro-pastoraux selon les facteurs historico-écologiques (% du nombre de relevés)

		DHCU		LITHO			
		a	b	a	b	a	b
DYNA	PATU						
a	a	<b>C : 50</b> A : 33 H : 17	<b>B : 50</b> C : 25 F : 25	F : 25 C : 19 A : 18 H : 18 B : 14 E : 6	<b>C : 75</b> B : 25	<b>H : 60</b> E : 20 F : 20 H : 20	F : 40 A : 20 B : 20
	b	<b>C : 83</b> F : 17		<b>F : 50</b> C : 33 A : 17	<b>A : 50</b> <b>E : 50</b>	A : 30 H : 30 C : 20 D : 10 F : 10	<b>F : 50</b> H : 18 A : 16 E : 16
b	a	<b>G : 50</b> D : 25 F : 25	<b>D : 80</b> G : 20	E : 40 D : 30 H : 20 G : 10	<b>G : 60</b> D : 20 E : 20	D : 25 F : 25 G : 25 H : 25	<b>E : 50</b> F : 25 H : 13 G : 12
	b			D : 33 F : 33 G : 33	<b>D : 60</b> E : 40	<b>F : 66</b> D : 17 E : 17	<b>E : 50</b> <b>F : 50</b>

Le type D, rattaché au *Berberidenion*, est inféodé aux fruticées et landes sur substrat marno-calcaires à déficit hydrique faible (80%) à modéré (60%), ce qui est conforme aux prédictions obtenues par régression logistique (Tab. XXXIV). Il n'est pas présent dans les conditions de stress hydrique et abiotique les plus intenses (déficit hydrique fort et substrat marno-calcaire). Un blocage de la dynamique de recolonisation semble s'opérer. Ce sont, alors, les formations du *Lavandulo-Genistion* (Type E) qui deviennent majoritaires, que ce soient en zones pâturées (50%) ou non (50%). Le type F, des pelouses de l'*Ononidion striateae*, codomine avec le type E dans les mêmes conditions de déficits hydriques élevés sur substrat imperméable. Le type G est lié aux fruticées pâturées, et balaie toute la gamme des déficits hydriques. Il est indifférent à la nature la perméabilité du substrat. Les pelouses de l'*Ononidion cenisea* (type H) sont par contre, inféodées au substrat perméable, dans les zones pâturées du stade pelouse de fort déficit hydrique (60%). Dans le stade fruticée, cette formation se rencontre uniquement dans les zones pâturées. Ces résultats corroborent ceux obtenus par régression logistique multiple.

Le lien entre les facteurs historico-écologiques et les principales formations agro-pastorales du bassin versant du Petit-Buëch sont tangibles. Il apparaît que certaines d'entre-elles sont tributaires des actions anthropiques pour assurer leurs persistances écologiques, notamment les pelouses des types B et H. Pour d'autres, ce sont les facteurs et descripteurs écologiques qui priment dans les déterminismes, notamment les landes du *Lavandulo-Genistion* et les pelouses des *Ononidion striateae*. La dispersion de certaines formations au sein des différents facteurs historico-écologiques pourrait trouver son origine dans les différences d'AMOS au sein de chaque formation.

### II.2.5.2 Une dynamique du tapis végétal en lien avec l'AMOS

Les pelouses des *Seslerietea* (types A et C) constituent, dans notre étude, les espaces pastoraux les plus intéressants d'un point de vue agronomique (Joulet 1999), mais également d'un point de vue de la conservation

de la biodiversité, puisqu'elles sont des habitats d'intérêt communautaire (Romaño 1997). Ces pelouses, marquées par une histoire pastorale ancienne et continue (*Agrostio-Seslerienion*), ont une physionomie et une composition floristique très originale dans notre contexte biogéographique. En l'espace de deux siècles, ces formations subalpines n'ont pas connu de mutations majeures dans leur mode de gestion, soit un pâturage du 15 juin au 15 septembre. L'apparition de quelques espèces des *Nardetea strictae*, telles que *Antennaria dioica*, *Anthoxanthum odoratum*, *Nardus stricta*, *Thesium alpinum*, pourrait par conséquent s'interpréter comme un phénomène lié au surpâturage comme le suggèrent Bornard et al. (1982). Or, notre contexte géologique (ambiance géochimique calcique) ne permet pas l'expression d'une nardaie type. Le processus est vraisemblablement d'ordre pédologique : au moment de la fonte des neiges, une gleyification de quelques semaines provoquerait une réduction des horizons superficiels, suivie d'une lixiviation intense, entraînant une baisse de la CEC et corrélativement celle du pH. Malgré cette grande persistance écologique, ces pelouses sont potentiellement menacées par la recolonisation du Pin à crochets (*Pinus uncinata*) pour le *Seslerienion*, et par celle du Mélèze (*Larix decidua*) dans les pelouses de l'*Agrostio-Seslerienion*.

Les pelouses de l'*Ononidion striatae* dérivent d'anciennes zones de labours ou de landes. Pour Mallen (2001), ces landes sont des parcours de mi-saison où les troupeaux étaient conduits dès la fonte des neiges. Lors de l'exode rural, ces formations sont restées très stables car le bilan hydrique très défavorable a limité la recolonisation ligneuse. Leur mise en valeur agronomique reste limitée par la qualité fourragère médiocre de ces groupements. La pression pastorale, dans ces espaces, est restée très limitée. Le spectre biologique de ces pelouses donne une part significativement plus grande de thérophytes, que dans les autres formations des *Ononidetalia*. Cette part pourrait être expliquée par l'AMOS en labours. L'occurrence du Rhinanthus crête de coq (*Rhinanthus alectorolophus*) est significativement liée aux pelouses de l'*Ononidion striatae* sur labours ( $\chi^2 = 5.6$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.02$ ), de même que le Petit mélinet (*Cerintho minor*), habituellement inféodé aux milieux rudéraux de l'*Onopordion*. Le Rhinanthus est également très fréquent dans les autres formations des *Ononidetalia*, avec une fréquence maximale sur les anciens parcours ovins de mi-saison (landes). Cette relation vient renforcer le fait que la dispersion de ses graines est assurée par le bétail (Barbaro 1999).

Les pelouses de l'*Ononidion ceniseae* sont réparties à 75% sur des anciens pâturages de mi-saison. Le surpâturage provoqué par ce mode de gestion (Mallen 2000) a manifestement accentué le caractère thermophile de ces formations. La présence d'espèces transgressives des *Seslerietea* (groupements mésophiles) pourrait s'interpréter comme une réponse dynamique à la baisse voire à l'arrêt actuel du pâturage. Ces espèces seraient associées à une dynamique progressive et concourraient à la restauration du tapis herbacé.

L'enchevêtrement de paramètres écologiques et de facteurs historiques a déjà été mis en évidence dans les communautés herbacées (Dutoit 1995, Sciama 1999, Giovannini *et al.* 2001, Willems 2001, Cousins & Eriksson 2002). Cette mise en évidence du poids relatif de l'AMOS dans la structuration des communautés est corrélée au gradient de la dynamique successionale. La persistance écologique de certaines communautés est remise en question en raison de la modification plus ou moins récente d'un régime de perturbation auparavant constant jusqu'à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle. L'évolution de ces formations, vers les stades préforestiers, amène à une convergence physionomique et floristique (type D et G), qui pèse alors sur la persistance taxonomique.

Le rôle fonctionnel majeur que joue l'AMOS dans la persistance écologique des communautés herbacées a été souligné. La mesure rétrospective de l'intensité de perturbation qu'il pouvait représenter, a été intégrée par ces complexes agro-pastoraux, grâce à des réponses adaptatives complexes.

La bonne qualité des modèles obtenus par régression logistique multiple pour les types A, C et D va nous permettre de réaliser des simulations cartographiques des probabilités de présence de ces formations.

## II.3 DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA VEGETATION DANS LES COMPLEXES FORESTIERS DU BASSIN VERSANT DU PETIT BUECH

### II.3.1 Introduction

La végétation des complexes forestiers est sous le double déterminisme des conditions édapho-climatiques et des modes de gestion. Les principaux facteurs de structuration des communautés forestières sont à rechercher dans les niveaux de disponibilité en ressources trophiques et hydriques, dans le régime de perturbations lié aux modes d'exploitation. L'ancienneté de l'état boisé est maintenant largement reconnue comme un facteur déterminant le tapis herbacé des communautés forestières (Peterken & Game 1984, Wulf 1997), et la flore associée aux forêts anciennes étudiée en Europe tempérée, mais rarement dans à contexte montagnard sous influence méditerranéenne. Le rôle du pâturage, dans les écosystèmes forestiers, n'est que rarement étudié. C'est pourquoi, nous avons choisi de l'intégrer dans la stratégie d'échantillonnage.

Dans ce travail, l'objectif est d'abord d'étudier la structuration de la végétation forestière et ses principaux facteurs d'organisation dans un contexte de déprise agro-pastorale, puis de bâtir des modèles de prédiction concernant les deux principales formations forestières, en les étalonnant sur des variables environnementales spatialisées. Le chapitre IV.2 reprend les termes des équations produites pour les introduire sous SIG et permette une représentation spatiale des communautés modélisées.

### II.3.2 Matériels et méthodes

#### II.3.2.1 Plan d'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage reprend la partie basse de la matrice globale du plan d'expérience (Tab. XL). 36 placettes sont localisées dans des forêts récentes contre 42 pour les forêts anciennes. Cette matrice expérimentale est globalement équilibrée pour chacun des facteurs contrôlés.

Tableau XL. Matrice du plan d'échantillonnage selon les facteurs historico-écologiques dans les complexes forestiers (codification d'après Tab. XIV)

		DHCU		a		b		c	
		LITHO		a	b	a	b	a	b
DYNA	PATU								
c	a	3	1	4	4	2	4	18	
	b	2	3	3	4	3	3	18	
d	a	3	3	6	4	4	1	21	
	b	4	4	6	3	2	2	21	
Total		12	11	19	15	11	10	78	

#### II.3.2.2 Modélisation

La démarche d'analyse et de modélisation est identique à celle suivie pour le déterminisme des complexes agro-pastoraux. A l'issue de ces deux étapes (ordination et classification), le déterminisme des deux principales formations forestières du bassin versant du Petit Buëch, respectivement les hêtraies-sapinières à *Trochiscanthes* (*Geranio nodosi-Fagenion*) et les hêtraies à Céphalanthères (*Cephalanthero-Fagion*), est recherché par régression logistique multiple pas à pas (McCullagh & Nelder 1989, Hastie & Pregibon 1993).



### II.3.3 Résultats

#### II.3.3.1 Résultats généraux

La flore des complexes forestiers et des écotones du bassin versant du Petit Buëch est très riche. 330 espèces y ont été identifiées, appartenant à 59 familles, dont 4 sont représentées par plus de 20 espèces. Il s'agit des *Asteraceae* (41), *Fabaceae* (29), *Poaceae* (26) et des *Apiaceae* (22). Parmi les espèces à haute valeur patrimoniale, signalons la présence *Epipogium aphyllum*, *Asperula taurina*, pour les complexes forestiers et *Eryngium spinalba* pour les complexes d'écotones, toutes protégées à l'échelle nationale.

Le tapis herbacé des communautés forestières est dominé par le Prénanthe pourpre (*Prenanthes purpurea*), l'Aspérule odorante (*Galium odoratum*) et le Gaillard aristé (*Galium aristatum*). Ces trois espèces sont des espèces caractéristiques des forêts neutrophiles de l'étage montagnard. *Galium aristatum*, espèce des cortèges continentaux sous influence méditerranéenne, marque le caractère thermophile des communautés étudiées. 70 espèces sont présentes dans un seul relevé.

#### II.3.3.2 Etalonnage des gradients écologiques

L'AFC de référence a été réalisée sur une matrice en absence/présence de 185 espèces par 78 relevés, après élimination des espèces présentes dans moins de 5 relevés (Figure. 44). Les deux premiers axes factoriels expliquent 19% de l'inertie totale du nuage de points.

L'axe 1 (corrélation canonique = 0.73) oppose, du côté négatif, des espèces héliophiles mésophiles à thermophiles (*Helleborus foetidus*, *Trifolium rubens*, *Stachys recta*, *Phyteuma orbiculare*) et les espèces pionnières (*Amelanchier ovalis*, *Acer sp. plur.*, *Larix decidua*, *Pinus sp. plur.*), et du côté négatif des espèces sciaphiles et neutrophiles (*Galium odoratum*, *Cardamine heptaphylla*, *Polygonatum verticillatum*, *Galium aristatum*, *Calamintha grandiflora*) et des dryades (*Abies alba*, *Fagus sylvatica*). Du côté négatif de l'axe 1 correspondent les formations d'écotones associées aux forêts récentes, alors que du côté positif ce sont les hêtraies et hêtraies-sapinières des forêts anciennes.

Le tableau XLI et la figure 42 présentent les termes linéaires de la régression multiple pas à pas et leur niveau de signification pour l'axe 1.

Tableau XLI. Résultats de la régression multiple pas à pas entre coordonnées des relevés des complexes forestiers de l'axe 1 de l'AFC et les variables écologiques

Term	Coef. regression	SE	t-values	p-values
Intercept	4.779	1.362	3.50	0.000
cover arbo	0.015	0.001	8.96	0.000
rad3	-0.005	0.000	-7.32	0.000
prec6	-0.059	0.016	-3.63	0.000

L'axe 1 s'étalonne sur un gradient successional des lisières mésophiles et xéro-thermophiles, en passant par les boisements post-cultureux vers les hêtraies calcicoles et hêtraies-sapinières neutrophiles ( $r^2 = 0.73$ ). Ce gradient successional est une fonction linéaire du bilan radiatif et hydrique (Figure. 42). Les forêts anciennes se cantonnent dans les zones où le bilan radiatif est le plus faible (Figure. 44). Les valeurs indicatrices pondérées de Landolt pour la lumière et l'humidité sont significativement corrélées aux coordonnées factorielles de l'axe 1 (Figure. 43). Les coefficients moyens d'humidité sont une fonction croissante des coordonnées factorielles ( $F_{1,76} = 314.2$ ,  $P = 0$ ,  $r^2 = 0.80$ ), confirmant le rôle du bilan radiatif dans la structuration des communautés forestières. Les coefficients moyens d'héliophilie sont, en revanche, une fonction décroissante des coordonnées factorielles ( $F_{1,76} = 241.2$ ,  $P = 0$ ,  $r^2 = 0.76$ ), confirmant l'étalonnage de l'axe sur un gradient de fermeture de la canopée.

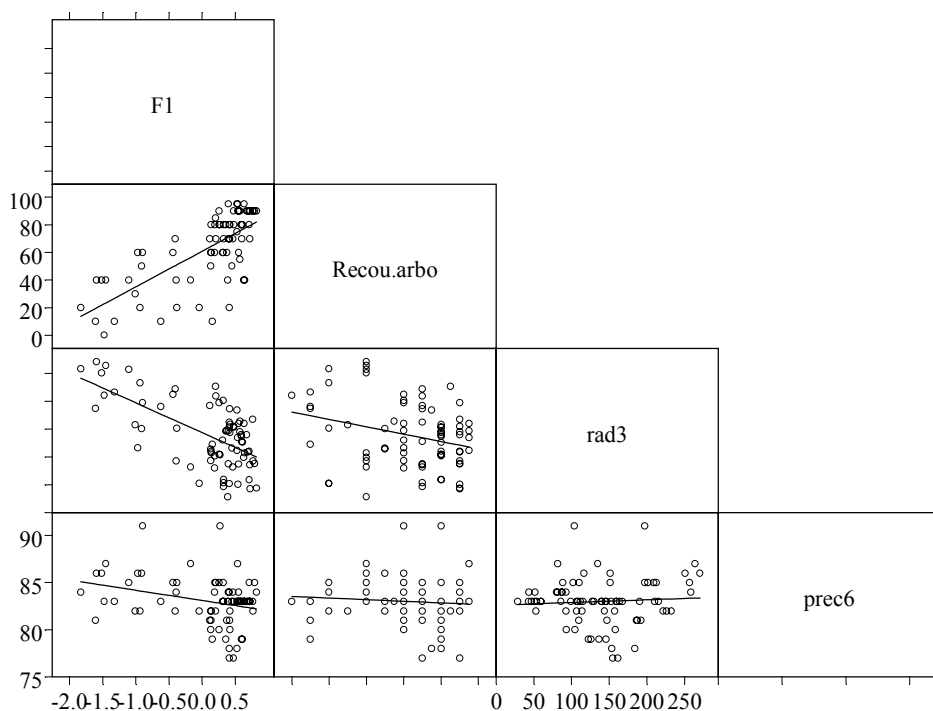


Figure 42 : Relation entre les coordonnées factorielles de l'axe 1 et le recouvrement de la strate arborescente (*Recou.arbo*), les radiations solaires globales du mois de mars (*rad3*) et les précipitations du mois de juin (*prec6*)

L'axe 2 (corrélation canonique = 0.48) oppose du côté négatif, les espèces alticoles (*Gentiana lutea*, *Cotoneaster integerrimus*, *Rumex arifolius*) et les espèces ligneuses pionnières (*Larix decidua*, *Pinus uncinata*), aux espèces de l'étage supraméditerranéen (*Melittis melissophyllum*, *Tanacetum corymbosum*) et les espèces ligneuses qui l'accompagnent (*Hippocrepis emerus*, *Acer opalus*). Le tableau XLII présente les termes linéaires de la régression multiple pas à pas et leur niveau de signification pour l'axe 2. Seule l'altitude est corrélée à l'axe 2, avec un  $r^2 = 0.41$ . Seule la valeur indicatrice moyenne de la température est en relation avec les coordonnées factorielles de l'axe 2 ( $F_{1,76} = 8.76$ ,  $P = 0.004$ ,  $r^2=0.10$ ). Cette relation confirme le positionnement des espèces subalpines du côté négatif de l'axe 2.

Tableau XLII. Résultats de la régression multiple pas à pas entre coordonnées des relevés des complexes forestiers de l'axe 2 de l'AFC et les variables écologiques

Term	Coef. regression	SE	t-values	p-values
Intercept	3.326	0.448	7.41	0.000
alt	-0.002	0.000	-7.36	0.000

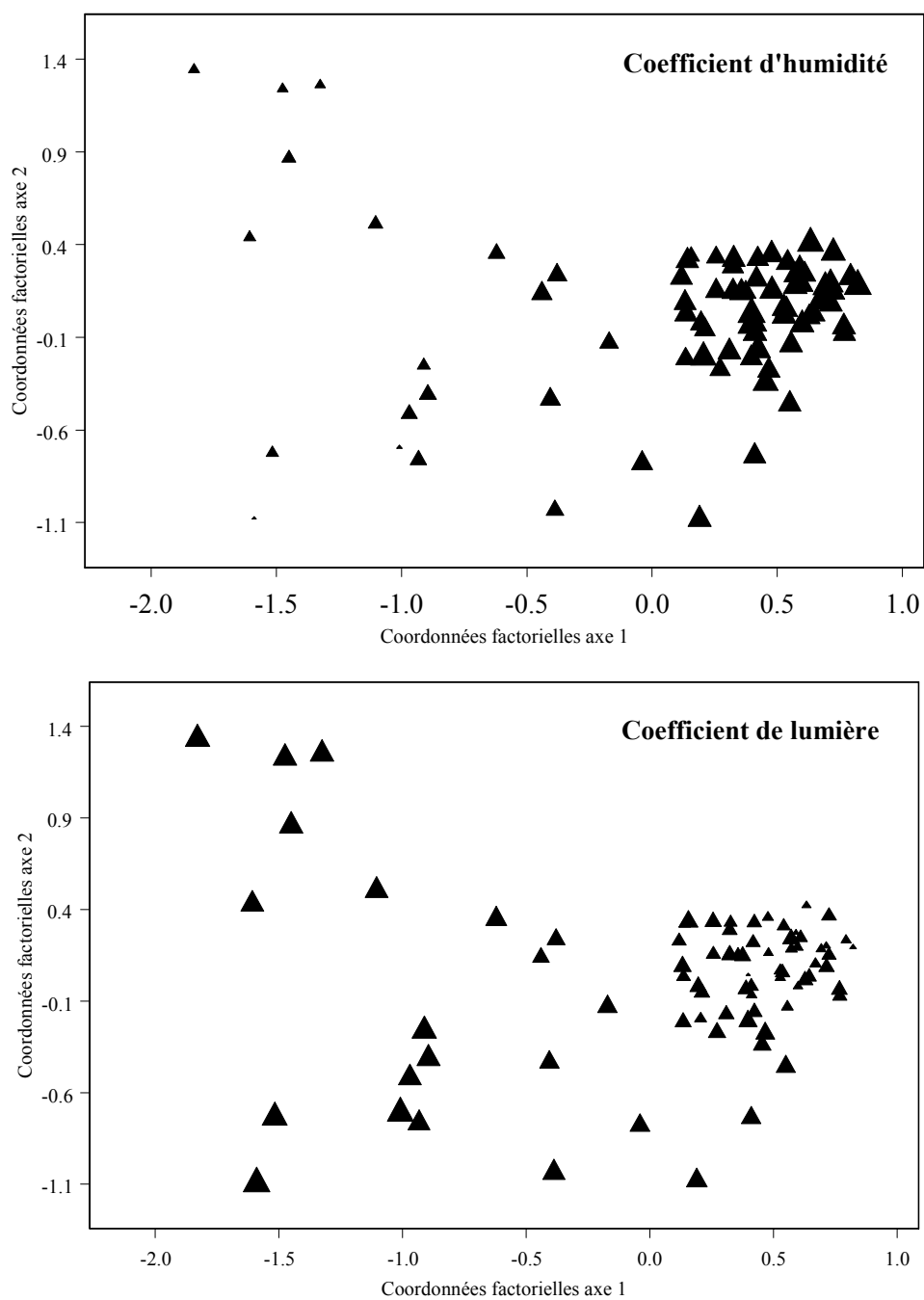


Figure 43 : Valeurs indicatrices pondérées de Landolt par relevé pour l'humidité (a) et la lumière (b) sur le plan factoriel 1-2 de l'AFC des complexes forestiers

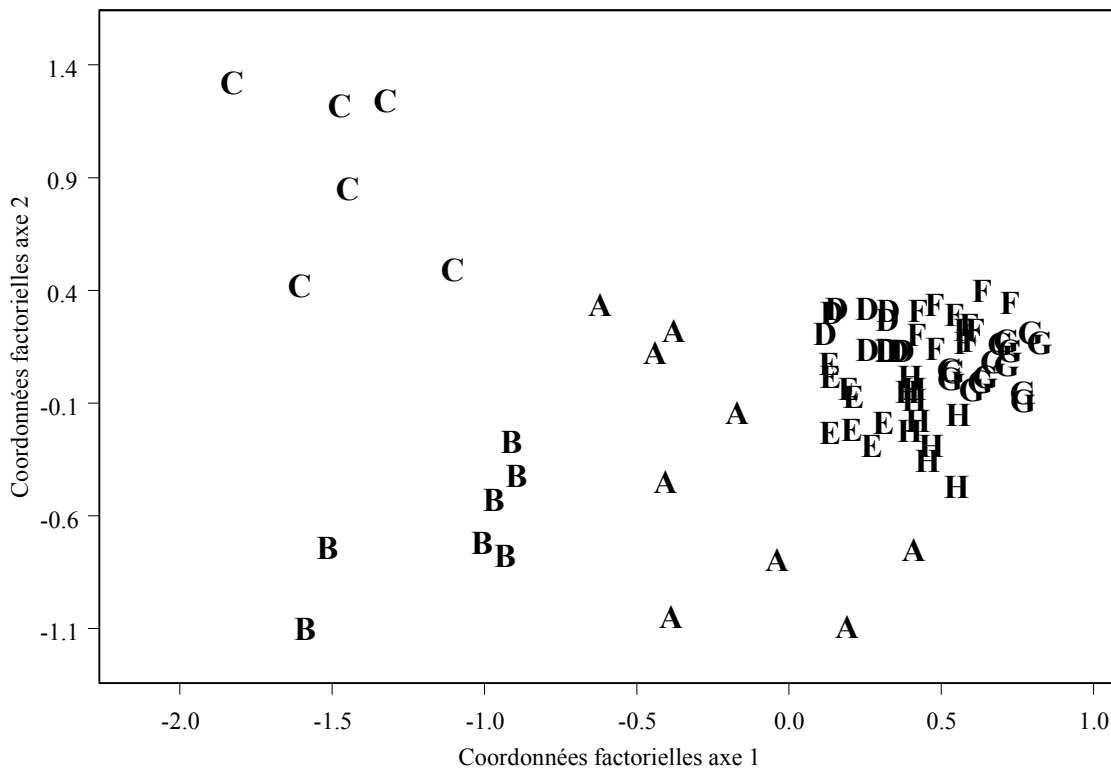
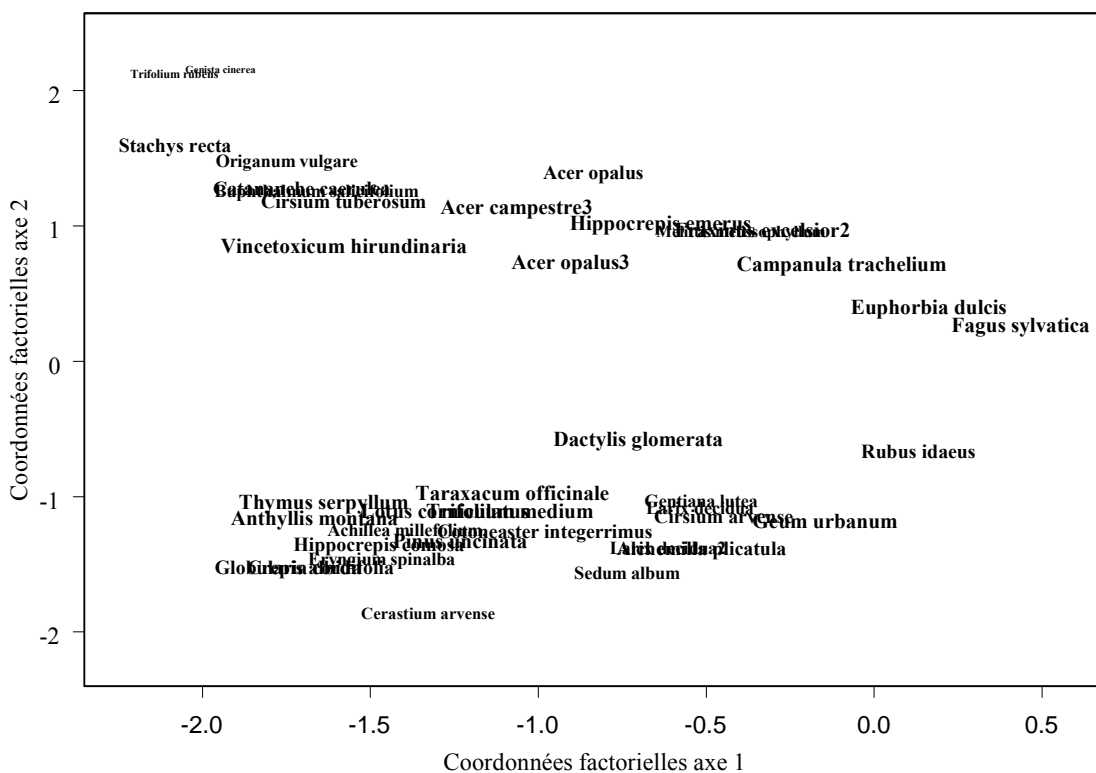


Figure 44 : Ordination des espèces des complexes forestiers dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC (a, en gras : espèces dont le  $\cos^2 > 0.3$ ) et ordination des relevés d'après CAH dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC (b)

### II.3.3.3 Les trajectoires dynamiques

Le plan factoriel 1-2 présente une convergence vers les formations du *Geranio nodosi-Fagenion*, climax climatique de la zone étudiée (Rameau 1992). Cette convergence s'accompagne d'une réduction de l'amplitude écologique des espèces, comme le montre la figure 45.

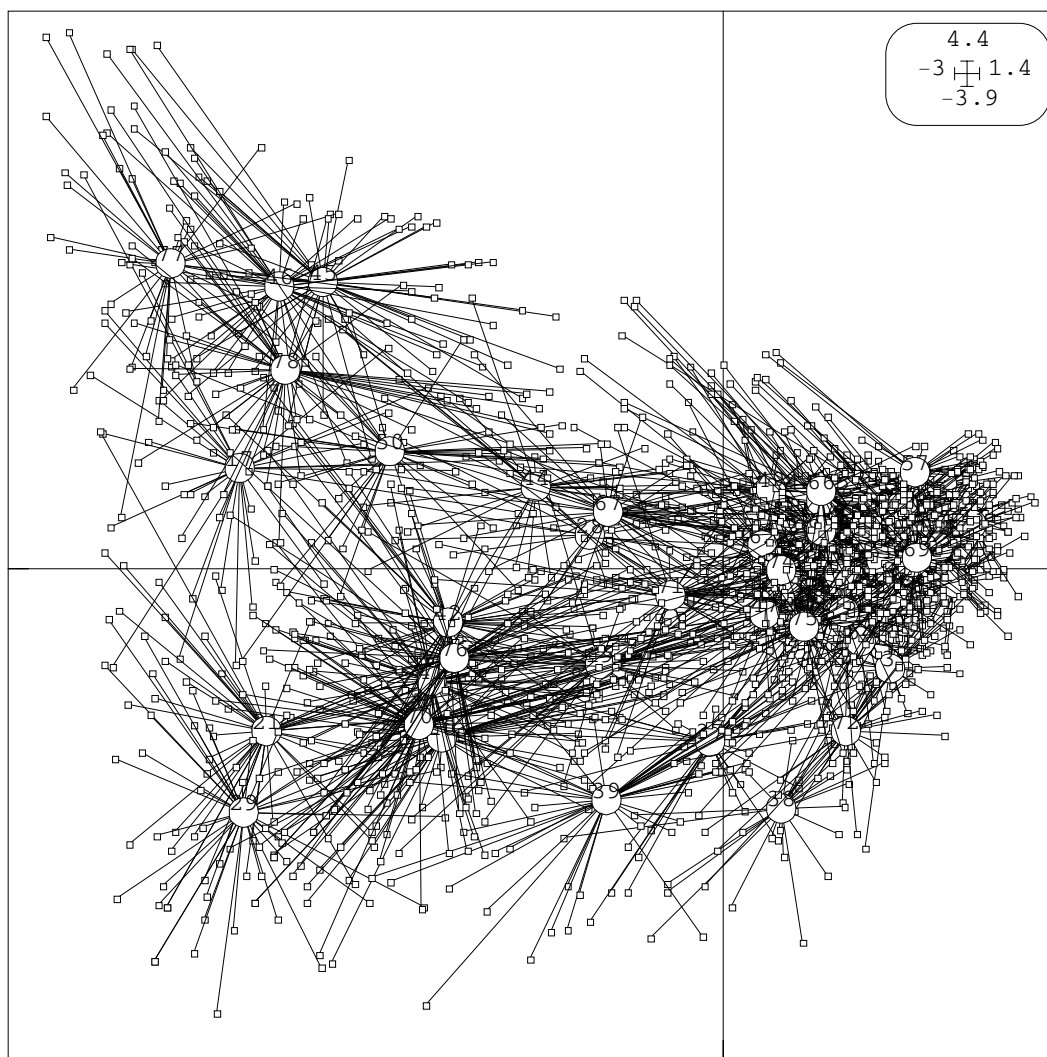


Figure 45 : Amplitude écologique des espèces des complexes forestiers dans le plan factoriel 1-2 après Reciprocal scaling

Ce processus de convergence a déjà été signalé, tant pour les successions secondaires (Christensen & Peet 1984) que pour les successions primaires (Lichter 1998). Ce processus semble être attribuable à la diminution de l'hétérogénéité spatiale et par voie de conséquence à celle du nombre de niches écologiques disponibles.

### II.3.3.4 Classification des communautés des complexes forestiers

La CAH a permis de classer les relevés, d'après les indices de niveaux d'agrégation, en 8 types de formations (Figure. 46), caractérisées à la fois par les facteurs écologiques et la dynamique successionnelle.

Un premier groupe est composé de forêts en voie de constitution, principalement à l'étage subalpin. La CAH permet de distinguer, d'une part des formations hygroclines (*Heracleum sphondylium*, *Ranunculus platanifolius*, *Chaerophyllum hirsutum*) et alticoles (*Leucanthemum ircutianum*, *Alchemilla plicatula*, *Gentiana lutea*) à base de mélèze (type A) et d'autre part, des formations xérophiles (*Coronilla minima*, *Linum suffruticosum subsp. appressum*, *Silene otites*, *Globularia cordifolia*) à base de Pin à crochet (type B). Leur rattachement phytosociologique est complexe puisqu'une part des cortèges floristiques peut être rattachée aux pelouses subalpines et aux mégaphorbiaies de l'*Adenostylion alliariae*.

Le type C est constitué par des formations xérophiles rattachées au *Geranion sanguinei* (*Laserpitium gallicum*, *Pimpinella saxifraga*, *Trifolium rubens*, *Thalictrum minus*, *Vincetoxicum hircundinaria*) et des formations associées au *Lavandulo-Genistion* (*Buphthalmum salicifolium*, *Catananche caerulea*, *Genista cinerea*). Ce type peut être rattaché aux chênaies pubescente à Buis (*Buxo sempervirentis-Quercenion pubescentis*). L'absence du Buis (*Buxus sempervirens* L.) dans ce type de formation est vraisemblablement due à un effet paléoclimatique lié à l'extension maximale du glacier durancien comme le confirme l'examen des formations quaternaires (Gidon & Monjuvent 1969).

Le type D est rattaché aux hêtraies à Céphalanthère (*Cephalanthero rubrae-Fagion*). Il est composé des formations xérophiles du *Geranion sanguinei* et d'un groupe d'espèces mésoxérophiles (*Daphne mezereum*, *Laserpitium latifolium*, *Lonicera nigra*, *Rubus saxatilis*). Depuis l'arrêt des exploitations, le niveau de maturation sylvigénétique a progressivement augmenté avec l'apparition du sapin en sous-étage.

Les types suivants se rattachent tous aux hêtraies-sapinières à Troschiscanthes (*Geranio nodosi-Fagion*). Ils sont caractérisés par des groupements neutrophiles constitués de *Calamintha grandiflora*, *Euonymus latifolius*, *Geranium nodosum*, *Troschiscanthes nodiflora*, *Veronica urticifolia*.

Le type H se distingue par la présence de quelques espèces des formations alticoles des types A et B (*Geum urbanum*, *Gentiana lutea*).

Le type E constitue la phase pionnière des hêtraies-sapinières. Il est constitué des formations du *Trifolio-Geranion* (*Primula veris*, *Hieracium lachenalii*) et de l'*Adenostylion alliariae* (*Knautia dipsacifolia*, *Rumex arifolius*, *Senecio ovatus subsp. ovatus*). La strate arborescente est composée du Cytise des Alpes (*Laburnum alpinum*), des érables (*Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*) et du frêne (*Fraxinus excelsior*). La maturation sylvigénétique de cette phase est assurée par la régénération du sapin et du hêtre sous le couvert. Les types G et F constituent la phase de maturité des hêtraies-sapinières. Les cortèges floristiques du type F sont constitués d'espèces plus hygroclines (*Dryopteris filix-mas*, *Actaea spicata*) et hygrosclaphiles (*Chaerophyllum hirsutum*) que celles du type G.

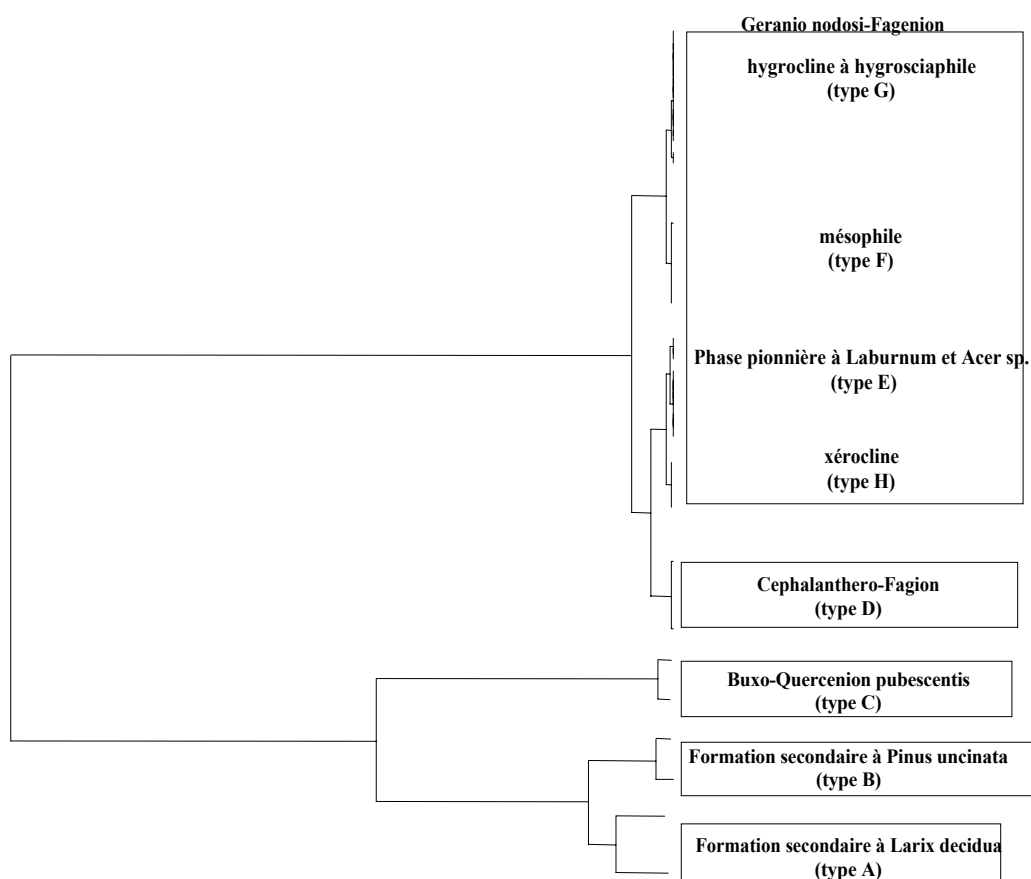


Figure 46 : Classification ascendante hiérarchique des complexes forestiers dans le bassin versant du Petit Buëch

### II.3.3.5 Déterminisme des forêts du *Geranio nodosi-Fagenion* et du *Cephalanthero-Fagion*

#### II.3.3.5.1 Forêts relevant du *Geranio nodosi-Fagenion*

Les résultats sont synthétisés dans le tableau XLIII. Les variables sélectionnées pour la prédiction des forêts du *Geranio nodosi - Fagenion* sont les termes linéaires des radiations solaires globales du mois de mars (rad3) et de la pente (slope), et les termes quadratiques de l'altitude (alt) et des précipitations moyennes mensuelles de juillet (prec7). Pour les termes linéaires, elles expliquent respectivement, 21.6% et 2.5% de la déviance nulle. pour les termes quadratiques, elles expliquent respectivement 16.4% et 5.3% de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.50$  (Figure. 48). Le  $D^2$  ajustée est égale à 0.49. Le kappa de Cohen est égal à 0.66. L'AUC, donnée par la courbe ROC est égale à 0.93 et correspond à un seuil de probabilité optimal de 0.27 (Figure. 47). La performance du modèle est donc très bonne.

Tableau XLIII. Coefficients de régression,  $t$ -values et  $p$ -values du test du  $\chi^2$  de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des forêts relevant du *Geranio nodosi-Fagenion*; d.f. = degré de liberté

Term	Regression coefficient	Standard error	$t$ -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	$P$ -value ( $\chi$ )
intercept	-38.053	11.82	-3.17	-	226	231.54	-
rad3	-0.0337	0.00	-6.01	44.12	225	187.42	0.000
alt	0.152	0.03	4.29	11.51	224	175.91	0.003
alt <sup>2</sup>	0.000	0.00	-4.36	32.01	223	143.89	0.000
slope	-0.0752	0.03	-2.45	9.44	222	134.45	0.016
prec7	10.85	4.51	2.40	4.97	221	129.48	0.045
prec7 <sup>2</sup>	-0.106	0.04	-2.44	7.45	220	122.02	0.003

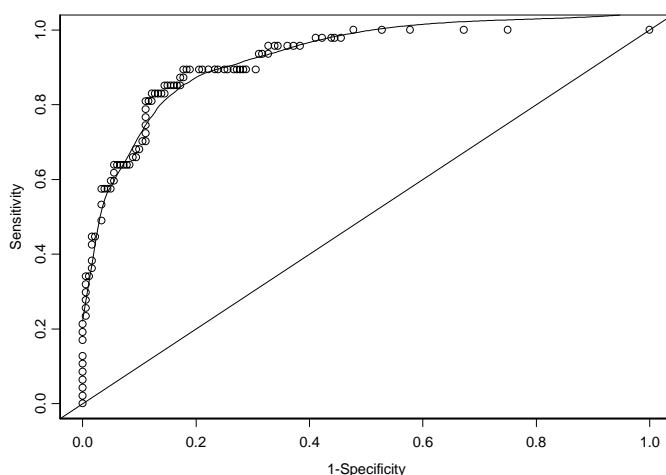


Figure 47 : Courbe ROC pour les forêts relevant du *Geranio nodosi-Fagenion* (Corine Biotope : 43.174)

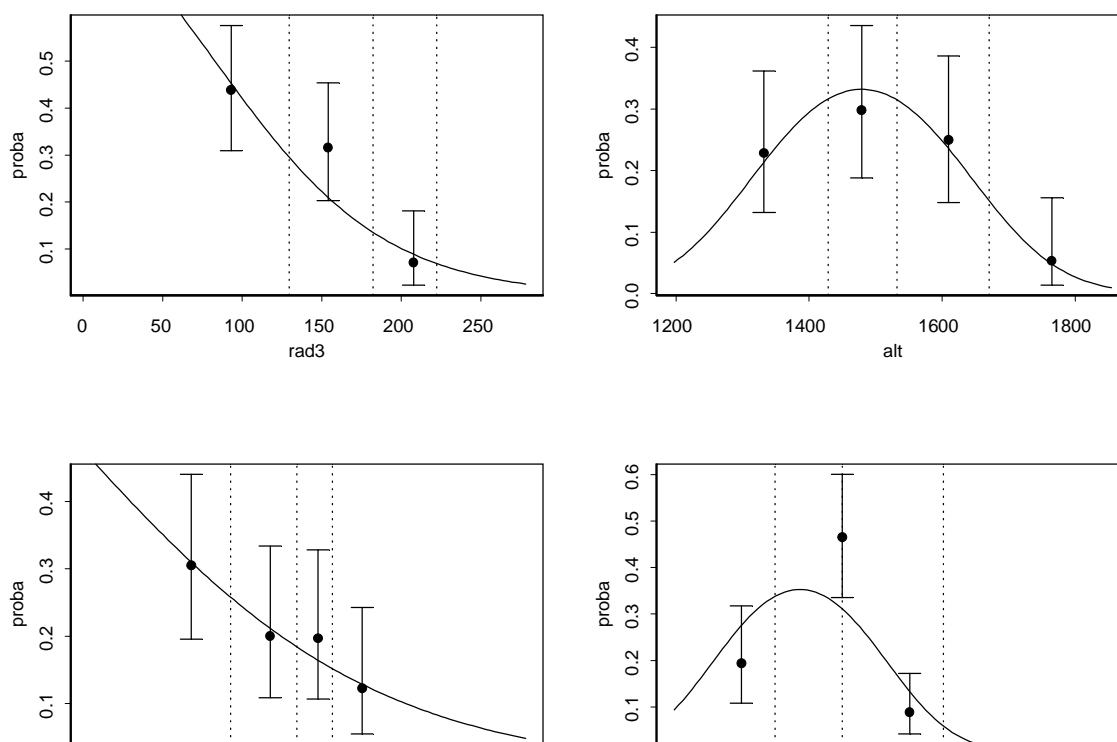


Figure 48 : Courbes de réponses des termes de l'équation pour les forêts relevant du *Geranio nodosi-Fagenion* (Corine Biotope : 43.174)



**II.3.3.5.2 Forêts relevant du *Cephalanthero-Fagion***

Les résultats sont synthétisés dans le tableau XLIV. Les variables sélectionnées pour la prédiction des forêts du *Cephalanthero-Fagion* sont les termes linéaires des radiations solaires globales du mois de mars (rad3) et de la perméabilité du substrat géologique (geol), qui expliquent respectivement, 28.7% et 12.9% de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.41$ . Le  $D^2$  ajustée est égale à 0.40. Le kappa de Cohen est égal à 0.61. L'AUC, donnée par la courbe ROC, est égale à 0.91 (Figure. 49) et correspond à un seuil de probabilité optimal de 0.19. La performance du modèle est, comme dans le cas des forêts du *Cephalanthero-Fagion*, très bonne.

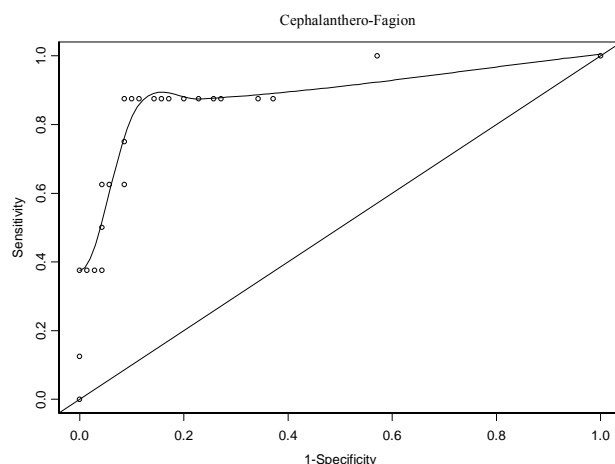


Figure 49 : Courbe ROC pour les forêts du *Cephalanthero-Fagion*

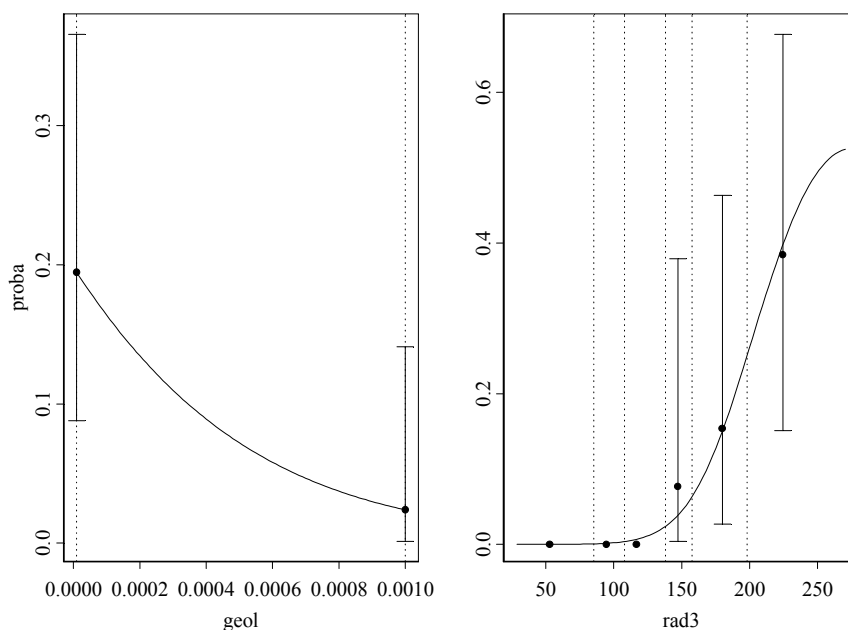


Figure 50 : Courbes réponses des termes de l'équation pour les forêts relevant du *Cephalanthero-Fagion* (Corine Biotope : 41.16)

Tableau XLIV. Coefficients de régression,  $t$ -values et  $p$ -values du test du  $\chi^2$  de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des forêts relevant du *Cephalanthero-Fagion* ; d.f. = degré de liberté

Term	Regression coefficient	Standard error	$t$ -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	$P$ -value ( $\chi$ )
intercept	-6.791	2.09	-3.24	-	77	51.58	-
geol	-2266.406	1228.47	-1.84	6.66	76	44.91	0.009
rad3	0.030	0.01	2.98	14.82	75	30.09	0.000

## II. DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA VEGETATION ET DE SA BIODIVERSITE

Comme dans le cas des forêts du *Geranio-Fagenion*, le bilan radiatif est le premier facteur explicatif du déterminisme des forêts du *Cephalanthero-Fagion*. Toute chose étant égale par ailleurs, toute augmentation des radiations solaires globales du mois de mars augmente la probabilité de présence des forêts du *Cephalanthero-Fagion* (Figure.50).

### II.3.4 Discussion

#### II.3.4.1 Gradients d'organisation des complexes forestiers

La convergence des communautés vers le climax climatique (Figure. 45) pourrait également s'interpréter au vue de l'ancien mode d'occupation du sol selon les différentes formations décrites (Tab. XLV et XLVI).

Tableau XLV. Répartition de l'AMOS selon les facteurs historico-écologiques dans les complexes forestiers (% du nombre de relevés)

		DHCU a		b		c	
		a	b	a	b	a	b
		LITHO					
DYNA	PATU						
c	a	Landes : 67 Rochers : 33	Pâturage : 100	Labours : 40 Pâturage : 40 Landes : 20	Landes: 100	Pâturage : 100	Landes : 75 Pâturage : 25
	b	Landes : 100	Pâturage : 67 Landes : 33	Landes : 75 Pâturage : 25	Landes : 22 Labours : 88	Pâturage : 100	Landes : 100
d	a	Futaie : 100	Futaie : 100	Futaie : 100	Taillis : 50 Futaie : 50	Taillis : 100	Taillis : 100
	b	Futaie : 100	Futaie : 100	Futaie : 100	Taillis : 50 Futaie : 50	Taillis : 67 Futaie : 33	Futaie : 100

Tableau XLVI. Répartition des principales formations végétales selon les facteurs historico-écologiques dans les complexes forestiers (% du nombre de relevés)

		DHCU a		b		c	
		a	b	a	b	a	b
		LITHO					
DYNA	PATU						
c	a	A : 33 B : 33 E : 33	<b>B : 100</b>	A : 20 E : 20 F : 20 G : 20 H : 20	<b>C : 75</b> B : 25	<b>F : 100</b>	B : 25 C : 25 D : 25 G : 25
	b	<b>D : 100</b>	A : 25 D : 25 E : 25 F : 25	B : 25 D : 25 E : 25 F : 25	<b>C : 67</b> A : 33	<b>B : 50</b> <b>F : 50</b>	A : 33 B : 33 E : 33
d	a	<b>A : 67</b> G : 33	A : 33 F : 33 G : 33	E : 40 G : 40 D : 20	<b>G : 50</b> E : 25 F : 25	<b>D : 40</b> A : 20 E : 20 H : 20	<b>D : 100</b>
	b	<b>G : 50</b> F : 25 H : 25	<b>G : 75</b> H : 25	<b>H : 80</b> D : 20	<b>H : 50</b> F : 25 G : 25	D : 33 F : 33 G : 33	<b>H : 100</b>

Les formations secondaires à Mélèze (type A) sont présentes sur l'ensemble du gradient de déficit hydrique cumulé, avec un net *preferendum* pour les déficits hydriques faibles. Ces formations sont majoritaires dans les zones pâturées, et sont issues d'anciens pâturages ou d'anciennes landes.

Les formations secondaires à Pin à crochets (type B) dominent dans les zones non pâturées à fort déficit hydrique cumulé sur substrat perméable. Elles dérivent essentiellement d'anciens pâturages ou de landes.

Les formations du *Quercion pubescentis* (type C) dérivent exclusivement d'anciennes landes. Elles sont majoritaires dans les zones pâturées à déficit hydrique modéré, toujours sur les substrats imperméables.

Les formations du *Geranio-Fagenion* des types F, G et H de forêts récentes dérivent toutes d'anciens pâturages ou d'anciennes zones de labour. Ceci tend à montrer que la reconstitution du cortège floristique de ces formations climaciques a pu s'opérer en l'espace de 200 ans. Cependant la composition floristique de ces forêts ayant eu un passé agro-pastoral doit vraisemblablement différer de celle des forêts anciennes.

#### II.3.4.2 Composition floristique et l'ancienneté de l'état boisé

La composition floristique des forêts anciennes diffère, en effet, de celle des forêts récentes (Tab. XLVI).

Au total, 20 espèces sont strictement inféodées aux forêts anciennes. Le rôle du pâturage dans l'homogénéisation de la flore de ces forêts est mis en évidence, puisque seulement deux espèces sont significativement liées aux forêts anciennes pâturées. L'autécologie des espèces liées à ces forêts anciennes est conforme au gradient de déficit hydrique cumulé. Les espèces hygrosциaphiles (*Actaea spicata*, *Asperula taurina* ...) sont liées à des zones de faibles déficit hydriques. Les espèces mésophiles (*Galium odoratum*, *Prenanthes purpurea*...) sont significativement présentes dans les zones de déficit hydrique modéré, et enfin *Hepatica nobilis*, espèce thermophile, est lié aux zones de fort déficit hydrique.

Tableau XLVII. Liste des espèces inféodées aux forêts anciennes du bassin versant du Petit Buëch (fréquence > 3% ; Test  $\chi^2$ ,  $P < 0.05$ )

	DHCU	faible	modéré	fort
PATU Pâturé		<i>Pulsatilla alpina</i>	<i>Melica uniflora</i>	-
Non pâturé		<i>Aconitum lycoctonum</i> <i>subsp. vulparia</i> <i>Actaea spicata</i> <i>Asperula taurina</i> <i>Dryopteris filix-mas</i> <i>Euphorbia amygdaloides</i> <i>Lonicera alpigena</i> <i>Polygonatum verticillatum</i>	<i>Evonymus latifolius</i> <i>Galium aristatum</i> <i>Galium odoratum</i> <i>Hieracium murorum</i> <i>Lathyrus vernus</i> <i>Lilium martagon</i> <i>Prenanthes purpurea</i> <i>Sanicula europaea</i> <i>Trochiscanthes nodiflora</i> <i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Hepatica nobilis</i>

#### II.3.4.3 Déterminisme des communautés des complexes forestiers

Le bilan radiatif est le premier facteur déterminant la présence des forêts du *Geranio nodosi-Fagenion*. Toute chose étant égale par ailleurs, plus rad3 est élevé, plus la probabilité de présence est faible (Figure. 48). Les radiations du mois de mars sont une fonction parabolique de l'exposition. Nous corroborons ainsi les résultats acquis sur la position aux expositions nord, nord-est des forêts du *Geranio-Fagenion* (Ozenda 1985, Oberlinkels *et al.* 1990, Pigeon 1990, Rameau 1992, Petetin 1994). L'altitude est indirectement reliée au bilan radiatif par l'intermédiaire de la température. La courbe de réponse indique un optimum pour ce facteur vers 1550 m (Figure.

44), avec une amplitude variant de 1200 à 1800 m. Ces résultats sont en accord avec les études régionales menées dans les Alpes du Nord (Petetin 1994) et les Alpes intermédiaires (Pigeon 1990). Le bilan hydrique intervient également dans le déterminisme des forêts du *Geranio-Fagenion*, par l'intermédiaire des précipitations mensuelles moyennes du mois de juillet. Avec l'ETP, les précipitations mensuelles sont les termes principaux du calcul du bilan hydrique climatique. Toute augmentation des précipitations concoure à une réduction du bilan hydrique climatique. La courbe de réponse est de forme gaussienne, et indique un optimum vers 51 mm de précipitations au mois de juillet. Alors que la réponse attendue par ce facteur aurait du être linéaire. Compte tenu du domaine expérimental restreint, ce facteur explicatif de la présence des forêts du *Geranio-Fagenion* doit être considéré avec circonspection. En effet, les précipitations du mois de juillet prennent seulement 3 valeurs, respectivement, 49, 52 et 54 mm, sur l'ensemble du bassin versant (Annexe. D2). La régression logistique multiple permet de discuter des compensations de facteurs (Daget & Godron 1982). Ainsi, une augmentation de 10° pour la pente doit correspondre à une augmentation de 23 m en altitude pour assurer la même probabilité de présence. Le passage de 0 à 100 Kwh.m<sup>2</sup> de radiation correspond à une augmentation de 898 m d'altitude.

Ces radiations sont particulièrement importantes en zone montagnarde, car elles déterminent la vitesse de la fonte des neiges (Choisnel 1986, Zimmermann & Kienast 1999). Fonction parabolique de l'exposition, leur niveau est maximale aux expositions sud, sud-est. Ces radiations conditionnent vraisemblablement l'installation des groupements thermophiles et xérophiles observés. De même, toute diminution de la perméabilité du substrat (augmentation de la proportion de marnes) conduit à une augmentation de leur probabilité de présence (Figure. 46). Ces résultats corroborent les caractères généraux des forêts relevant du *Cephalanthero-Fagenion* (Rameau & Chevallier 2001b).

## II.4 DETERMINISME DE LA RICHESSE FLORISTIQUE DANS L'ECOCOMPLEXE DU BASSIN VERSANT DU PETIT BUECH

### II.4.1 Introduction

Le déterminisme de la richesse floristique est un thème central en écologie des communautés (Grubb 1977, Grime 1979, Tilman 1988, Auerbach & Shmida 1997). Son évolution au cours des successions écologiques a été étudiée dans tous les contextes biogéographiques (Bazzaz 1975, Lepart & Escarre 1983, Vabre & Perez-Chacon 1985, Falinski 1988, Wilson & Keddy 1988, Delcros 1992, Taton 1992, Taton & Roche 1994, Dutoit 1995, Debussche *et al.* 1996, Lichter 1998, Sciama 1999, Saïd 2000), et à toutes les échelles spatiales.

Ces successions s'accompagnent généralement d'une érosion de la biodiversité végétale, au moins dans les premiers stades (Dutoit 1995, Debussche *et al.* 1996). Cette tendance ne semble pas être généralisable puisque certains auteurs observent au contraire une augmentation de la biodiversité végétale (Nicholson & Monk 1974, Bazzaz 1975, Novakova 1997, Ursic *et al.* 1997). Les comparaisons des trajectoires de la diversité floristique au cours d'une succession écologique restent hasardeuses, tant les échelles spatio-temporelles diffèrent (Sciama 1999). Les premiers stades successionnels sont généralement ceux qui ont le plus d'intérêt d'un point de vue conservation du patrimoine naturel, compte tenu de l'intrication des processus écologiques et anthropiques qui participent à leur déterminisme et à leur dynamique (Balent 1987, McNaughton 1993, Sala *et al.* 1996, Alard *et al.* 1998, Barbaro 1999, Watkinson & Ormerod 2001, Willems 2001). En Europe, ces communautés herbacées sont le plus souvent classées au titre d'habitats d'intérêts communautaires ou prioritaires (Romao 1997). Il est donc important d'en étudier leur structure et leur fonctionnement suite à la déprise agro-pastorale. De même, les stades climaciques forestiers sont aussi des éléments intéressants du patrimoine naturel. C'est pourquoi, nous avons souhaité intégrer l'ensemble des stades dynamiques dans notre analyse.

Les nombreux travaux réalisés sur l'évolution de la richesse floristique au cours d'une succession écologique ont pris en compte soit le niveau de perturbation (Taton & Roche 1994, Lavorel & Chesson 1995, Debussche *et al.* 1996, Elliott *et al.* 1997, Chytry *et al.* 2001, Kitazawa & Ohsawa 2002), soit le niveau de stress (Huston & De Angelis 1994), soit l'antécédent cultural (Taton 1992, Dutoit 1995, Motzkin *et al.* 1999, Prevosto 1999, Sciama 1999), ou une combinaison des trois (Taton 1992, Tilman 1993, Dutoit 1995, Barbaro 1999, Wilson & Tilman 2002), mais ne les ont pas envisagés de façon conjointe. Nous allons tenter d'élucider le patron d'organisation de la richesse floristique, dans l'écocomplexe du bassin versant du Petit Buëch, en faisant varier ces trois facteurs. Leurs réponses étant fonction des échelles auxquelles sont appréhendés ces processus, nous avons choisi de les étudier aux deux échelles spatiales communément nommées,  $\alpha$  (échelle locale) et  $\gamma$  (échelle de l'écocomplexe). Les mécanismes en jeu étant différents selon les échelles considérées (Pickett *et al.* 1987), nous discuterons nos résultats, à l'échelle  $\alpha$ , dans le cadre théorique de la compétition pour une ressource limitante de Tilman (1985) et du modèle de « compétition et facilitation » de Callaway & Walker (1997). A l'échelle  $\gamma$ , nos résultats seront discutés selon la théorie espèce-énergie (*species-energy theory*) de Wright (1983) et du « pool spécifique » d'Eriksson (1993).

### II.4.2 Matériels et Méthodes

#### II.4.2.1 Plan d'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage reprend la totalité de la matrice du plan d'expérience selon les facteurs historico-écologiques définie par le tableau XVII. Il comprend cinq facteurs dont deux descripteurs écologiques (LITHO et DLF), deux facteurs écologiques (DHCU, PATU) et un facteur historique (DYNA).

Afin de donner plus de puissance aux analyses, nous avons constitué des blocs qui rassemblent plusieurs combinaisons de facteurs pour l'évaluation de la richesse  $\beta$  et  $\gamma$  (Tab. XLVIII).

Tableau XLVIII. Nombre de répétitions par combinaisons de facteurs pour l'évaluation de la richesse floristique  $\beta$  et  $\gamma$ 

		DHCU		
DYNA	PATU	a	b	c
a	a	10	22	14
	b	5	13	18
b	a	12	20	15
	b	-	9	11
c	a	4	8	6
	b	5	7	6
d	a	6	10	5
	b	8	9	4

#### II.4.2.2 Analyse des données

S'appuyant sur la recherche d'une quantification « neutre » de la biodiversité (Le Tacon *et al.* 2000), nous avons choisi d'étudier uniquement la richesse floristique (RS), que nous décomposerons en richesse floristique totale (RSt) et en richesse floristique herbacée (RSh). Cette distinction s'opère selon les types biologiques de Raunkier (Pignatti 1982). RSh comprend les taxons thérophytes, hémicryptophytes, géophytes.

La surface échantillonnée dépend du complexe de végétation étudiée : 100 m<sup>2</sup> pour les pelouses et fruticées, 400 m<sup>2</sup> pour les complexes forestiers. Nous avons fait varier la taille du relevé car les aires minimales dépendent des phytocénoses étudiées et par conséquent « *Il faut donc prendre des échantillons de taille croissante quand on désire étudier les variations de la richesse spécifique au cours d'une succession* » (Daget & Godron 1982). La richesse  $\alpha$  correspond au nombre de taxons présents dans un relevé de végétation.

La richesse à l'échelle  $\beta$  est basée sur des matrices de distance entre relevés. La similarité entre relevés a été mesurée par l'indice de similarité de Sørensen, de la forme :

$$S = \frac{2a}{2a + b + c}$$

Avec  $a$  = nombre d'espèces en commun entre deux relevés,  $b$  = nombre d'espèces présentes uniquement dans le premier relevé,  $c$  = nombre d'espèces présentes uniquement dans le deuxième relevé

Cet indice a été retenu car il traite des données en absence/présence, et donne le même poids à tous les taxons. Cet indice varie de 0 à 1, et la distance associée est définie par :

$$D = 1 - S$$

Cette matrice de distance sera utilisée pour quantifier la richesse à l'échelle  $\beta$ . Pour une matrice de distances euclidiennes, il existe un nuage de points dans un espace euclidien dont les distances deux à deux sont celles de la matrice. L'analyse en coordonnées principales (*Principal Coordinates Analysis*) calcule ce nuage de points et en donne une projection en dimensions réduites.

La richesse floristique à l'échelle de l'écomplexe (richesse  $\gamma$ ) correspond au pool taxonomique total.

Enfin, nous avons pris en compte les attributs vitaux des espèces plutôt qu'un niveau taxonomique donné. L'évolution des stratégies biologiques des espèces est étudiée selon les facteurs historico-écologiques. Ces stratégies biologiques comprennent le type biologique (Pignatti 1982), la stratégie adaptative *sensu* Grime (Grime *et al.* 1988, Gachet *et al.* 2002), et le mode de dissémination (Molinier & Muller 1936, Grime *et al.*

1988, Rameau *et al.* 1993). 6% du nombre total d'espèces n'était pas renseigné pour au moins une des stratégies, et par conséquent, n'ont pas été pris en compte.

L'effet des facteurs historico-écologiques a été testé par ANOVA à un ou deux facteurs, selon les cas. Lorsque qu'un effet était significatif, des comparaisons multiples de moyennes ont été calculées au moyen du test de Fisher (MathSoft 1999).

### II.4.3 Résultats

#### II.4.3.1 Richesse floristique $\alpha$

##### II.4.3.1.1 Réponses univariées

La richesse floristique totale moyenne des complexes agro-pastoraux est de  $40.3 \pm 0.8$  espèces, tandis que celle des complexes forestiers atteint  $32.8 \pm 1.6$  espèces. La richesse floristique totale maximale est atteinte dans les fruticées pâturées avec 77 espèces et dans les forêts récentes non pâturées avec également 77 espèces.

Seul le facteur DYNA a un effet significatif sur RS et RSh. RS augmente légèrement entre le stade pelouse ( $40.0 \pm 1.3$  espèces) et le stade fruticée ( $40.6 \pm 1.4$ ), puis elle chute de  $37.2 \pm 1.9$  dans les forêts récentes à  $29.0 \pm 1.8$  dans les forêts anciennes. Seule la RS des forêts anciennes diffère significativement entre les autres stades (Fischer LSD,  $P < 0.05$ ). La richesse spécifique herbacée par relevé décline significativement au cours de la succession ( $F_{3,223} = 31.98$  ;  $P = 0.000$ ). Elle passe en moyenne de  $38.0 \pm 1.1$  espèces dans les pelouses, à  $35.7 \pm 1.2$  dans les fruticées, puis à  $27.4 \pm 1.7$  dans les forêts récentes et enfin à  $19.9 \pm 1.6$  dans les forêts anciennes (Figure. 51). Les comparaisons multiples de moyennes sont significatives entre tous les stades, à l'exception de la différence entre le stade pelouse et fruticée.

Pour RS, le déficit hydrique cumulé a également un effet significatif ( $F_{2,224} = 3.34$  ;  $P = 0.03$ ). RS est une fonction décroissante du déficit hydrique cumulé puisqu'elle passe de  $40.5 \pm 1.7$  espèces pour un faible déficit hydrique, à  $38.5 \pm 1.2$  pour un déficit modéré, pour atteindre  $35 \pm 1.4$  espèces pour un fort déficit hydrique.

##### II.4.3.1.2 Réponses croisées entre stress hydrique et perturbation

Dans les complexes agro-pastoraux, plus le stress hydrique et la charge pastorale sont importants, moins les communautés se diversifient (Figure. 51). En présence de pâturage, les pelouses et fruticées semblent tendre vers un équilibre moyen de 36 espèces, avec respectivement  $36.1 \pm 1.3$  espèces pour les premiers et de  $35.9 \pm 1.4$  espèces pour les seconds.

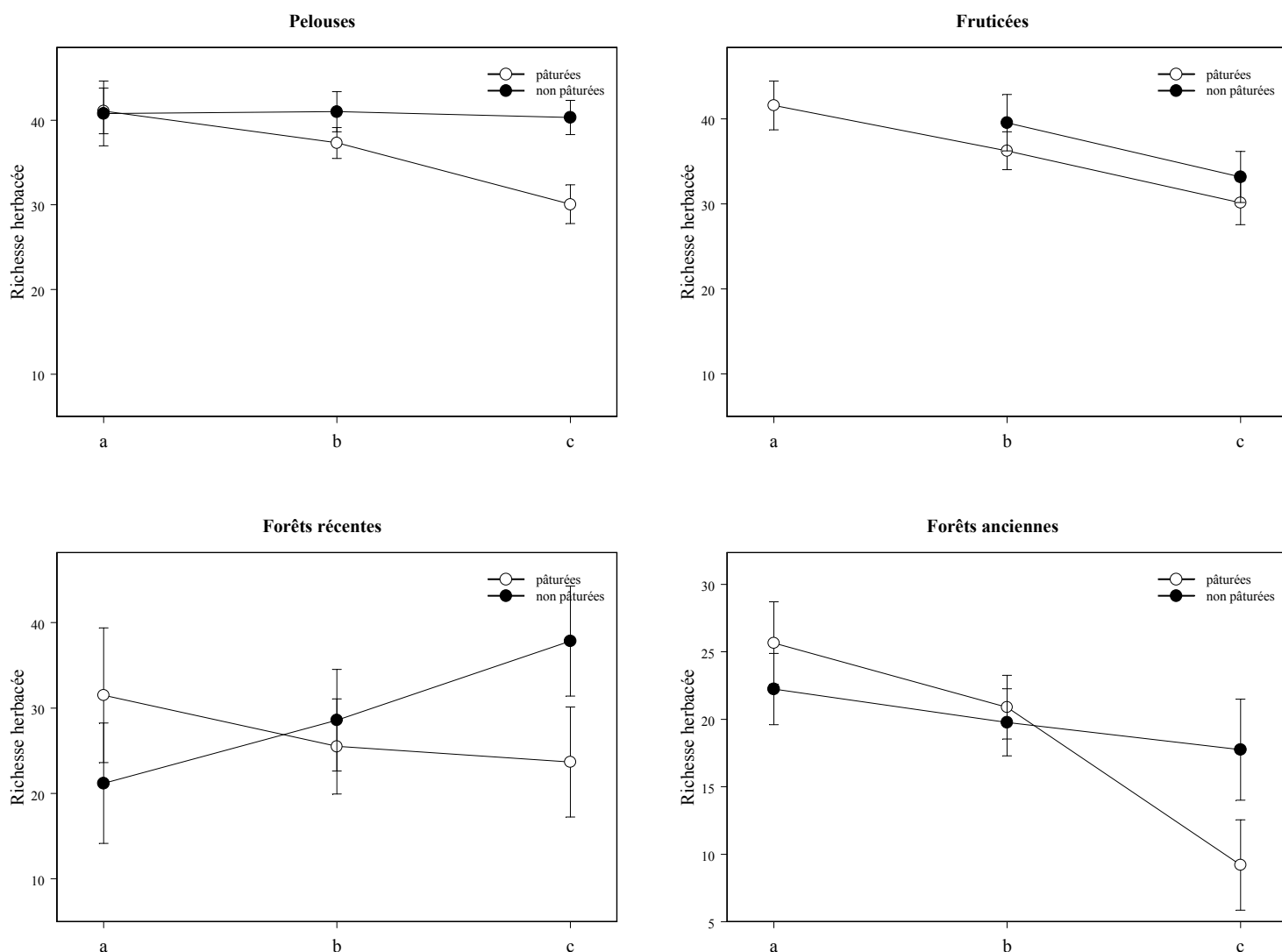


Figure 51 : Evolution de la richesse herbacée par stade dynamique (DYNA) selon le déficit hydrique cumulé (DHCU) et la pression pastorale (PATU)

Dans les complexes forestiers, le patron de diversification des communautés suit un autre schéma. Les forêts récentes non pâturées voient leur richesse moyenne augmenter de  $21.2 \pm 7$  à  $34.8 \pm 6$  espèces en moyenne, à mesure que le niveau de stress hydrique croît. Ce gain taxonomique s'explique par la présence de micro-éboulis qui favorisent l'adjonction de taxons xérophiiles et rupicoles (*Athamanta cretensis*, *Sedum acre*, *Sedum album*, *Laserpitium gallicum*). Tandis que dans les forêts récentes pâturées, l'augmentation du stress hydrique provoque une érosion de la richesse. Dans les forêts anciennes, l'érosion floristique est une fonction linéaire croissante du niveau de stress hydrique (Figure. 51). La richesse du tapis herbacé des forêts anciennes est particulièrement affectée par le pâturage à mesure que le déficit hydrique cumulé croît. La richesse spécifique moyenne chute brutalement de  $20.9 \pm 2.3$  à  $9.2 \pm 3.3$  espèces pour les sites les plus xériques.



**II.4.3.2 Richesse floristique  $\beta$**

Son évaluation repose sur la proximité, entre relevés calculée d'après l'indice de Sorensen.

Tableau XLIX. Recodage de la matrice selon le déficit hydrique cumulé (DHCU), le stade dynamique (DYNA) et le pâturage (PATU)

		DHCU		
DYNA	PATU	a	b	c
a	a	1	2	3
	b	4	5	6
b	a	7	8	9
	b	-	10	11
c	a	12	13	14
	b	15	16	17
d	a	18	19	20
	b	21	22	23

Les trois premiers axes de la PCO expliquent 24.9% de la variance.

L'axe 1 (corrélation canonique = 0.79) oppose les complexes forestiers du côté négatif aux complexes agropastoraux du côté positif (Figure. 52a). Ces deux complexes ont donc globalement peu d'espèces en commun. Les relevés des forêts anciennes non pâturées (21,22,23), quel que soit le niveau de stress hydrique, présentent une richesse  $\beta$  très faible ; ainsi que les relevés du stade fruticées qu'ils soient pâturés ou non (7,8,9,10,11) (Figure. 52a). L'axe 1 s'interprète comme le gradient dynamique. Sur cet axe, les relevés des forêts récentes ont une richesse  $\beta$  importante. Ce sont les relevés des forêts récentes non pâturées qui sont les plus proches de ceux des forêts anciennes pâturées.

L'axe 2 (corrélation canonique = 0.48) oppose du côté positif l'ensemble des relevés de pelouses et des forêts récentes et anciennes pâturées avec un DHCU faible (12, 18). L'axe 2 peut être interprété comme un axe lié à l'intensité du pâturage (Figure. 52a). C'est donc ce facteur qui structure, après le gradient dynamique, la richesse  $\beta$ . Cependant, pour les fruticées, ni le stress hydrique, ni la perturbation ne semble expliquer la diversité  $\beta$ .

Ce plan 1-3 isole toujours les relevés des forêts anciennes non pâturées, mais il les ordonne par niveau de stress hydrique (21, 22, 23). L'axe 3 (corrélation canonique = 0.37) peut être interprété comme celui lié au stress hydrique (Figure. 52b). Il fait apparaître une coupure nette entre les relevés de faible et moyen déficit hydrique, et ceux à déficit hydrique élevé. Les relevés des groupes 3, 6 et 11 sont regroupés au pôle négatif. Les groupes 12, 16 et 13 ont une richesse  $\beta$  élevé. Ils se situent au stade intermédiaire de la succession dans des situations de stress hydrique plutôt favorables. Ce facteur contribue peu à la richesse  $\beta$  des complexes forestiers, mais il apparaît comme déterminant dans celle des complexes agro-pastoraux.

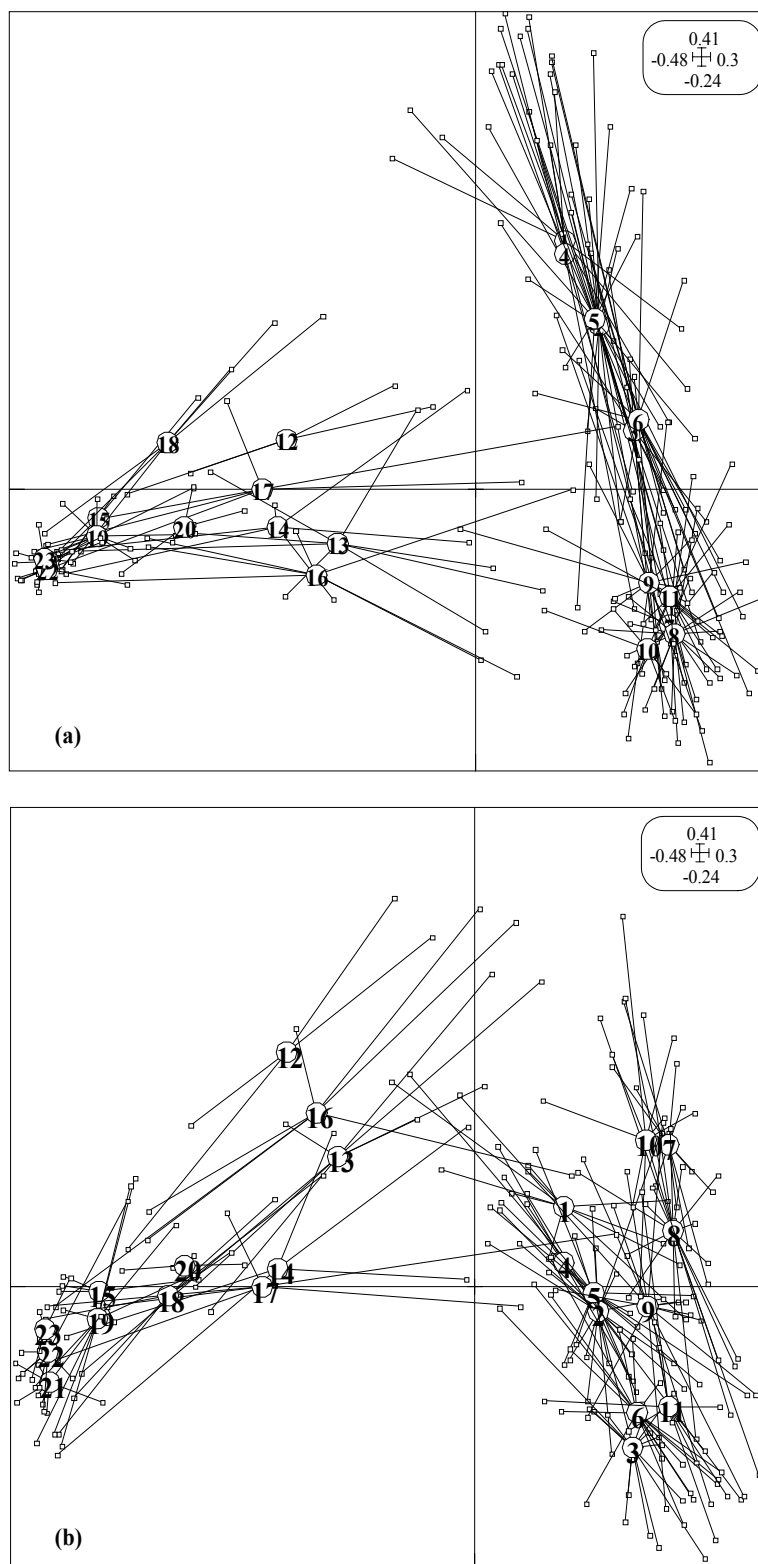


Figure 52 : Ordination des relevés dans le plan factoriel 1-2 (a) et 1-3 (b) d'après une PCO (matrice de distance de Sorensen)

### II.4.3.3 Richesse floristique $\gamma$

Globalement, les pools taxonomiques totaux (RS) et herbacés (RSh) décroissent au cours de la succession (Tab. La). Ils s'élèvent, respectivement à RS = 368 et RSh = 339 dans les pelouses, passent à RS = 288 et RSh = 250 dans les fruticées. Ils augmentent légèrement dans les forêts récentes avec RS = 294 et RSh = 249 espèces, pour ensuite tomber à RS = 188 et RSh = 156 espèces dans les forêts anciennes.

Tableau L. Variation du pool taxonomique total (a) et herbacé (b) au cours de la succession (DYNA) selon le niveau de stress hydrique (DHCU) et de perturbation (PATU)

		DHCU					
		(a) RS			(b) RSh		
DYNA	PATU	a	b	c	a	b	c
a	a	183	258	153	169	240	145
	b	127	213	215	119	192	198
b	a	156	190	154	138	171	133
	b		156	124		135	111
c	a	105	141	137	80	115	107
	b	78	155	170	62	124	143
d	a	110	107	45	93	87	30
	b	84	86	53	63	66	35

A l'exception des forêts récentes et des pelouses, le pool taxonomique totale (RS) ou herbacé (RSh) diminue lorsque le niveau de perturbation chute, c'est à dire en l'absence de pâturage (Tab. La et b).

Les pools taxonomiques totaux et herbacés varient selon le niveau de stress (Tab. La et b). Ils présentent une même forme de réponse à ce facteur, des pelouses aux forêts récentes pâturées, quel que soit le niveau de perturbation. En revanche, le pool taxonomique des forêts anciennes est une fonction décroissante du niveau de stress hydrique, et ce, d'autant plus que le niveau de perturbation augmente. Ce patron d'organisation est le même que celui observé au niveau local (richesse  $\alpha$ ).

### II.4.3.4 Réponses de la richesse des groupes fonctionnels selon les facteurs historico-écologiques

#### II.4.3.4.1 Type biologique

La richesse de tous les types biologiques varie significativement en fonction du stade dynamique (Tab. LI). La richesse en phanérophytes et en géophytes s'accroît au cours de la succession, tandis que celle des thérophytes et des hémicryptophytes décroît (Figure. 53). La richesse en Phanérophytes est supérieure dans les forêts récentes compte tenu de la présence simultanée d'espèces pionnières (*Laburnum alpinum*, *Pinus sp.*), post-pionnières (*Acer sp. plur.*, *Sorbus aria*) et parfois de dryades (*Abies alba*, *Fagus sylvatica*).

Tableau LI. Résultats de l'ANOVA à un facteur du stade dynamique, de la pression pastorale, du déficit hydrique cumulé, et de la perméabilité du substrat sur le type biologique. ns = non significatif, \*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ , \*\*\*  $P \leq 0.001$

	DYNA F <sub>3,223</sub>	PATU F <sub>1,225</sub>	DHCU F <sub>2,224</sub>	LITHO F <sub>1,225</sub>
Type biologique				
Thérophytes	8.887 ***	ns	ns	ns
Hémicryptophytes	28.980 ***	ns	3.820 **	ns
Géophytes	58.400 ***	8.210 ***	7.048 ***	6.420 **
Chaméphytes	72.720 ***	ns	7.033 ***	ns
Phanérophytes	101.30 ***	4.680 *	7.260 ***	ns

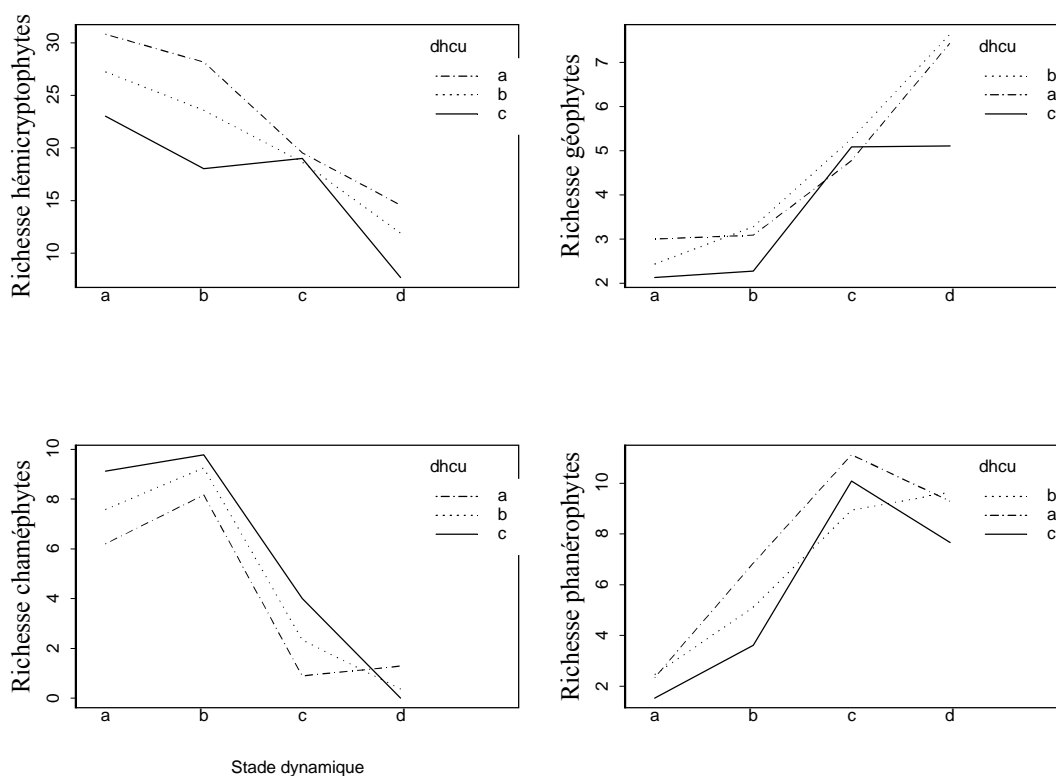


Figure 53 : Evolution moyenne du type biologique en fonction du stade dynamique (DYNA) et du déficit hydrique cumulé (DHCU)

Quel que soit le type biologique, l'interaction entre le stade dynamique et le DHCU est non significative. Nous constatons, cependant, des réponses contrastées selon le niveau de stress hydrique (Figure. 51). Alors que la richesse en Géophytes est stable ( $RS = 5$ ) pour les forêts récentes et anciennes de fort déficit hydrique, elle augmente en moyenne de 2 espèces lorsque le stress hydrique devient moins intense. A l'inverse, la richesse en Chaméphytes des stades pelouses et fruticées est supérieure lorsque le stress hydrique est plus intense, indiquant une réponse adaptative à la sécheresse (Figure. 53).

#### II.4.3.4.2 Mode de dissémination

L'effet du stade dynamique est très significatif sur la richesse des différents modes de dissémination (Tab. LII). La richesse en espèces anémochores est une fonction décroissante du stade dynamique. La richesse en espèces auto- et barochores est maximale dans les fruticées, vraisemblablement en raison du nombre important de *Fabaceae* présents dans ce stade (*Astragalus sp. plur.*, *Onobrychis sp. plur.*, *Ononis sp. plur.*). Le fait que la richesse en espèces auto- et barochores soit significativement lié à la perméabilité du substrat (LITHO) (Tab. LII) est directement en relation avec la richesse en *Fabaceae* ( $r^2 = 0.74$ ,  $P = 0.000$ ). La richesse en espèces

endozoochores est maximale dans le stade intermédiaire de la succession et, elle le reste dans les forêts anciennes, témoignant de la forte représentation des espèces myrmécochores (*Allium ursinum*, *Melica uniflora*, *Galium aristatum*, *Viola reichenbachiana*), dans ce stade dynamique. Un patron de réponse différent de la richesse endozoochore apparaît selon le niveau de stress hydrique et suivant le niveau de perturbation (Figure. 54). La richesse en endozoochores est toujours supérieure en l'absence de pâturage, quel que soit le stade dynamique, confirmant le rôle clé de ce trait biologique dans la recolonisation ligneuse après abandon des pratiques agro-pastorales. Dans les forêts anciennes, la richesse d'endozoochores diminue drastiquement pour atteindre le niveau de celle des pelouses lorsque le niveau de stress hydrique est maximal.

Tableau LII. Résultats de l'ANOVA à un facteur entre le stade dynamique, la pression pastorale, le déficit hydrique cumulé, la perméabilité du substrat et mode de dissémination. ns = non significatif, \*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ , \*\*\*  $P \leq 0.001$

	DYNA F <sub>3,223</sub>	PATU F <sub>1,225</sub>	DHCU F <sub>2,224</sub>	LITHO F <sub>1,225</sub>
Mode de dissémination				
Anémochorie	25.550***	ns	ns	ns
Baro et autochorie	12.850***	ns	ns	4.42**
Epizoochorie	ns	ns	ns	ns
Endozoochorie	2.898***	6.421***	5.288***	ns

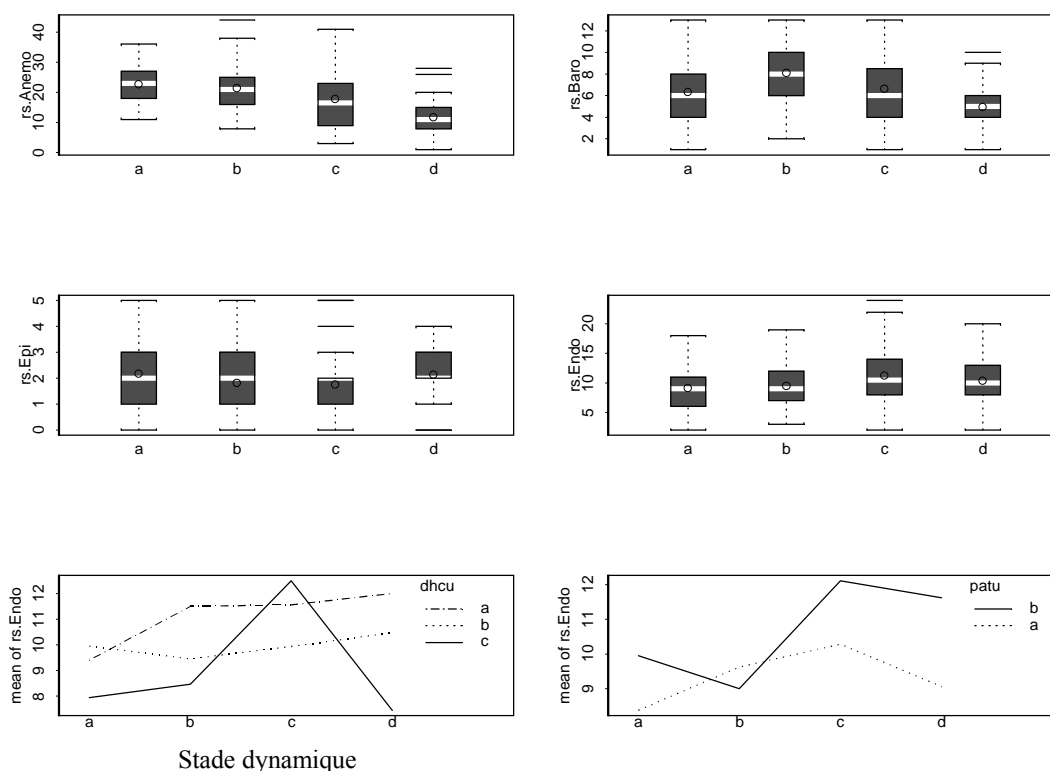


Figure 54 : Evolution moyenne du mode de dissémination en fonction du stade dynamique (DYNA) et du déficit hydrique cumulé (DHCU) et du pâturage (PATU) pour l'endozoochorie

#### II.4.3.4.3 Stratégie CSR

Les stratégies adaptatives reflètent significativement les modifications de la structure verticale de la végétation et des changements micro-climatiques au cours de la succession (Tab. LIII et Figure. 55). Une césure nette apparaît entre la richesse des différentes stratégies des complexes agro-pastoraux et des complexes forestiers.

Les espèces de type SR et S associées aux complexes agro-pastoraux, sont remplacées dans les complexes forestiers par des espèces de type C et CS. D'ailleurs la richesse de ces dernières est inférieure dans les milieux pâturés, confirmant leur association avec les milieux les moins perturbés (Figure. 55). De même, la richesse en

espèces de type C et CS diminue en fonction de l'intensité du stress hydrique, quel que soit le stade dynamique, à l'exception des forêts récentes.

Tableau LIII. Résultats de l'ANOVA à un facteur entre le stade dynamique, la pression pastorale, le déficit hydrique cumulé, la perméabilité du substrat et les stratégies adaptatives sensu Grime. (ns = non significatif, \*  $P \leq 0.05$ , \*\*  $P \leq 0.01$ , \*\*\*  $P \leq 0.001$ )

	DYNA F <sub>3,223</sub>	PATU F <sub>1,225</sub>	DHCU F <sub>2,224</sub>	LITHO F <sub>1,225</sub>
Stratégie adaptative				
C	32.060***	Ns	9.147***	ns
CS	7.780***	7.527**	15.68***	ns
S	97.350***	ns	ns	ns
SR	62.600***	ns	ns	ns

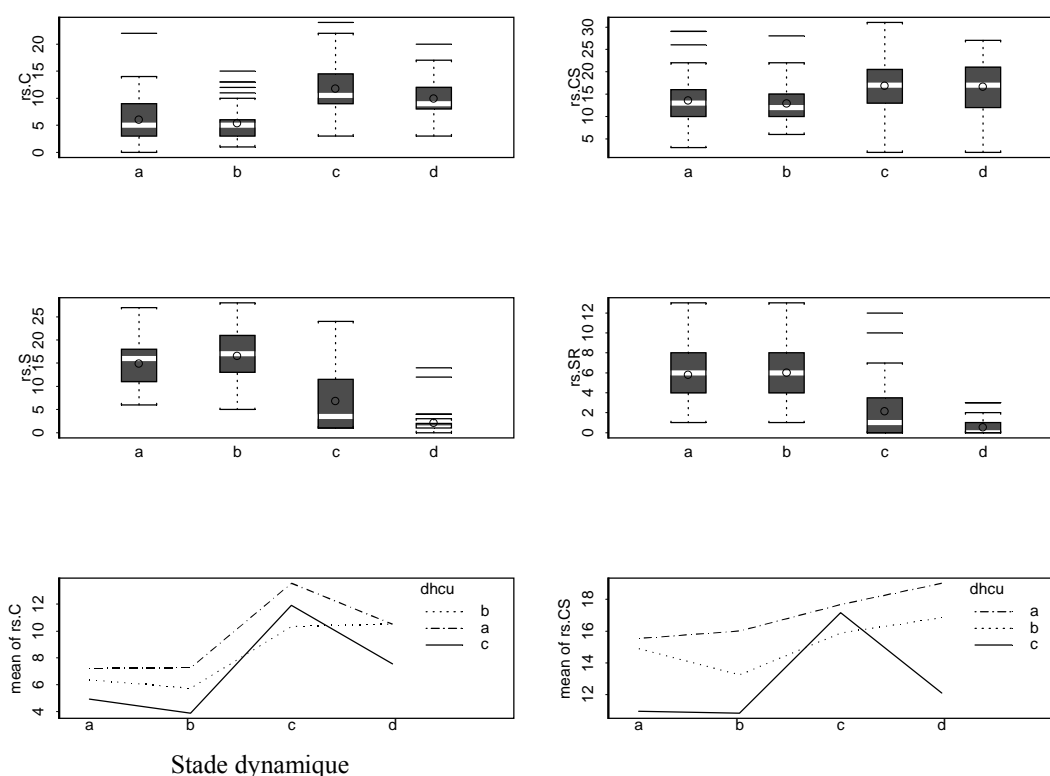


Figure 55 : Evolution moyenne des stratégies adaptatives sensu Grime en fonction du stade dynamique (DYNA) et du déficit hydrique cumulé (DHCU) pour les stratégies C et CS

## II.4.4 Discussion

### II.4.4.1 Richesse floristique à l'échelle locale (diversité $\alpha$ )

Le changement de stade dynamique s'accompagne d'une réduction de la richesse floristique totale et herbacée à l'échelle  $\alpha$ . Ces observations sont conformes aux travaux réalisés sous climat méditerranéen (Westman 1981, Tatoni & Roche 1994, Debussche *et al.* 1996) et confirme le rôle prédominant de la compétition interspécifique pour la ressource photique (Connell & Slatyer 1977, Grime 1979, Zobel *et al.* 1996). La richesse entre les stades pelouse et fruticée est équivalente, mais en combinant la charge pastorale (niveau de perturbation) et le déficit hydrique cumulé (stress abiotique), nous observons un patron de diversification de communautés conforme aux prédictions de Grime (1973, 1987) et Tilman (1997) (Figure. 51). Plus le stress hydrique et la perturbation sont intenses, plus la richesse spécifique diminue. Pour Grime (1990), les trouées, provoquées dans le tapis herbacé par les stress hydriques récurrents pendant la saison de végétation, expliquent la grande richesse des pelouses calcicoles en créant des opportunités de colonisation par de nouvelles espèces. Nous confirmons ainsi que la ressource hydrique est le facteur limitant clé dans la structuration de la biodiversité végétale de notre secteur. Pour un même niveau de charge pastorale, toute augmentation du stress hydrique accélère l'érosion floristique.

Le rôle des mycorhizes doit être alors envisagé comme un des mécanismes de facilitation directe, en améliorant la disponibilité en ressources (Callaway 1995). De nombreuses études expérimentales, en micro ou mésocosmes, sont venues confirmer le rôle significatif des associations mycorhiziennes dans la diversification des communautés végétales et leur productivité (Read 1997). Van der Heijden et al. (1998a, 1998b) démontrent que la diversité floristique des pelouses calcaires des *Festuco-Brometea* dépend de l'assemblage des complexes mycorhiziens dans le sol. Plus le nombre de symbiontes fongiques est élevé, plus grandes sont la diversité spécifique (indice de Simpson) et la productivité de ces communautés. De plus, la grande richesse floristique des pelouses calcicoles phosphore-déficientes, est due, en grande partie, à ces associations fongiques favorisant la nutrition phosphorée (Read 1991).

Dans les fruticées, la richesse floristique totale moyenne est légèrement supérieure à celle des pelouses car la colonisation des ligneux se fait sans perte des espèces herbacées, comme l'atteste la différence non significative entre la richesse herbacée des deux stades. La baisse de richesse herbacée observée avec un déficit hydrique fort, tient à la proportion d'espèces ligneuses sociales à fort pouvoir de compétition significativement supérieur dans ces conditions (pour *Cytisophyllum sessilifolium* :  $\chi^2 = 6.00$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.04$ ), tandis que les espèces ligneuses piquantes sont liées à des conditions plus mésophiles (*Juniperus communis* :  $\chi^2 = 6.63$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.03$ ). En revanche, la composition floristique est profondément remaniée puisque la richesse des différents groupes fonctionnels change entre les deux stades, avec une diminution des hémicryptophytes au profit des phanérophytes, une augmentation des auto- et barochores ainsi que des espèces « Stress-tolérantes » (Figures. 53, 54, 55).

Dans les communautés herbacées de pelouses, le pâturage est un facteur clé de la diversification du tapis herbacé (Watkinson & Ormerod 2001). Or nos résultats sont en contradiction avec de nombreux travaux à ce sujet (Dutoit 1995, Barbaro 1999, Dupré & Diekmann 2001, Nai-Bregaglio *et al.* 2002). En effet, Milton (1947) et Harper (1969) in Huston (1979) ont montré que la richesse spécifique locale est directement liée à l'efficacité des prédateurs qui préviennent, par leurs actions, toute monopolisation d'une ressource par une espèce, confortant la théorie de l'équilibre dynamique et plus tard celle des travaux de Grime (1979). Cependant, d'autres travaux montrent que le pâturage n'est pas forcément un moteur de la diversification des pelouses (Austrheim & Eriksson 2001, Oba *et al.* 2001, Kruess & Tschardtke 2002). Nos résultats sont en accord avec ceux de Austrheim (2001) qui observe, dans les pelouses scandinaves, une baisse de la richesse spécifique à mesure que la pression pastorale augmente, et ce, d'autant plus que la productivité est faible (mesurée dans son cas par le pH). Dans les montagnes méditerranéennes où le pâturage existe de longue date (Blondel & Aranson 1995, Perevolotsky & Seligman 1998, Roberts *et al.* 2001), les espèces se sont adaptées à des niveaux de charges pastorales importantes par des traits de vie caractéristiques (Fily & Balent 1991) dans un contexte biogéographique où le stress hydrique est la ressource limitante. La modification du régime de perturbation provoquée par l'abandon des espaces pastoraux se traduit, non pas par l'adjonction d'espèces ligneuses mais par la disparition, à mesure que le stress hydrique augmente, des espèces mésophiles et nitratophiles. La prise en compte du niveau de ressource, dans notre cas hydrique, permet de mieux cerner le patron de diversification des communautés

Par contre dans les forêts récentes, le pâturage augmente la richesse spécifique par adjonction d'espèces nitratophiles et compétitives (*Arrhenaterion elatior*, *Dactylis glomerata*, *Chenopodium bonus-henricus*). En revanche, le pool taxonomique des forêts anciennes n'étant pas adapté à une telle perturbation, les espèces inféodées à ces habitats sont particulièrement sensibles à l'abrutissement, et/ou au piétinement comme le soulignent Watkinson et al. (2001). La flore des forêts anciennes présente une richesse faible, mais très spécifique puisque la richesse  $\beta$  est faible (Figure. 52a et b). Contrairement à Saïd (2000) dans les montagnes corses ou Bazzaz (1975) dans l'Illinois, nous n'observons pas de pic de richesse floristique dans le stade intermédiaire de la succession.

**II.4.4.2 Richesse floristique à l'échelle de l'écomplexe (diversité  $\gamma$ )**

Le pool taxonomique total et herbacé étant étroitement corrélés, nous ne les distinguerons pas dans la discussion et nous parlerons alors de pool taxonomique ou de richesse floristique  $\gamma$

Dans les complexes agro-pastoraux, la richesse floristique  $\gamma$  suit la même courbe de réponse selon le niveau de stress et de perturbation (Tab. L). Les milieux pâturés ont un pool taxonomique supérieur à celui des zones abandonnées, ce qui n'était pas le cas à l'échelle  $\alpha$ . Nous montrons que le pâturage a une action positive sur la diversification du pool taxonomique à l'échelle  $\gamma$ , mais à l'échelle  $\alpha$ , la réponse des communautés au pâturage doit être considérée avec des éléments de diagnostic plus fins, comme les indices de charge pastorale (nombre de déjections, présence de reposoirs, taux d'abrutissement) ou la charge pastorale (UGB.ha<sup>-1</sup>).

La réponse du pool taxonomique au stress hydrique est conforme au modèle de Grime (1979). Le rôle moteur des perturbations dans la persistance taxonomique est maintenant largement reconnu (Grime 1979, Shugart 1984, Tilman 1990, Lepart 1997, Colasanti *et al.* 2001, Pachepsky *et al.* 2001, Whittaker *et al.* 2001). La théorie des perturbations intermédiaires (*intermediate disturbance hypothesis*) (Connell 1978, Grime 1979) postule qu'à un niveau d'intensité moyen de perturbation, la richesse spécifique est maximale. En deçà de ce niveau, les processus d'exclusion compétitive sont favorisés, au-delà, quelques espèces ont le temps de recoloniser l'espace laissé vacant par les perturbations. Or dans les complexes forestiers étudiés, la réponse de la richesse  $\gamma$  à ce mode de diversification n'est pas vérifiée. La variabilité spatio-temporelle des perturbations permet la coexistence entre groupes fonctionnels et espèces par l'intermédiaire de la loterie compétitive (Lavorel & Lebreton 1992, Lavorel & Chesson 1995, Weiher & Keddy 1995, Weiher *et al.* 1998). A l'échelle régionale, les perturbations et la variabilité climatique sont très corrélées car elles sont fonction du temps. Les variables climatiques nous amènent à reconsidérer l'accessibilité aux ressources à l'échelle de l'écomplexe par le biais du déficit hydrique cumulé.

Pour de nombreux auteurs (Carpenter *et al.* 1993, Lenihan 1993, Brown 1994, Franklin 1995, Huntley *et al.* 1995), la persistance taxonomique des communautés végétales est contrôlée par la variabilité climatique. La prééminence de la variabilité climatique sur le déterminisme de la persistance taxonomique est attestée par d'étroites homologues entre communautés appartenant à des continents différents (Barbault 1995). De nombreux travaux (Wright 1983, Guisan 1997, Guisan *et al.* 1998) ont démontré que le meilleur prédicteur de la richesse floristique par des facteurs écologiques est l'évapotranspiration potentielle dont le déficit hydrique cumulé est une variable de synthèse. La théorie espèce-énergie (*species-energy theory*) initiée par Wright (1983), puis développée par O'Brien *et al.* (1998, 2000) repose sur le postulat que la quantité d'énergie, de ressources disponibles, limite la richesse spécifique d'un système. Nous constatons en effet qu'avec un fort déficit hydrique cumulé, la taille du pool taxonomique est limitée, quels que soient le stade dynamique et le niveau de perturbation. Cependant les pelouses et les forêts récentes non pâturées ne suivent pas ce schéma général. Dans le cas des pelouses, le déséquilibre du nombre de relevés pourrait être en être la cause. Pour les forêts récentes, comme dans le reste des complexes forestiers, nous pensons que le pâturage couplé à un fort déficit hydrique cumulé conduit à une réduction majeure du pool taxonomique, comme nous avons pu le montrer à l'échelle  $\alpha$  (Figure 51).

La richesse floristique est échelle-dépendante i.e. l'hétérogénéité des différentes variables causales change avec l'échelle considérée (Whittaker *et al.* 2001). Le partitionnement spatio-temporel des ressources (Tilman 1994), les taux de croissance différents, des formes biologiques différentes (Lavorel & Chesson 1995) font que, peu d'espèces arrivent à monopoliser tout l'espace disponible et concourent à une diversification généralisée des communautés végétales.



**II.4.4.3 Implications pour la gestion durable des espaces montagnards sous influence méditerranéenne**

L'hypothèse du pool spécifique est validé pour les forêts anciennes puisque la corrélation entre richesse herbacée moyenne à l'échelle  $\alpha$  et le pool taxonomique à l'échelle  $\gamma$  est forte le long du gradient de stress et de perturbation ( $r = 0.83$ ,  $n=6$ ,  $P = 0.03$ ) (Figure. 56). Des corrélations significatives entre la richesse spécifique locale et le pool spécifique régional ont déjà démontré l'effet du pool spécifique (Caley & Schluter 1997, Tilman 1999). Cela signifie que les processus historiques sont responsables, en grande partie, du déterminisme local de la richesse de ces forêts. Nous mettons ainsi en avant les processus historiques puisqu'il s'agit de forêts anciennes. Ces résultats sont, par ailleurs, en conformité avec la théorie de la hiérarchie (Allen & Starr 1982, Pickett *et al.* 1987, Burel *et al.* 1992) qui prédit que l'oscillation des processus à l'échelle locale est déterminée par ceux de l'échelle globale. De plus, la variation de la richesse herbacée entre ces communautés (richesse  $\beta$ ) est restreinte (Figure. 52a et b). Elles échangent peu d'espèces avec les autres communautés. Cette homogénéité floristique trouve vraisemblablement son origine dans la faible hétérogénéité spatiale de la ressource limitante. La persistance taxonomique de ces forêts anciennes ne peut être obtenue qu'en maintenant un régime de perturbation proche de celui existant auparavant (Lamoisson 2000). Or les difficultés d'exploitation forestière ne permettent pas une valorisation économique de ces massifs, d'où une baisse généralisée de la fréquence des exploitations. Il faut donc compter sur le régime de perturbations naturelles (avalanches, glissement de terrain, attaques parasitaires) pour maintenir la richesse floristique, en évitant le pâturage dans ces zones (Figure. 51).

A l'inverse, la richesse herbacée moyenne dans les complexes agro-pastoraux et les forêts récentes, à l'échelle  $\alpha$ , n'est pas corrélée au pool taxonomique à l'échelle  $\gamma$  (Figure. 56). Cette indétermination du pool taxonomique local tient très probablement au fait que les facteurs déterminant la richesse à cette échelle sont liés à des processus de compétition interspécifique et à des variations locales de la ressource trophique. De plus, la contiguïté des espaces pastoraux gérés ou abandonnés concourent à une richesse  $\beta$  élevée. Les travaux d'écologie du paysage (Burel & Baudry 1999) montrent, quelle que soit l'échelle considérée, que les complexes de végétation sont connectés par des flux d'énergie, de matière et d'espèces, et par conséquent certains traits biologiques comme le mode de dissémination et la variabilité du recrutement dans l'espace et dans le temps, sont capitaux à analyser pour aborder les processus de coexistence, de remplacement et de diffusion des espèces dans ces complexes agro-pastoraux en déprise (Debussche & Lepart 1992, Debussche & Isenmann 1994, Lavorel & Chesson 1995, Frost 1997, Weiher *et al.* 1998, Brachet 1999, Easterling *et al.* 2001, Mouillot *et al.* 2001). Nos résultats sont peut-être liés aux biais dans l'estimation du pool lui-même, car il est basé sur une estimation locale. Le fait que la richesse locale peut être égale en théorie au pool spécifique (Eriksson 1993) suppose, de fait, une interdépendance totale entre les deux variables. Herben (2000) a testé, par simulation, la relation entre la richesse par unité d'aire et le pool spécifique. Il démontre que la largeur de niche, le nombre d'individus par relevé, affectent la taille du pool spécifique, ce que Zobel & Liira (1997) avaient également mis en évidence. La corrélation diminue avec l'augmentation du nombre de relevés par région et l'augmentation du nombre d'individus par relevé, ce qui est notre cas. Herben (2000) conclue à l'effet significatif de la taille du relevé sur le pool spécifique, ce qui pourrait expliquer nos observations. Le pool taxonomique à l'échelle  $\gamma$  des complexes agro-pastoraux serait alors vu comme la conséquence globale du résultat de processus dépendant de l'échelle locale. Les implications pour la gestion durable de ces espaces consistent à suivre les processus locaux de la colonisation ligneuse et à veiller à ne pas introduire d'espèces invasives, qui profitent de la modification des régimes de perturbation engendrée par la déprise, pour monopoliser les ressources et l'espace. L'étude de la banque de graines du sol permettrait de se rendre compte de ces processus.

Cette approche quantitative de la biodiversité végétale peut masquer de forts enjeux de conservation lorsque les espèces en présence sont légalement protégées. L'approche patrimoniale est alors nécessaire et doit être menée en parallèle.

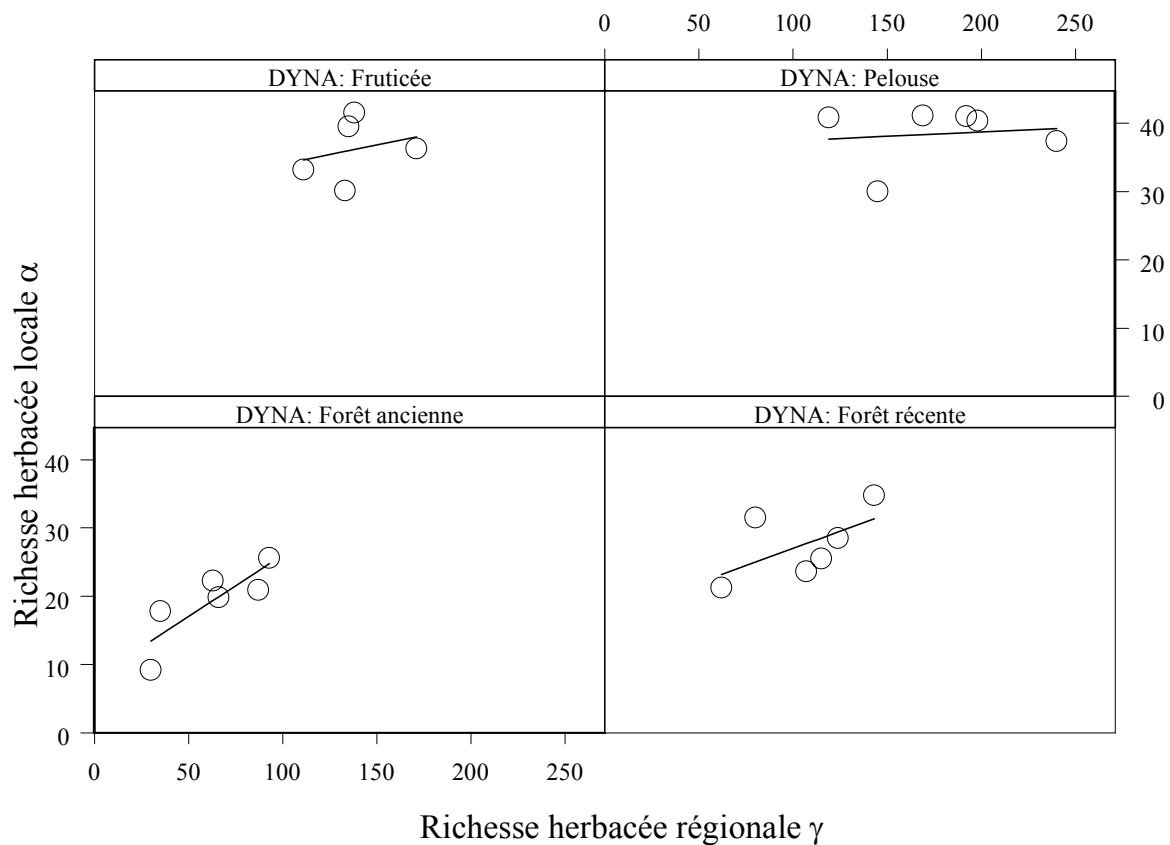


Figure 56 : Relation entre richesse herbacée locale moyenne (diversité  $\alpha$ ) et régionale (diversité  $\gamma$ ) dans l'écosystème du bassin versant du Petit Buëch

**III : INFLUENCE DE LA RICHESSE FLORISTIQUE SUR LE  
FONCTIONNEMENT D'UN ECOCOMPLEXE**

### III.1 RELATION ENTRE PRODUCTIVITE ET RICHESSE SPECIFIQUE DU TAPIS HERBACE AU COURS D'UNE SUCCESSION ECOLOGIQUE DANS LES ALPES DU SUD FRANCAISES

#### III.1.1 Introduction

L'assemblage des communautés végétales est sous la dépendance de trois mécanismes principaux que sont, la compétition interspécifique (Grime 1973, Newman 1973, Grime 1979), la disponibilité en ressources (Tilman 1985, 1997, Tilman *et al.* 1997b) et le niveau de perturbations (Connell 1978, Grime 1979, Odum *et al.* 1979, Pickett *et al.* 1989). Ces trois principaux mécanismes sont responsables des différents niveaux de richesse floristique observés (Palmer 1994). Or les modifications de la composition et de la richesse spécifique, consécutives aux activités humaines, ont pris un intérêt croissant face aux questions sur la persistance des communautés et le maintien de leur productivité (Mooney & Godron 1983, McNaughton 1993, Mooney *et al.* 1996, Schulze *et al.* 1996). L'hypothèse qui prévalait jusqu'aux travaux de May (May 1975) considérait que la productivité d'un écosystème était une fonction linéaire de la richesse des espèces qui le composent (Pimm 1984). Les flux d'énergie se maintenant d'autant mieux que le nombre de liaisons interspécifiques étaient important. Si une ou plusieurs liaisons disparaissaient, d'autres liaisons pourraient s'établir. La redondance fonctionnelle était complète et parfaite entre toutes les espèces. Or toutes les espèces ne jouent pas le même rôle dans le fonctionnement du système (Lawton & Brown 1993). Certaines espèces sont des clés de voûte du système ou espèces-clés (Botkin 1975, Körner 1993, Woodward 1993, Aguiar *et al.* 1996, Sala *et al.* 1996, Lavorel *et al.* 1997). C'est leur présence ou absence qui détermine la persistance écologique (Connell & Sousa 1983). De nombreuses expériences en mésocosmes ou aux champs sont venues confirmer que la richesse spécifique (Frank & McNaughton 1991, Tilman *et al.* 1997b, Mouquet *et al.* 2002), la composition et la diversité des groupes fonctionnels (Naeem *et al.* 1994, Tilman 1994, Hooper & Vitousek 1997, Theodose & Bowman 1997, Tilman 1997, Tilman *et al.* 1997a, Hodgson *et al.* 1998, Hooper & Vitousek 1998, Hector *et al.* 1999, Hector *et al.* 2000), modifient la productivité, le stockage des ressources et leur utilisation. En conséquence de quoi, les modifications d'usage des sols, des pratiques culturales et la fragmentation des habitats, en modifiant la richesse spécifique, la diversité des groupes fonctionnels et leur composition, ont de larges conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes.

La fameuse relation en dos d'âne entre richesse spécifique et productivité (Al-Mufti *et al.* 1977, Grime 1979) peut être expliquée selon Aarssen (2001) par trois séries d'hypothèses, qui présentent le même patron de réponses à l'accroissement de la productivité du milieu. Il s'agit de l'hypothèse de "l'hétérogénéité environnementale" (Newman 1973, Tilman 1990), de celle de la "facilitation" (Mc Cook 1994, Callaway & Walker 1997), et celle du "pool spécifique" (Eriksson 1993, Morton & Law 1997, Zobel & Liira 1997, Zobel *et al.* 1998, Grace 2001, Safford *et al.* 2001). Toutes ces hypothèses ne sont vérifiables qu'à la condition sine qua non de contrôler la taille de la placettes (Oksanen 1996, Zobel & Liira 1997, Safford *et al.* 2001). Ces différentes hypothèses, à travers des habitats de productivité différente, rendent compte d'un faible pourcentage de variance expliquée par la biomasse. Pour une même richesse spécifique, ce sont, soit les facteurs écologiques qui la limitent, soit le principe d'exclusion compétitive. Au sein d'habitats de même productivité, les variables environnementales ont souvent plus de poids dans le contrôle de la richesse spécifique que la compétition interspécifique (Gough *et al.* 1994, Tilman *et al.* 1997b, Gross *et al.* 2000). Ce mécanisme redevient prépondérant dans le cas où le régime de perturbation s'intensifie ou au contraire devient moins contraignant, comme dans le cas de la déprise pastorale. La monopolisation des ressources par quelques espèces entraîne souvent, dans ce cas, une baisse de la richesse et de la productivité des habitats concernés (Bobbink & Willems 1987, Lavorel & Chesson 1995, Debussche *et al.* 1996, Huhta & Rautio 1998, Austrheim & Eriksson 2001, Barbaro *et al.* 2001, Dupré & Diekmann 2001, Fuhlendorf *et al.* 2001, Rogers & Hartnett 2001, Wilson & Tilman 2002).

Peu d'études ont envisagé le rôle de l'Ancien Mode d'Occupation du Sol dans le déterminisme de la relation entre richesse spécifique et biomasse. De nombreux travaux sont venus pourtant confirmer le rôle pilote de la

continuité historique dans le déclinisme de la productivité et de la richesse spécifique des habitats forestiers (Peterken & Game 1984, Koerner 1999, Watkinson *et al.* 2001) ou pastoraux (Willems 2001).

Un bassin versant, situé dans un contexte montagnard sous influence méditerranéenne en proie à la déprise pastorale, nous servira de cadre pour tester si, (i) la productivité est une fonction décroissante de l'âge de la succession, (ii) la relation en dos d'âne entre richesse spécifique et productivité est valable pour l'ensemble de la succession, (iii) dans chaque stade dynamique, cette relation n'est pas vérifiée, mais ce sont les variables environnementales qui contrôlent la richesse spécifique (iv) l'arrêt du pâturage dans les habitats pastoraux contribue à la dominance d'une espèce monopoliste (ici, *Brachypodium pinnatum*) entraînant par conséquent, une baisse de la productivité et de la richesse spécifique. Pour répondre à ces questions, nous avons contrôlé l'Ancien Mode d'Occupation du Sol et la gamme de productivités des habitats par l'intermédiaire de variables spatialisées sous SIG. Nous avons utilisé l'âge du plus vieux ligneux pour étalonner la date d'abandon et l'âge de la succession (Saïd & Gégout 2000). Notre étude permettra de mettre en avant, l'importance des antécédents culturels et de la continuité historique, dans la relation entre richesse spécifique et productivité, dans une gamme de productivité et de perturbations connue .

#### III.1.2 Matériel et Méthodes

##### III.1.2.1 Site d'étude

Le site d'étude est inscrit dans le bassin versant du "Petit Buëch" situé dans les Hautes-Alpes à 44°35N', 6°12'E, à 10 km au nord-ouest de Gap. Ce site, d'une superficie totale de 57 km<sup>2</sup>, voit son altitude varier de 1050 à 2709 m. Les caractéristiques climatiques, issues du modèle AURELHY de Météo France (Benichou & Le Breton 1987); période 1961 à 1990) donnent des précipitations moyennes de 1138 ± 66 mm et une température annuelle moyenne de 5.9°C ± 1.0. Les synthèses climatiques prouvent le rattachement du bassin versant au climat montagnard méditerranéen soit, au carrefour bioclimatique entre Alpes internes et externes (Ozenda 1985).

Ce site repose sur les assises géologiques calcaires du Jurassique et du Crétacé. Des associations végétales thermophiles et xérophiles des *Ononidetalia striateae* et des pelouses à Seslerie bleue du *Seslerietea albicantis* occupent la majeure partie de l'espace. La succession vers la forêt est assurée par des groupements des *Prunetalia spinosae* (*Amelanchierion ovalis* et *Berberidion*). Sur les versants nord et nord-ouest, les hêtraies-sapinières neutrophiles (*Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae*) constituent, entre 1300 et 1800 m, la végétation naturelle potentielle tandis qu'aux expositions chaudes, correspondent des hêtraies calcicoles relevant du *Cephalanthero-Fagion* (Rameau 1992).

Ce site contient environ 20% de la flore française et peut être considéré comme un véritable « point chaud de diversité », comme en témoigne la présence de cinq taxons endémiques stricts du territoire national (Chas 1994). L'abandon du village de Chaudun au début du XX<sup>e</sup> siècle, suivi de l'exode rural au milieu du XX<sup>e</sup>, ont entraîné une recolonisation ligneuse, de l'étage montagnard et subalpin, dans des zones jusque là, vouées au pastoralisme. Dans ce contexte, le maintien de la productivité d'habitats et d'espèces végétales menacées pourrait être remis en question.

##### III.1.2.2 Stratégie d'échantillonnage

La stratégie d'échantillonnage a été bâtie afin de distribuer les placettes en fonction du recouvrement de ligneux issus de la photointerprétation, en tenant compte de l'Ancien Mode d'Occupation du Sol (AMOS) issu du cadastre napoléonien datant de 1808, et de la charge pastorale actuelle, dans des conditions écologiques les plus homogènes possible.

### III.1.2.2.1 Définition et délimitation spatiale de la continuité historique

Trois missions de photographies aériennes, respectivement de 1948, 1971 et 1993 ont été orthorectifiées, puis interprétées selon les modalités du tableau LIV.

Tableau LIV. Distinction des différents stades physiologiques à partir des orthophotographies

Classes des orthophotographies	Occupation au sol
Strate basse homogène	Pelouse
Strate de hauteur médiane homogène, présence sporadique de ligneux haut	Fruticée
Strate haute dominante avec couvert non fermé	Forêt claire
Strate haute dominante avec couvert fermé et homogène	Forêt dense

Le croisement entre les stades physiologiques actuels et le cadastre napoléonien de 1808 a permis de caractériser la continuité des pratiques agro-sylvopastorales, selon les modalités du tableau LV.

Tableau LV. Table de critère pour la définition de la continuité historique

	1993	Pelouse	Fruticée	Forêt claire et dense
1808				
Près, pâturages Landes, labours		Pelouse (a)	Fruticée(b)	Forêt récente (c)
Bois taillis				
Futaie			<b>Non étudié</b>	Forêt ancienne (d)
Haute futaie				

L'étalonnage du gradient de succession a ensuite été réalisé en estimant la date d'abandon des placettes par la série de missions photoaériennes, et sur le terrain, par l'estimation de l'âge du plus vieux ligneux, d'après la méthodologie définie par Saïd & Gégout (2000). Les définitions de forêts récentes et anciennes suivent celle de Peterken (1996).

La localisation des zones pâturées et non pâturées est extraite d'enquêtes menées auprès des éleveurs (ONF/CERPAM 2000). La charge pastorale moyenne est de 0.35 UGB.ha<sup>-1</sup>.

### III.1.2.2.2 Contrôle de la productivité végétale

Puisque la productivité végétale est largement dépendante de l'évapotranspiration potentielle, nous avons choisi de contrôler ce facteur à grande échelle. Grâce aux fonctionnalités du SIG et au modèle AURELHY de Météo France (Benichou & Le Breton 1987), la modélisation spatiale du bilan hydrique a été réalisée à l'échelle mensuelle au pas de 50 m. Nous avons retenue les zones comprises entre - 198 mm et - 330 mm de déficit hydrique cumulé, ce qui correspond, dans notre site, à la moyenne  $\pm$  1 SD. Cette modélisation a nécessité de dériver à partir du MNT de nombreuses variables environnementales. Les variables topographiques sont l'altitude, la pente, le sinus et le cosinus de l'exposition et un indice de convexité/concavité du relief (curvature). Cet indice varie de -2 (relief concave) à +2 (relief convexe). Il permet d'apprécier les apports latéraux en eau. Les variables climatiques correspondent aux températures et précipitations moyennes mensuelles, au rayonnement solaire global mensuel (Volk 1998), et à l'ETP mensuelle. Ces variables seront employées comme prédicteurs de la richesse spécifique et de la biomasse herbacée.

En zone calcaire, la nature physique de la roche-mère conditionne également la productivité végétale (Bottner 1971, Blonde & Bruckert 1989). Les substrats marneux ont été exclus du plan d'échantillonnage. Enfin, pour nous affranchir des zones d'écotones, une zone tampon de 100 m a été réalisée autour des zones forestières.

Le plan d'échantillonnage, développé sous SIG, a permis de raisonner dans un cadre probabiliste (Goedickemeier *et al.* 1997) par tirage aléatoire de zones puis de placettes et de contrôler, à grande échelle, les facteurs de la productivité végétale. Le plan est équilibré et complet, avec 4 répétitions par stade dynamique et par charge pastorale.

### III.1.2.2.3 Estimation des variables

Dans chaque placette, localisée au GPS (Trimble Géoexplorer 3), un inventaire exhaustif des spermatophytes selon la méthode phytosociologique (Braun-Blanquet 1932), a été réalisé, à deux échelles différentes, respectivement, sur une surface de 100 m<sup>2</sup> pour les pelouses et fruticées et sur une surface de 400 m<sup>2</sup> pour les forêts récentes et forêts anciennes. La productivité a été estimée par la biomasse aérienne des espèces herbacées, mesure qui reflète l'utilisation de la ressource et son partitionnement entre les individus en situation de compétition (Guo & Rundel 1997). Ces prélèvements ont été réalisés simultanément à la description de la végétation, à raison de quatre répétitions réparties de façon aléatoire par 0.25m<sup>2</sup> pour les pelouses et fruticées (Bullock 1996) et quatre répétitions de 1m<sup>2</sup> dans les formations forestières. La surface des quadrats a été portée à 1m<sup>2</sup> sous couvert forestier pour tenir compte de la plus grande hétérogénéité du couvert herbacé. Pour chaque quadrat, l'abondance-dominance de chaque espèce a été évaluée selon l'échelle classique en phytosociologie (Braun-Blanquet 1932). Les échantillons ont été ensuite séchés à 85°C pendant 48h, avant d'être pesés. Au centre de chaque quadrat, après élimination de la litière, un échantillon de sol de dix centimètres d'épaisseur, a été collecté, puis mélangé (Baize 2000, Gégout & Jabiol 2001). Le pH eau, la teneur en carbonates totaux, la teneur en calcaire actif, la CEC, Ca, Mg, K, le carbone organique, l'azote total et le phosphore assimilable (méthode Joret-Hébert) ont été analysés. Les échantillons ont été traités par le laboratoire INRA d'analyses de sol d'Arras. La nomenclature taxonomique utilisée est celle de l'Index synonymique de la flore de France (Kerguelen & Brisse 1994).

### III.1.2.3 Analyse des données

Les relations entre l'âge du plus vieux ligneux et, l'âge estimé d'abandon par la photointerprétation et le cadastre napoléonien, ont été analysées par régression linéaire, suivies de comparaisons multiples de moyenne (LSD de Fischer). Les effets du stade dynamique, de la charge pastorale et de leurs interactions sur la richesse spécifique au m<sup>2</sup> et la biomasse herbacée au m<sup>2</sup> ont été testés par ANOVA. Une transformation de la forme  $Y' = \log(y+1)$  a été retenue pour la biomasse, compte tenu de la distribution des résidus. La régression poissonnienne a été mise en œuvre pour étudier les liens entre richesse spécifique par m<sup>2</sup> et productivité. En effet, l'erreur de distribution des résidus de la variable indépendante suit une loi de Poisson (McCullagh & Nelder 1989, Nicholls 1989, MathSoft 1999). La fonction de lien est le  $\log(Y)$ . Le test F a été employé à la place du  $\chi^2$  car, dans la majorité des modèles testés, la déviance étant sur-dispersée (Hastie & Pregibon 1993). Pour les régressions multiples pas à pas, le critère d'Akaike (AIC) a été retenu pour sélectionner les modèles.

## III.1.3 Résultats

### III.1.3.1 Etalonnage du gradient successional

La relation linéaire, entre l'âge du plus vieux ligneux et la date d'abandon estimée par les photographies aériennes ainsi que le cadastre napoléonien, est très forte ( $F_{31,4} = 19.75$ ,  $P < 0.0001$ ,  $r^2 = 0.86$ ). L'âge du plus vieux ligneux est significativement différent selon le stade dynamique ( $F_{31,3} = 87.1$ ,  $P=0$ ), et la charge pastorale ( $F_{30,1} = 3.92$ ,  $P < 0.05$ ). Dans les zones pâturées, aucun ligneux n'a un diamètre supérieur ou égal à 7.5 cm dans les pelouses et fruticées, dans les forêts récentes l'âge du plus vieux ligneux est de  $79.8 \pm 19$  ans, et de  $154.2 \pm 19$  ans dans les forêts anciennes (Tab. LVI). Dans les zones non pâturées, l'âge moyen du plus vieux ligneux des pelouses est de  $5.5 \pm 19$  ans et de  $23.5 \pm 19$  ans pour les fruticées. Les plus vieux ligneux des forêts récentes ont, en moyenne,  $95 \pm 19$  ans et ceux  $185 \pm 19$  ans dans les forêts anciennes. Pour ces dernières, l'âge maximum mesuré est de 211 ans. Dans tous les cas, l'âge estimé du plus gros ligneux est toujours supérieur dans les zones non pâturées.

### III.1.3.2 Richesse spécifique et biomasse

La richesse herbacée moyenne au m<sup>2</sup> varie de  $2.0 \pm 0.3$  dans les forêts anciennes à  $8.6 \pm 0.68$  dans les pelouses (Tab. LVI). Elle diffère significativement entre chaque stade dynamique (LSD Fisher,  $P < 0.05$ ). 37% de la variance est expliqué par le stade dynamique ( $F = 25.2$ ,  $P < 0.001$ ). La biomasse herbacée varie de  $1.52 \pm 0.26$  g.m-2 dans les forêts anciennes à  $136 \pm 13.16$  g.m<sup>-2</sup> dans les pelouses (Tab. LVI). La biomasse herbacée maximale est observée dans les pelouses, avec  $356.8$  g.m<sup>-2</sup>.

Globalement, la richesse herbacée par m<sup>2</sup> et la biomasse herbacée ne diffèrent pas significativement entre les zones pâturées et les zones non pâturées, avec respectivement  $5.4 \pm 0.6$  espèces par m<sup>2</sup> contre  $5.0 \pm 0.4$  ( $F_{1,3} = 0.65$ ,  $P = 0.41$ ) et  $65.8 \pm 9.6$  g.m-2 contre  $58.7 \pm 9$  g.m-2 ( $F_{1,3} = 0.85$ ,  $P = 0.33$ ).

Tableau LVI. Comparaisons entre l'âge du plus vieux ligneux, la richesse et la biomasse herbacée selon les stades successionnels

	Age du plus vieux ligneux (Moyenne $\pm$ 13.43)			Richesse herbacée par m <sup>2</sup> (Moyenne $\pm$ 1.55)			Biomasse (g.m <sup>-2</sup> ) (Moyenne $\pm$ 19.43)		
	pâturée	non pâturée	P	pâturée	non pâturée	P	pâturée	non pâturée	P
Pelouse	0	5.5	0.03	9.3	7.3	NS	128.5	133.1	NS
Fruticée	0	23.5	NS	6.8	6.8	NS	126.1	85.9	0.005
Forêt récente	79.8	95	NS	4.7	2.9	NS	6.7	13.7	NS
Forêt ancienne	154	185	0.005	1.1	3.1	0.001	0.93	2.12	NS

### III.1.3.3 Biomasse herbacée et succession

79% de la variance de la biomasse herbacée est expliquée par le stade dynamique ( $F_{3,28} = 22.98$ ,  $P < 0.0001$ ). Une relation log-linéaire négative a été mis en évidence entre la biomasse herbacée et l'âge du plus vieux ligneux (Tab. LVII, Figure. 57). 76% de la déviance est expliquée par l'âge du plus vieux ligneux.

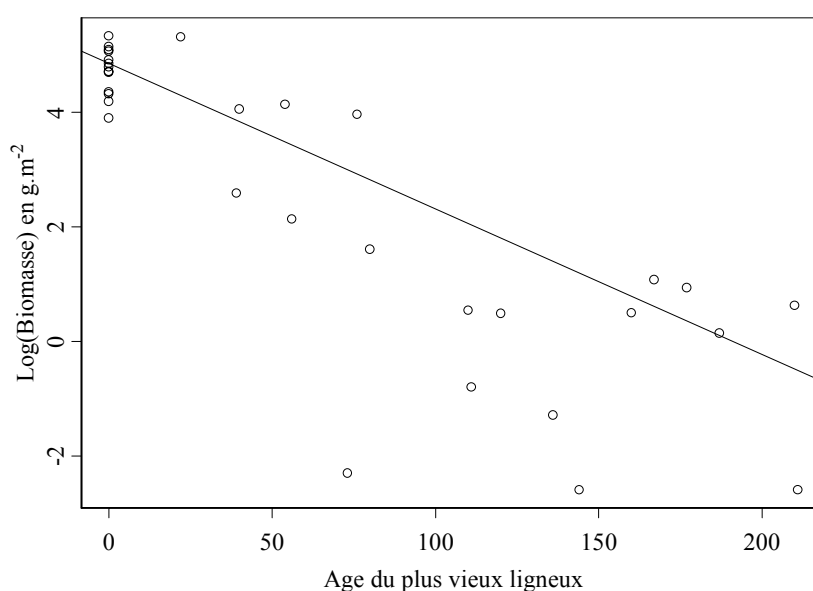


Figure 57 : Relation générale log-linéaire de la biomasse herbacée selon les stades successionnels étalonnés sur l'âge du plus vieux ligneux

D'après ce modèle, la productivité du tapis herbacé baisse en moyenne de  $111$  g.m<sup>-2</sup> en l'espace de 80 ans, ce qui correspond au passage du stade pelouse au stade forêt récente. Après régression poissonnienne multiple, seule la teneur totale en azote vient expliquer encore une part de variation de la biomasse herbacée (Tab. LVII).



### III. INFLUENCE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE SUR LE FONCTIONNEMENT

Tableau LVII. *Table de déviance issue d'un modèle de régression poissonienne multiple entre la biomasse herbacée, l'âge du plus vieux ligneux et la teneur en azote total du sol (n=32)*

Variables	d.f	Delta Dev.	d.f.	Resid. Dev.	F (p-value)
No term added			31	2563.145	
Age	1	1970.117	30	593.028	107.53 (0)
Nitrogen total	1	101.214	29	491.813	5.52 (0.02)

#### III.1.3.4 Lien entre biomasse et richesse spécifique au cours de la succession

### III. INFLUENCE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE SUR LE FONCTIONNEMENT

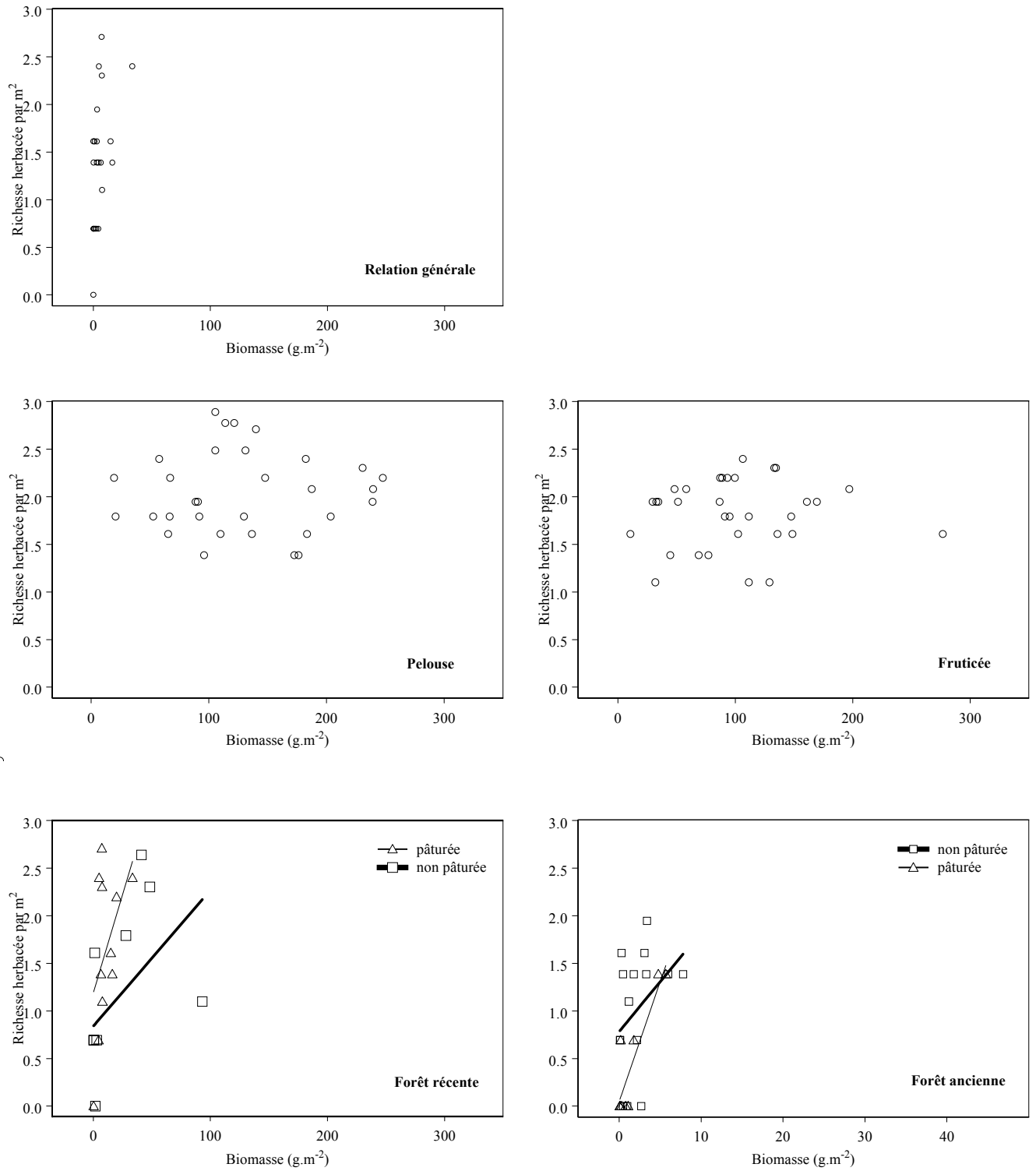


Figure 58 : Relation générale entre la richesse herbacée et la biomasse et selon chaque stade successional (échelle logarithmique pour la richesse)

### III. INFLUENCE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE SUR LE FONCTIONNEMENT

Une relation générale log-linéaire relie la richesse spécifique à la biomasse herbacée au cours de la succession étudiée ( $F_{126,1} = 35.591$ ,  $P < 0.001$ ). 21% de la déviance est expliqué par la biomasse (Figure. 58, Tab. LVIIIa).

Tableau LVIII. Table de déviance issue d'un modèle de régression poissonienne entre la richesse et la biomasse herbacée. (a) générale (b) pelouse (c) fruticée (d) forêt récente (e) forêt ancienne

Variabes	d.f	Delta Dev.	d.f.	Resid. Dev.	F (p-value)
(a)					
No term added			127	467.782	
biomass	1	98.57	126	369.212	35.591 (0)
(b)					
No term added			31	50.32	
biomass	1	0.537	30	49.78	0.304 (0.58)
(c)					
No term added			31	22.916	
biomass	1	0.069	30	22.846	0.094 (0.76)
(d)					
No term added			31	170.567	
biomass	1	23.049	30	147.517	5.462 (0.02)
patu	1	16.933	29	130.584	4.012 (0.05)
(e)					
No term added			31	61.961	
biomass	1	18.056	30	43.905	17.803 (0)
patu	1	8.911	29	34.993	8.780 (0)

Dans les forêts récentes et les forêts anciennes, une relation log-linéaire entre la richesse spécifique et la biomasse herbacée a été mise en évidence (Tab. LVIII d, LVIII e ; Figure. 58). La relation est toujours significative avec l'effet de la charge pastorale. Selon les prédictions des modèles (Tab. LVIII d, LVIII e), pour une biomasse herbacée égale à  $10 \text{ g.m}^{-2}$ , la richesse spécifique au  $\text{m}^2$  des forêts anciennes pâturées est, en moyenne, cinq fois supérieure à celle des forêts récentes. Dans les zones non pâturées, ces dernières ont, en moyenne, deux fois plus d'espèces au  $\text{m}^2$  que les forêts anciennes.

Dans les pelouses et fruticées, la productivité ne contrôle pas la richesse spécifique (Tab. LVIII b, LVIII c). Compte tenu de la faible productivité, ces communautés paraissent insaturées. D'autres facteurs viennent contrôler la richesse spécifique. Dans les pelouses, la richesse spécifique par  $\text{m}^2$  est sous le double déterminisme d'une ressource limitante et de la microtopographie (Tab. LIX a, Figure 59).

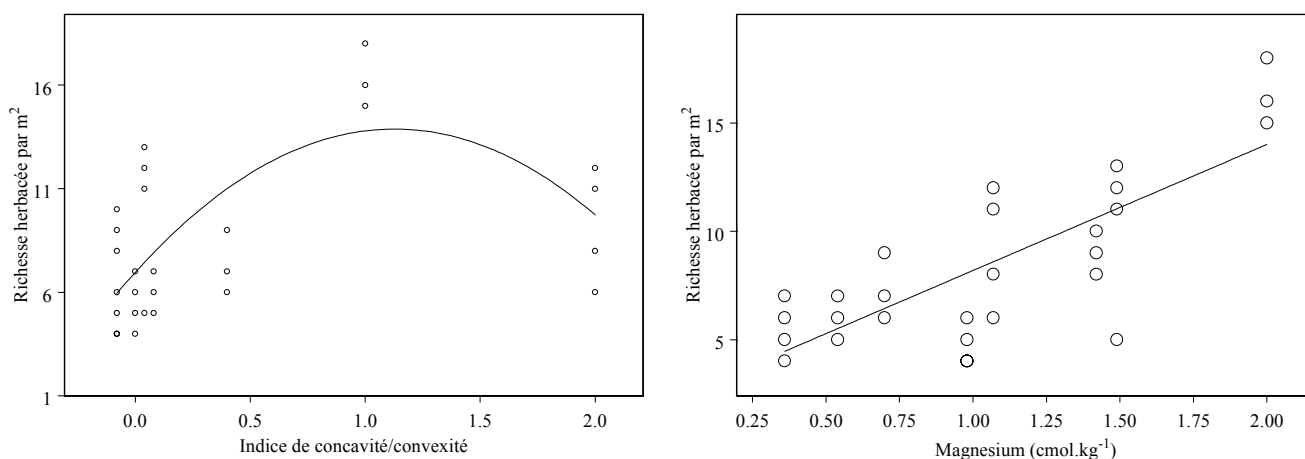


Figure 59 : Relation entre la richesse herbacée au m<sup>2</sup> des pelouses et l'indice de concavité/convexité (a) et la teneur en Magnésium du sol (b)

La concentration en Magnésium ( $F_{28,1} = 30.729$ ,  $P = 0$ ) et la concavité/convexité du relief ( $F_{29,1} = 30.685$ ,  $P = 0$ ) expliquent 73% de la déviance de la richesse spécifique des pelouses (Tab. LIXa). Dans les fruticées, la richesse spécifique herbacée est sous le contrôle de la ressource hydrique via l'ETP du mois d'août ( $F_{30,1} = 9.981$ ,  $P = 0.003$ ), soit 27% de la déviance expliquée (Tab. LIXb).

Tableau LIX. Table de déviance issue des modèles de régression poissonnienne multiple pour la richesse herbacée des pelouses (a) et des fruticées (b)

Variabiles	d.f	Delta Dev.	d.f.	Resid. Dev.	F (p-value)
(a)					
No term added			31	50.320	
curvature	1	8.76	30	41.551	19.11 (0)
curvature <sup>2</sup>	1	14.07	29	27.477	30.685 (0)
Mg	1	14.09	28	13.383	30.729 (0)
(b)					
No term added			31	22.916	
etp8	1	5.57	30	17.345	9.981 (0.003)

### III.1.3.5 Influences du Brachypode penné sur la productivité et la richesse spécifique

*Brachypodium pinnatum* est présent dans 35% des pelouses et fruticées. Dans ces deux stades, la biomasse et la richesse spécifique au m<sup>2</sup> sont des fonctions log-linéaires décroissantes du couvert de Brachypode, avec respectivement ( $F_{22,1} = 4.91$ ,  $P = 0.03$ ) pour la biomasse et ( $F_{22,1} = 9.03$ ,  $P = 0.006$ ) pour la richesse spécifique (Figure. 60a et 60b). Son recouvrement contribue à expliquer 19% de la déviance de la biomasse, et 32% de la déviance de la richesse spécifique. Le passage de 20 à 60% de recouvrement fait chuter, en moyenne, de 54% la biomasse et le nombre d'espèce au m<sup>2</sup> (Tab. LX).

Tableau LX. Coefficients de régression, erreurs-standards et valeurs du t issus d'un modèle de régression poissonnienne entre la biomasse (a), la richesse herbacée (b) et le couvert du Brachypode penné.

Term	Coefficients	SE	t-value
(a) Intercept	4.917	0.026	188.46
cover	-0.015	0.001	-12.66
(b) Intercept	2.426	0.090	26.64
cover	-0.015	0.004	-3.68

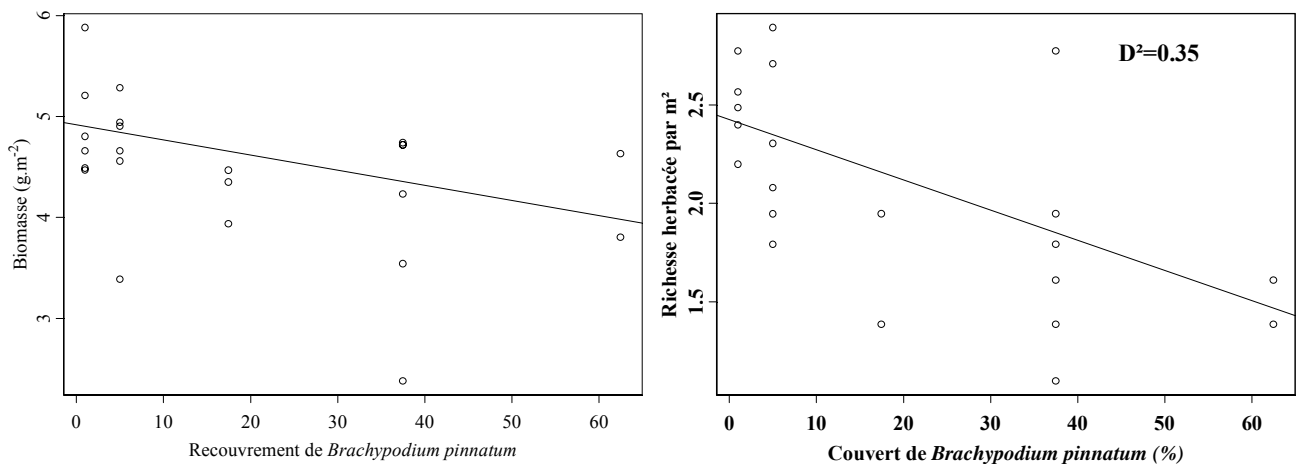


Figure 60 : La productivité (a) et la richesse spécifique (b) déclinent avec la dominance de *Brachypodium pinnatum* dans les pelouses et fruticées de montagnes sous influence méditerranéenne

### III.1.4 Discussion

#### III.1.4.1 Richesse spécifique, productivité et succession

La richesse spécifique est une propriété fondamentale des communautés, et de très nombreux travaux lui ont été consacrés (Grime 1979, Tilman 1988, Harper & Hawksworth 1995, Rosenzweig 1995). La richesse spécifique a été, dans la majorité des cas, étudiée en envisageant différentes échelles spatiales, et différents niveaux de productivités mais rarement en tenant compte de l'Ancien Mode d'Occupation du Sol.

Le lien très étroit ( $r^2=0.86$ ) entre l'âge de la succession et celui du plus vieux ligneux corrobore les résultats acquis par Saïd & Gégout (2000) dans les montagnes corses. Notre étude élargit son champ d'application à celui de séries temporelles plus longues, à condition de disposer d'information fiable sur l'ancien mode d'occupation du sol, comme c'est le cas avec le cadastre napoléonien. La date d'abandon estimée de cette manière peut être vue comme une mesure rétrospective de l'intensité de perturbation. Les forêts anciennes n'ont pas subi de perturbation majeure (défrichement et retour à la culture) depuis au moins 185 ans, les forêts récentes, depuis au moins 140 ans. Notre étude montre clairement que la biomasse herbacée est une fonction décroissante de l'âge de la succession, confirmant que le facteur limitant clé pour la plupart des phytocénoses est la lumière (Huston & De Angelis 1994, Tilman 1994).

Sur l'ensemble du gradient de succession, la forme de la relation entre richesse spécifique et biomasse n'est pas en "dos d'âne", mais logarithmique. Ce résultat n'est pas conforme aux prédictions du modèle de Grime (Grime 1979) et à d'autres travaux (Al-Mufti *et al.* 1977, Guo & Berry 1998, Grace 1999, Grytnes 2000). Des approches théoriques (Mouquet *et al.* 2002) montrent cependant que le lien entre richesse spécifique et productivité est loin de suivre la loi générale de Grime. Les mécanismes de coexistence, de mutualisme expliquent, dans ce cas, cette relation. Guo & Berry (1998) soulignent que la relation entre richesse spécifique et biomasse dépend étroitement de l'étendue du gradient environnemental étudié. Nos travaux, en contrôlant le niveau de productivité potentiel et l'AMOS, permettent d'estimer de manière plus précise le lien entre richesse spécifique et productivité, en évitant d'éventuels artefacts.

Compte tenu du contexte climatique et géographique de notre site, la productivité moyenne du tapis herbacé des pelouses et fruticées est faible, avec respectivement  $130.8 \pm 13.74$  g.m<sup>-2</sup> et  $106.04 \pm 13.74$  g.m<sup>-2</sup>. Pour une telle gamme de productivité, les communautés sont probablement insaturées (Whittaker *et al.* 2001). L'optimum de richesse spécifique apparaît en effet dans les pelouses entre 100 et 200 g.m<sup>-2</sup>. Ce même optimum est également observé par Barbaro *et al.* (2001) dans les Préalpes calcaires. Il est bien en deçà du modèle de Grime (500 g.m<sup>-2</sup>).

Le mécanisme d'exclusion compétitive n'est pas, ici, prépondérant, comme dans la majorité des écosystèmes soumis à de fortes contraintes abiotiques (Grytnes 2000, Austrheim & Eriksson 2001, Cornwell & Grubb 2003). La richesse spécifique est sous le contrôle des variables environnementales comme l'attestent également Gough et al. (1994) et Grace (2001). Le déterminisme de la liaison s'interprète en terme de changement de ressource limitante et de traits de vie des espèces au cours de la succession.

Dans notre étude, le pâturage n'a pas d'effet global sur la richesse et la productivité. La faible charge pastorale de notre site d'étude (0.35 UGB.ha<sup>-1</sup> en moyenne) est certainement la raison pour laquelle aucun effet n'a été mis en évidence au sein des pelouses et fruticées. Même dans ce cas, le pâturage modifie le rapport de compétition en supprimant l'effet de la dominance de *Brachypodium pinnatum*. Dans les pelouses calcicoles, l'abandon du pâturage se traduit par une perte de richesse spécifique, et une perte très brutale lorsque le recouvrement de *Brachypodium pinnatum* dépasse 75% (Willems 2001). La disponibilité en phosphate assimilable étant très faible, le Brachypode penné se montre alors le meilleur compétiteur. Sa litière très dense (Hurst & John 1999) réduit toutes opportunités de germination pour les autres espèces (Bobbink & Willems 1987). Nous pouvons admettre, comme le suggère McNaughton (1993), que dans ces montagnes méditerranéennes où le pâturage existe de longue date (Blondel & Aranson 1995, Perevolotsky & Seligman 1998, Roberts *et al.* 2001), les espèces se sont adaptées à des niveaux de charges pastorales importantes. Si bien que la richesse spécifique ne varie pas car un mécanisme de compensation est mis en place. Dans les forêts récentes, le pâturage augmente la richesse spécifique par adjonction d'espèces nitratophiles et compétitives (*Arrhenaterion elatior*, *Dactylis glomerata*, *Chenopodium bonus-henricus*). Par contre, le pool taxonomique des forêts anciennes, n'étant pas adapté à une telle perturbation, les espèces inféodées à ces habitats sont particulièrement sensibles à l'abroustissement, et/ou au piétinement comme le soulignent Watkinson et al. (2001). Les très faibles niveaux de biomasse herbacée enregistrée dans les forêts anciennes sont inférieurs aux données obtenues par Gilliam *et al.* (1993, 1995) dans les forêts des Appalaches sur substrat acide.

Nos résultats renforcent les conclusions de Wilson & Tilman (2002) qui stipulent que le niveau de richesse spécifique observée est fonction à la fois du niveau de fertilité et du niveau de perturbation.

#### III.1.4.2 Richesse spécifique, productivité et ressource limitante

Dans les écosystèmes où l'ambiance géochimique est saturée en ion Ca<sup>2+</sup>, l'azote assimilable devient une ressource limitante pour beaucoup de végétaux. Nous avons pu montrer que la quantité d'azote totale expliquée, en partie (3.9%), la productivité au cours de la succession. Nous n'avons plus retrouvé cet effet dans les stades dynamiques pris un à un. Dans les pelouses calcaires, cette ambiance géochimique conduit à des CEC saturées en ion Ca<sup>2+</sup>. Ce cation est un antagoniste du Magnésium (Mg<sup>2+</sup>). Il était donc logique de trouver une relation croissant entre la quantité de Mg<sup>2+</sup> et la richesse spécifique. En revanche, nous n'avons pas mis en évidence de relation avec le phosphore (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>), pourtant peu disponible dans ces écosystèmes. Ceci est vraisemblablement dû à la réalisation de nombreuses symbioses mycorhiziennes qui améliorent la nutrition phosphatée, comme l'ont constaté de nombreux auteurs (Read 1991, Francis & Read 1995, Van der Heijden *et al.* 1998a, Van der Heijden *et al.* 2003). Nos résultats confirment que les mécanismes en jeu dans la régulation de la richesse spécifique des pelouses sont avant tout des causes proximales comme la topographie et l'accès aux ressources limitantes. D'autres travaux montrent que l'épaisseur et la qualité de la litière constitue une barrière physique et chimique au recrutement et réduisent le nombre de niches écologiques disponibles (Hector *et al.* 2000, Grace 2001).

Dans les fruticées, nos résultats supportent les théories récentes qui montrent l'importance de la régulation du pool d'espèces par des ressources directes (Wright 1983, O'Brien *et al.* 2000). La théorie « énergie-espèces » stipule que le pool taxonomique régional est très fortement lié à l'ETP, elle-même très fortement corrélée à la productivité (Rosenzweig 1995). Cependant, la relation observée, dans notre cas avec l'ETP du mois d'août, n'explique qu'un faible pourcentage de variation (27%). Ceci est imputable, d'une part, à l'indétermination du pool spécifique à petite échelle (0.25m<sup>2</sup>). D'autre part, le couvert des arbustes (*Sorbus aria*) et ligneux bas

(*Genista cinerea*) doit être également pris en compte dans la réduction de la richesse spécifique.

Dans les forêts récentes et anciennes, la relation entre richesse spécifique et biomasse est unimodale, mais dépend du niveau de perturbation (pâturé *versus* non pâturé). La relation log-linéaire croissante observée est sous la dépendance de la ressource lumineuse, comme le constate également Schaffers (2002). Les forêts anciennes étudiées sont des hêtraies-sapinières en phase de maturité, présentant une grande complexité architecturale. Les forêts récentes sont, au contraire, des formations forestières présentant un couvert arborescent dense et peu ou pas étagé.

#### III.1.4.3 Implications pour la gestion des espaces naturels

Le contrôle de l'antécédent cultural et de l'échelle de productivité permet de mieux interpréter le lien causal entre richesse spécifique et biomasse. Le plan d'échantillonnage probabiliste, bâti sous SIG, peut nous permettre de prédire la productivité à l'échelle du paysage car l'âge du plus vieux ligneux est très fortement corrélé à la date estimée d'abandon. Cette approche peut se révéler pertinente dans le contexte du réchauffement climatique globale, puisque la productivité est sous le contrôle étroit de l'ETP.

Dans les complexes pastoraux, le risque de monopolisation des ressources et de l'espace par des espèces envahissantes, ici *Brachypodium pinnatum*, est réel, même pour de faible niveau de productivité. Dans des systèmes où le pastoralisme est une longue tradition, nos travaux confirment que la non-gestion conduit vraisemblablement à une baisse de la productivité et de la richesse spécifique.

Dans les complexes forestiers, toute ouverture et complexification de la canopée est un facteur de diversification du tapis herbacé.

## III.2 BANQUE DE GRAINES DU SOL ET VEGETATION DANS LES ALPES DU SUD FRANCAISES : EFFETS DES FACTEURS HISTORICO-ECOLOGIQUES

### III.2.1 Introduction

Longtemps sous-estimée en biologie, donc peu étudiée, la banque de graines du sol occupe pourtant une place majeure dans la dynamique de la végétation (Harper 1977, Grime 1979, Leck *et al.* 1989, Thompson 2000). Il est donc opportun d'inclure son étude dans celle des communautés végétales. Une question cruciale dans l'écologie des communautés végétales est de connaître la contribution de la banque de graines à la régénération de la végétation en place. La capacité des plantes à persister à l'état de graine dans le sol est une propriété fonctionnelle intéressante. Véritable mémoire séminale des communautés, elle peut être considérée comme un réservoir potentiel de population, une « dispersion dans le temps » (Harper 1977) avec, pour corollaire, une augmentation de la variabilité génétique et de sa stabilité, bien que cette dernière puisse être considérée comme un fardeau génétique dans la perspective du réchauffement climatique (Templeton & Levin 1979, McGraw *et al.* 1991).

Néanmoins, cette persistance dans le sol a des conséquences sur la dynamique des populations et des communautés (Leck *et al.* 1989). L'accumulation de graines dans le sol permet le maintien de populations dans un écosystème donné. Cette persistance peut améliorer la résilience des communautés face aux perturbations. La banque de graines du sol représente alors une stratégie de régénération qui maximise la valeur adaptative des populations face aux variations stochastiques de l'environnement (Grime & Hillier 2000). Il doit donc exister une pression sélective de l'expression de la banque de graines, qui soit sensible aux facteurs écologiques. Des conditions adéquates doivent permettre l'expression de la banque de graines du sol. Or la valeur adaptative est améliorée lorsque les graines germent dans des conditions favorables et deviennent dormantes dans le cas contraire. Les conditions optimales de germination diffèrent d'espèces à espèces quant aux facteurs écologiques limitants dans l'écosystème et, de graines à graines selon des caractéristiques issues des pieds-mères. Les réponses différentes des graines soumises à de larges gammes de conditions écologiques sont propices à mettre en évidence les mécanismes de levée de dormance. La banque de graines est alors la révélatrice partielle de ces processus en offrant la possibilité de comprendre le rôle de la dormance comme une stratégie adaptative. Deux types de dormances sont distingués. Les dormances primaires apparaissent avant ou pendant la maturation morphologique des semences, et existent dès la libération de celles-ci. Les dormances secondaires ou induites se manifestent après l'imbibition des semences causée par des agents défavorables à la germination (Côme 1970). La dormance n'est pas corrélée à la longévité des graines (Baskin & Baskin 1998). La dormance n'est ni nécessaire ni suffisante pour permettre la persistance des graines dans le sol. Des espèces peuvent être persistantes sans être dormantes (Baskin & Baskin 1998). Néanmoins, la dormance physique (Baskin & Baskin 1998) ou quiescence (Murdoch & Ellis 2000) semble jouer un grand rôle dans la persistance des graines. La dormance peut, par conséquent, ne pas être identifiée en l'absence de germination. La survie des graines dans le sol ne dépend pas exclusivement de leur état de dormance, encore faut-il quelles soient viables. Sur la base de Grime (1979), Bakker *et al.* (1996) et Thompson *et al.* (1997), les banques de graines du sol sont classées en trois catégories, (i) transitoire lorsque la viabilité des graines n'excède pas une année, (ii) persistante à court terme, lorsque la viabilité est comprise entre un et cinq ans (iii) persistante à long terme lorsque la viabilité excède cinq ans.

La contribution potentielle de la banque de graines du sol au pool taxonomique exprimée dans la végétation est le résultat des interactions entre la composition de la banque de graines et les conditions environnementales. Ainsi, de faibles ou de fortes corrélations ont été constatées selon le stade dynamique ou l'âge de la succession (Dutoit & Alard 1996, Lunt 1997, Davies & Waite 1998, Hanlon *et al.* 1998). De là, plusieurs généralisations ont été émises quant à la densité, richesse et composition de la banque de graines au cours des successions écologiques. Toutes sont fondamentalement reliées aux concepts de perturbation et de stress abiotique. Le rôle



des perturbations dans la structure et le fonctionnement des communautés végétales est largement reconnu (Connell & Slatyer 1977, Pickett *et al.* 1989). La composition et l'expression de la banque de graines répondent également à ces fluctuations (Lavorel *et al.* 1991, Berge & Hestmark 1997, Grandin 1998, Hanlon *et al.* 1998, Ferrandis *et al.* 2001a). Ainsi la similarité entre la banque de graines du sol et la végétation décroît au cours d'une succession. L'interprétation de cette dissimilarité réside dans deux processus majeurs. *Primo*, la stabilité de la composition de la végétation ne favorise pas la présence de graines persistantes dans les sols. *Secundo*, si la composition n'est pas stable, des espèces des stades antérieurs de la succession sont présentes dans la banque de graines du sol.

Or, les actions anthropiques ne sont pas sans interférer avec les régimes de perturbations naturelles. Le pâturage reflète et caractérise un facteur anthropique bien particulier. La plupart des travaux démontrent que la richesse taxonomique et l'équitabilité sont maximales au sein de pelouses pour des niveaux moyens de perturbations (Dutoit 1995, Barbaro *et al.* 2001, Dupré & Diekmann 2001). L'effet du pâturage sur la banque de graines du sol est, par contre, sujet à controverse. Pour certains auteurs (Harper 1977, Bertiller 1992, Russi *et al.* 1992, Fischer & Matthies 1998, Mayor *et al.* 1999), le pâturage augmente la taille de la banque de graines du sol via (i) le piétinement, qui favorise l'enfouissement des graines (ii) la dormance induite par le passage dans le tractus digestif du bétail (iii) l'abrutissement, qui augmente la production de graines par individu. Pour Meissner & Facelli (1999), les espaces non pâturés ne se distinguent pas des espaces pastoraux, ou bien ont une banque de graines plus riche et plus dense (Ortega *et al.* 1997, Erkkila 1998).

En revanche, un consensus semble se dégager après abandon du pastoralisme i.e. au cours des successions secondaires, sur les modalités de la composition et de la densité de la banque de graines du sol. La banque de graines est souvent riche et dense juste après abandon (Lavorel *et al.* 1991, Falinska 1999) puis sa densité et sa richesse décroissent progressivement avec le développement de la canopée (Dutoit & Alard 1996, Lunt 1997, Davies & Waite 1998, Leck & Leck 1998, Falinska 1999, Augusto *et al.* 2001). Dans les stades forestiers, la banque de graines du sol, outre sa faible densité, est essentiellement composée d'espèces pionnières issues des premiers stades de la succession (Warr *et al.* 1994, Dougall & Dodd 1997, Ashton *et al.* 1998, Hanlon *et al.* 1998, Hyatt & Sper 2000, Leckie *et al.* 2000) et, ce, même sous des peuplements denses. La majorité des graines des essences forestières climaciques ne disposent pas de mécanismes de dormance. Elles constituent surtout des banques de plantules (Harper 1977, Grime 1979, Kitajima & Fenner 2000). Quant aux espèces herbacées forestières, elles utilisent d'autres stratégies de reproduction. Dans le cas de la banque de graines du sol des forêts décidues tempérées primaires ou subnaturelles, les prédictions émises précédemment semblent invalidées (Jankowska-Blaszczuk & Grubb 1997, Leckie *et al.* 2000). La taille de la banque de graines reste faible en regard des autres écosystèmes, mais la richesse et la similarité sont nettement supérieures.

Si la similarité taxonomique entre la banque de graines du sol et la végétation décroît avec l'âge de la succession, les attributs vitaux et les valeurs indicatrices devraient suivre la même tendance. D'ailleurs les valeurs indicatrices de l'optimum écologique des espèces (Landolt 1977, Ellenberg *et al.* 1992) permettent de démêler les causes allogéniques et autogéniques au cours d'une succession (Grandin 1998). Les espèces pionnières disposent de beaucoup de petites graines, persistantes ; les espèces des derniers stades de la succession ont peu de graines, souvent lourdes et constituent des banques de graines transitoires (Harper 1977, Thompson *et al.* 1998, Funes *et al.* 1999). Les changements des attributs vitaux dans la végétation, au cours de la succession, se reflètent donc dans la banque de graines du sol. Les valeurs indicatrices et les attributs vitaux, des espèces, constituant la banque de graines du sol, reflètent également des conditions écologiques antérieures, témoins de la dynamique de végétation passée (Grandin 1998) ou liées à l'ancien mode d'occupation du sol (Bossuyt *et al.* 2001). Le déterminisme de la structure et du fonctionnement de la banque de graines du sol est donc essentiellement basé sur les interactions avec la végétation en place, des traits biologiques spécifiques et des facteurs historiques. La reconstitution de l'histoire des régimes de perturbations est devenue un point de passage obligé dans la compréhension de la structure et de la dynamique des communautés végétales (Peterken & Game

1984, Bravard *et al.* 1986, Hermy 1994, Mc Cook 1994, Motzkin *et al.* 1999) et de leurs banques de graines associées (Bossuyt & Hermy 2001, Bossuyt *et al.* 2001, Ferrandis *et al.* 2001b).

La contribution de la banque de graines du sol, dans l'établissement, des populations, s'inscrit dans le débat central sur les conséquences de l'érosion de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes. En effet, la perte de richesse spécifique, à l'échelle des communautés et du paysage, pourrait être une indication de la perte probable des propriétés des écosystèmes provenant de l'incapacité de la végétation dominante en place à se régénérer (Grime & Hillier 2000). La banque de graines du sol constitue un réservoir génétique latent. Encore faut-il qu'elle soit capable de remplir ce rôle (i) par une bonne similarité avec la végétation en place (ii) qu'elle puisse s'exprimer par le maintien d'un régime de perturbations adéquates. Ainsi, l'érosion floristique, dans les espaces pastoraux voués à la déprise agricole peut avoir des conséquences à long terme sur le recrutement de la végétation dominante actuelle.

Nos travaux portent, à l'échelle du paysage, sur l'étude de la banque de graines du sol, au sein d'un espace montagnard sous influence méditerranéenne en déprise, selon un gradient de charge pastorale. La densité, la richesse et la similarité taxonomique, de la banque de graines du sol avec la végétation, au cours d'une succession soumise ou non au pâturage seront évalués. Le contexte particulier des montagnes sous influence méditerranéenne a été choisi pour deux raisons principales (i) la déprise agricole et pastorale, qui sévit dans ces massifs, provoque une rapide recolonisation ligneuse menaçant des habitats et des espèces à fort caractère patrimonial (Barbero & Quezel 1988) (ii) de nombreux travaux sur les banques de graines traitent de son évolution au cours de successions post-culturelles en zone méditerranéenne (Major & Pyott 1966, Lavorel *et al.* 1991, Lavorel & Lebreton 1992, Lavorel *et al.* 1993, Ortega *et al.* 1997, DeSimone & Zedler 2001, Ferrandis *et al.* 2001b), mais pas dans le contexte bioclimatique montagnard. Les hypothèses de travail consistent à considérer que (i) la densité et la richesse taxonomique du potentiel séminal du sol décroissent avec l'âge de la succession (ii) que la banque de graines du sol est moins dense et moins diversifiée dans un écosystème non pâturé (iii) que la similarité entre la banque de graines et la végétation décroît au cours de la succession (iv) que par conséquent la banque de graines du sol des forêts récentes diffère de celles des forêts anciennes. L'Ancien Mode d'Occupation du Sol (AMOS) sera pris en compte et discuté. La possibilité de restauration de la végétation à partir de la banque de graines du sol sera discutée. En considérant les différentes stratégies de reproduction et leurs modalités d'expression, ces travaux apportent une contribution originale aux modèles de succession issus de la déprise pastorale en zone montagnarde.

### III.2.2 Matériels et Méthodes

#### III.2.2.1 Site d'étude

L'étude a été réalisée dans le bassin versant du "Petit Buëch" situé dans les Hautes-Alpes à 44°35N', 6°12'E, à 10 km au nord-ouest de Gap. Ce site, d'une superficie totale de 57 km<sup>2</sup>, voit son altitude varier de 1050 à 2709 m. Les caractéristiques climatiques, issues du modèle AURELHY de Météo France (Benichou & Le Breton 1987); période 1961 à 1990) donnent des précipitations moyenne de 1138 ± 66 mm et une température annuelle moyenne de 5.9°C ± 1.0. L'hiver est rigoureux avec plus de 100 jours de gel. La neige est présente en moyenne 150 jours. Les synthèses climatiques prouvent le rattachement du bassin versant au climat montagnard méditerranéen soit au carrefour bioclimatique entre Alpes internes et externes (Ozenda 1985).

Ce site repose sur les assises géologiques calcaires du Jurassique et du Crétacé. Des associations végétales thermophiles et xérophiles des *Ononidetalia striateae* et des pelouses à Seslerie bleue du *Seslerietea albicantis* occupent la majeure partie de l'espace. La succession vers la forêt est assurée par des groupements des *Prunetalia spinosae* (*Amelanchierion ovalis* et *Berberidion*). Sur les versants nord et nord-ouest, les hêtraies-sapinières neutrophiles (*Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae*) constituent, entre 1300 et 1800 m, la végétation naturelle potentielle tandis qu'aux expositions chaudes, correspondent des hêtraies calcicoles relevant du *Cephalanthero-Fagion* (Rameau 1992).

Avec environ 20% de la flore française, ce site peut être considéré comme un « point chaud de diversité », comme en témoigne d'ailleurs la présence de cinq taxons endémiques stricts du territoire national. Dans le périmètre de la zone d'étude, 177 taxons sont considérés comme à haute valeur patrimoniale. Or, l'abandon du village de Chaudun au début du XX<sup>e</sup> siècle suivi de l'exode rural au milieu du XX<sup>e</sup>, ont conduit à une recolonisation ligneuse, de l'étage montagnard et subalpin, dans des zones jusque là vouées au pastoralisme. Cette succession post-culturelle menace la pérennité d'habitats et d'espèces végétales.

### III.2.2.2 Stratégie d'échantillonnage

La stratégie d'échantillonnage a été bâtie afin de distribuer les placettes en fonction du recouvrement de ligneux issus de la photointerprétation, en tenant compte de l'Ancien Mode d'Occupation du Sol issu du cadastre napoléonien datant de 1808, et de la charge pastorale actuelle, dans des conditions écologiques les plus homogènes possible.

#### III.2.2.2.1 Gradient de succession et prise en compte des antécédents cultureux

Trois missions de photographies aériennes, respectivement de 1948, 1971 et 1993 ont été orthorectifiées, puis interprétées selon les modalités du tableau LXI.

Tableau LXI. Distinction des différents stades physiologiques à partir des orthophotographies

Classes des orthophotographies	Occupation au sol
Strate basse homogène	Pelouse
Strate de hauteur médiane homogène, présence sporadique de ligneux haut	Fruticée
Strate haute dominante avec couvert non fermé	Forêt claire
Strate haute dominante avec couvert fermé et homogène	Forêt dense

Le croisement entre les stades physiologiques actuels et le cadastre napoléonien de 1808 a permis de caractériser la continuité des pratiques agro-sylvopastorales, selon les modalités du tableau LXII.

Tableau LXII. Table de critère pour la définition de la continuité historique

	1993	Pelouse	Fruticée	Forêt claire et dense
1808				
Près, pâturages Landes, labours		Pelouse	Fruticée	Forêt récente
Bois			Non étudié	Forêt ancienne

Les prélèvements ont été réalisés fin septembre 2001, lorsque la majorité des espèces ont terminé leur cycle de développement. Un inventaire exhaustif des spermaphytes selon la méthode phytosociologique (Braun-Blanquet 1932) a été réalisé durant la période de végétation précédente sur une surface de 100 m<sup>2</sup> pour les pelouses et fruticées et sur une surface de 400 m<sup>2</sup> pour les forêts récentes et forêts anciennes.

Pour chaque placette, le pH eau, la teneur en carbonates totaux, la teneur en calcaire actif, la CEC, Ca, Mg, K, le carbone organique, l'azote total et le phosphore assimilable (méthode Joret-Hébert) ont été analysés. Les prélèvements et les analyses ont été réalisés selon les normes en vigueur (Baize 2000, Gégout & Jabiol 2001). Les échantillons ont été traités par le laboratoire INRA d'analyses de sol d'Arras.

Dans les stades forestiers, un inventaire dendrométrique complet a été réalisé, avec un diamètre de précomptage de 7.5 cm. Un sondage à la tarière de Pressler a été réalisé, par placette, sur le plus gros ligneux d'un diamètre supérieur à celui du précomptage, afin d'estimer l'âge de la succession (Saïd & Gégout 2000).

Les prélèvements du sol, pour l'estimation de la banque de graines, ont été réalisés au centre de chaque quadrat par carottage à l'aide d'un cylindre métallique de 5 x 7,5 cm de diamètre. Les travaux antérieurs ont montré que la majorité des semences viables était contenue dans les cinq premiers cm de sol (Leck *et al.* 1989, Warr *et al.* 1994). Chaque échantillon de sol représente un volume de 220 cm<sup>3</sup> et une surface de 44.2 cm<sup>2</sup>. Au total, 28274 cm<sup>3</sup> de sol ont été prélevés, garantissant ainsi un volume suffisant de sol pour estimer la banque de graines du sol (Roberts 1981). Après extraction des carottes, les échantillons étaient traités dans les 24 h.

### III.2.2.3 Protocole germinatif

Deux techniques complémentaires ont été mises en place pour évaluer la richesse et la densité de la banque de graines. La technique basée sur l'émergence déterminait le nombre de graines capables de germer contenues dans le sol au moment du prélèvement. Il s'agit d'une méthode indirecte d'estimation. Or, l'émergence des plantules ne révélait pas toutes les semences viables du sol, certaines étaient dormantes et le risque de sous-estimation du potentiel de semence pouvait être important. C'est pourquoi, nous avons mis en place une seconde technique qui mesurait l'ensemble des graines du sol quelles soient vivantes ou non. Il s'agit d'une technique directe d'estimation. Ceci afin de confirmer que l'ensemble du pool de semences s'était bien exprimé au cours du protocole de levée de dormance.

Pour la méthode indirecte d'estimation, nous avons choisi de bâtir un protocole germinatif capable de transcrire des degrés d'intensité croissante de dormance. Après une période de séchage, 96 échantillons ont été concentrés, tamisés et mis en salle de culture. Les terrines (15 x 20 x 5 cm) ont été préparées avec un fond de sable et un mélange tamisé de 50% terreau et 50% tourbe. Le lit de semence était de 0.5 cm d'épaisseur. Afin de maximiser les chances de levée, un remuage systématique du lit de semences a été effectué. Pendant 90 jours, l'ensemble des terrines a été soumis un régime thermo- et photo-périodique de 16 heures (20°C/Jour) – 8 heures (10°C/Nuit). Cette première étape devait permettre de faire s'exprimer un premier lot de semences sans doute non dormantes. Ces conditions sont dites conditions standards de germination. Suit, le passage au froid humide qui est un pré-traitement courant utilisé pour déclencher la germination de semences dormantes (Côme 1970, 1975, Baskin & Baskin 1998). Les terrines ont été placées en chambre froide à 4°C (obscurité) et 98% d'humidité relative pendant 32 jours et ont été transférées en salle de culture pendant 30 jours. Ce traitement sera désigné « traitement par le froid humide ». Puis, pendant 29 jours, les terrines ont été imbibées tour à tour d'une solution d'acide gibbérélique (AG<sub>3</sub>) à 0.05% et une solution de nitrate de potassium (KNO<sub>3</sub>) à 0.2% (Côme 1970, 1975, Dutoit & Alard 1996, Baskin & Baskin 1998). Ce dernier traitement sera désigné « traitement chimique ». Quatre terrines témoins ont été installées au hasard dans la salle de culture afin de contrôler toute contamination extérieure. L'ensemble a été suivi quotidiennement les deux premières semaines ainsi qu'à chaque nouveau traitement, puis deux fois par semaine et a été maintenue en salle de culture jusqu'à identification indubitable du taxon. Des repotages successifs ont été parfois nécessaires jusqu'à la floraison pour s'assurer de l'identification. Malgré cela, un certain nombre de taxon n'ont pu être identifiés avec certitude jusqu'à l'espèce. C'est pourquoi, nous parlerons de richesse taxonomique plutôt que de richesse spécifique.

La méthode directe d'estimation se résumait, après tirage aléatoire d'un échantillon par placette (n=32), à la séparation physique des graines. Après une période de séchage, le lavage, puis des tamisages successifs pour concentration (tamis final de 0.2mm) ont permis, par examen à la loupe binoculaire, la numération des semences présentes. Un test de fermeté a été employé pour juger de leur viabilité (Thompson *et al.* 1997, Baskin & Baskin 1998).

La nomenclature taxonomique utilisée est celle de l'index synonymique de la flore de France (Kerguelen & Brisse 1994).

**III.2.2.4 Analyse des données**

Les densités de graines ont été représentées par leur moyennes  $\pm$  erreur standard. Pour les deux techniques d'estimation de la banque de graines du sol, l'ANOVA a été utilisé pour déterminer la part de variation de la densité de graines expliquée par les facteurs historico-écologiques et leurs interactions. Chaque ANOVA a été suivi de comparaisons multiples de moyenne par le test de Fischer. Compte tenu de la violation des suppositions de l'analyse de variance, une transformation de la forme  $Y' = \log(Y+1)$  a été retenue. Enfin, la densité et la richesse taxonomique de la végétation et de la banque de graines du sol, ont été comparées grâce à un modèle aléatoire emboîté. Ceci afin de déterminer si la localisation des sites au sein des « zones » pouvait expliquer une part de leurs variations.

Des traits biologiques ont été extraits de la bibliographie (Tab. LXIII ; Annexe. B). La base de données comprenait outre l'appartenance à la famille, des traits relatifs à la morphologie et aux stratégies tels la forme de vie (Grime *et al.* 1988), le type biologique (Pignatti 1982), la stratégie adaptative sensu Grime (Grime *et al.* 1988, Gachet *et al.* 2002), le type de mycorhization (Harley & Harley 1987). Puis, des traits biologiques relatifs à la régénération et à la dispersion des graines ont été estimés via la persistance dans la banque de graines (Thompson *et al.* 1997) et le mode de dissémination (Molinier & Muller 1936, Grime *et al.* 1988, Rameau *et al.* 1993). Enfin, la chorologie des taxons est prise en compte (Pignatti 1982). L'index de longévité des graines est calculé d'après la formule issue de Thompson *et al.* (1998).

*Tableau LXIII. Modalités des traits biologiques (base de données d'après (Molinier & Muller 1936, Landolt 1977, Pignatti 1982, Harley & Harley 1987, Grime et al. 1988, Rameau et al. 1993, Thompson et al. 1997, Gachet et al. 2002).*

Type de trait	Trait	Modalités
Morphologie et stratégie (plante adulte)	1. Forme de vie	a. Annuel et/ou bisannuel b. Perenne c. Ligneux
	2. Type biologique	a. Phanérophyte b. Chaméphyte c. Hémicryptophyte d. Géophyte e. Thérophyte
	3. Stratégie CSR	a. C, CR et CSR b. SC et S/CSR c. S d. SR et R
	4. Type de mycorhization	a. Absent b. VA, VA et ecto, VA et ectendo c. Incertain
Régénération et dispersion (graine)	5. Persistance dans la banque de graines	a. Transitoire b. Persistante à court terme c. Persistante à long terme
	6. Mode de dissémination	a. Anémochorie, hydrochorie b. Auto- et barochorie c. Zoochorie
Autres traits	7. Chorologie	a. Cosmopolite, subcosmopolite, paléotropicale b. Eurasiatique, européen, atlantique

- c. Eurosibérien, circumboréale et arctique
- d. Orophyte européen, eurasiatique et méditerranéen
- e. Méditerranéen s.l. et endémique

Les valeurs indicatrices pondérées de Landolt (1977) pour la lumière, l'azote, l'humidité et l'acidité ont été calculées, à l'échelle des quadrats, pour chaque combinaison de facteurs historico-écologiques selon la formule :

$$V_i = \sum_{i=1}^n \frac{(v_i y_i)}{y_i}$$

Avec  $y_i$ , la densité de l'espèce  $i$  dans la placette et  $v_i$  la valeur indicatrice de l'espèce.

Les liaisons entre les différents traitements appliqués à la banque de graines du sol, les facteurs historico-écologiques et les traits biologiques ont été traitées par des tests d'indépendance du  $\chi^2$ .

La similarité entre la banque de graines du sol et la végétation a été mesurée par l'indice de similarité de Sørensen. Cet indice a été retenu car il traite des données en absence/présence, étant donné l'impossibilité d'estimer avec la même échelle d'abondance la banque de graines du sol et la végétation en place. Cet indice donne par conséquent le même poids à tous les taxons. Cette similarité permettra de comparer des sites, de même antécédents culturels, ayant des trajectoires dynamiques aujourd'hui divergentes. Pour tester dans quelle mesure la variance inter-site de la composition de la végétation est reliée à la variation inter-site de la composition de la banque de graines du sol, nous avons procédé au calcul de corrélation entre matrice de distances. La corrélation ( $r_M$ ) et le test sont ceux de Mantel (Manly 1994). Une corrélation significative devrait indiquer que la composition de la banque de graines du sol peut être prédite par la composition de la végétation. Nous avons utilisé la distance de Jaccard pour les données de la banque de graines et de la végétation. Dans le but de tester si des déterminismes locaux ou globaux expliqués la variation inter-sites de la composition de la banque de graines du sol et celle de la végétation, nous avons également procédé au calcul et au test des corrélations entre matrice de distances pédologiques, environnementales (altitude, exposition pente, rayonnement solaire global annuel) et géographiques avec celles de la végétation et de la banque de graines. Pour les variables pédologiques et environnementales, les matrices de distances sont calculées à partir des tables normées d'ACP. La distance spatiale est la simple distance canonique entre les placettes.

Les données ont été traitées sous S-plus 2000 (MathSoft 1999) pour la statistique inférentielle et sous ADE 4 pour les matrices de distances et les tests et corrélations de Mantel (Thioulouse *et al.* 1997).

### III.2.3 Résultats

#### III.2.3.1 Etalonnage de l'âge du plus gros ligneux sur les stades dynamiques selon la pression pastorale

La relation linéaire, entre l'âge du plus vieux ligneux et la date d'abandon estimée par les photographies aériennes ainsi que le cadastre napoléonien, est très forte ( $F_{31,4} = 19.75$ ,  $P < 0.0001$ ,  $r^2 = 0.86$ ). L'âge du plus vieux ligneux est significativement différent selon le stade dynamique ( $F_{31,3} = 87.1$ ,  $P=0$ ), et la charge pastorale ( $F_{30,1} = 3.92$ ,  $P < 0.05$ ). Dans les zones pâturées, aucun ligneux n'a un diamètre supérieur ou égal à 7.5 cm dans les pelouses et fruticées, dans les forêts récentes l'âge du plus vieux ligneux est de  $79.8 \pm 19$  ans, et de  $154.2 \pm 19$  ans dans les forêts anciennes. Dans les zones non pâturées, l'âge moyen du plus vieux ligneux des pelouses est de  $5.5 \pm 19$  ans et de  $23.5 \pm 19$  ans pour les fruticées. Les plus vieux ligneux des forêts récentes ont, en moyenne,  $95 \pm 19$  ans et ceux  $185 \pm 19$  ans dans les forêts anciennes. Pour ces dernières, l'âge maximum mesuré est de 211 ans. Dans tous les cas, l'âge estimé du plus gros ligneux est toujours supérieur dans les zones non pâturées.

### III.2.3.2 Réponses de la richesse taxonomique et de la densité de graines du sol aux facteurs historico-écologiques

Au cours de la mise en culture, 835 individus ont germé dont 48 non identifiés (5.6%), au niveau du genre. 787 individus, issus de 110 taxons répartis dans 32 familles, ont été analysés (Tab. LXIV). 50% des germinations appartenaient respectivement au *Caryophyllaceae* (17%), *Brassicaceae* (13.5%), *Rosaceae* (10%) et *Lamiaceae* (8.6%). *Poaceae*, *Juncaceae*, et *Cyperaceae* ne représentaient que 9.1% des germinations. La seule *Iridaceae*, *Crocus versicolor*, n'a levé qu'après le traitement chimique. 25% des *Cistaceae* ont levé après le traitement au froid humide, puis 25% après l'imbibation avec l'acide gibbérélique. 25% des germinations de *Violaceae* et 30% des *Fabaceae* ont eu lieu après le passage au froid humide.

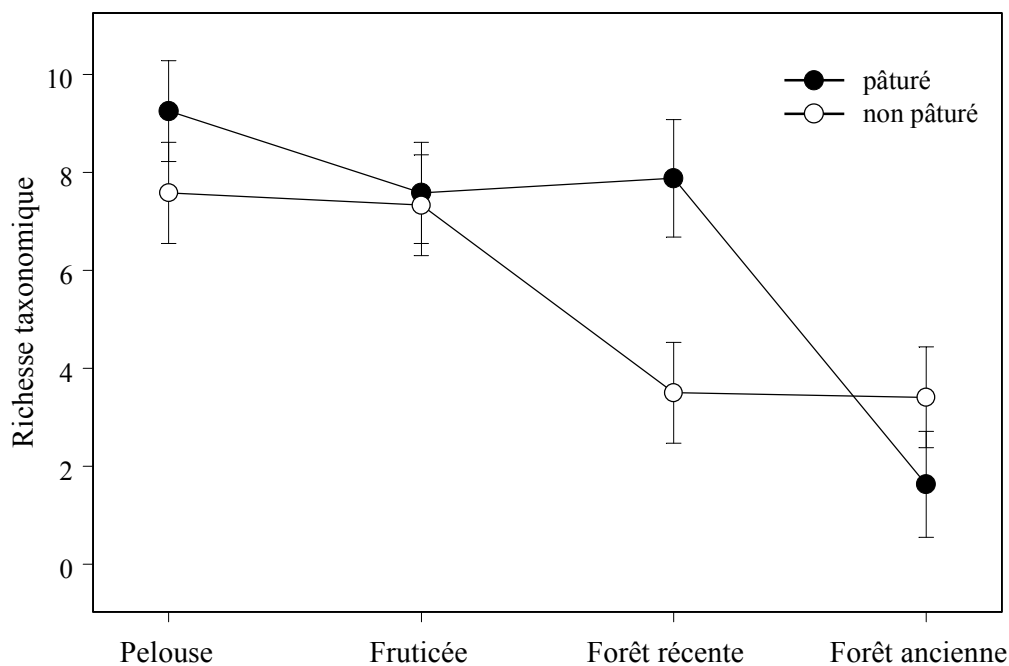


Figure 61 : Richesse taxonomique de la végétation par quadrat selon le stade dynamique et la charge pastorale. (moyenne  $\pm$  SE).

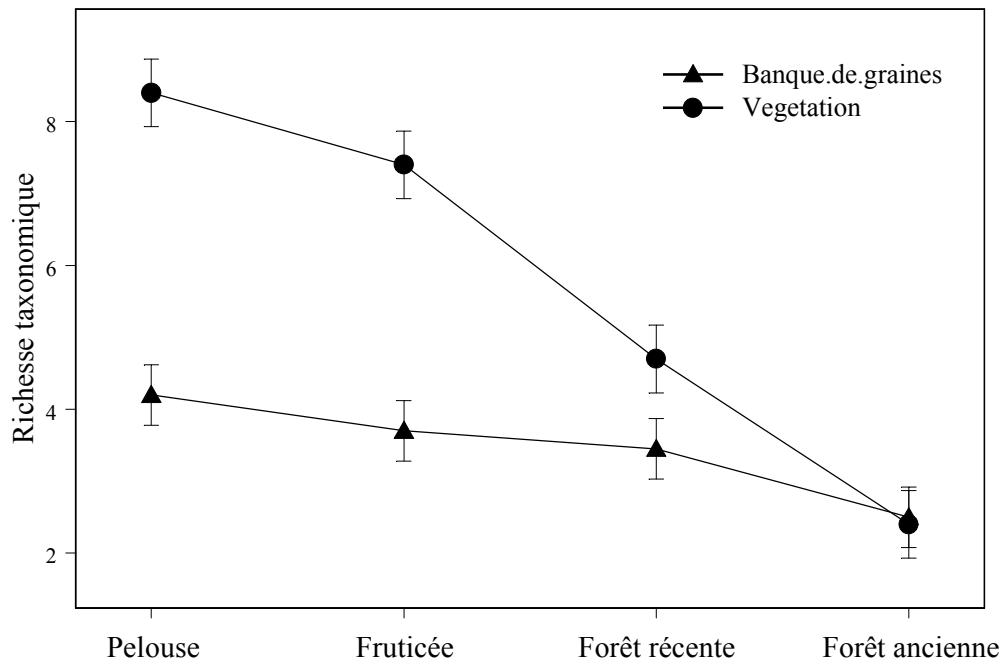


Figure 62 : Evolution de la richesse taxonomique par quadrat selon le stade dynamique au sein de la végétation et de la banque de graines du sol (méthode indirecte, germination totale)(moyenne  $\pm$  SE).

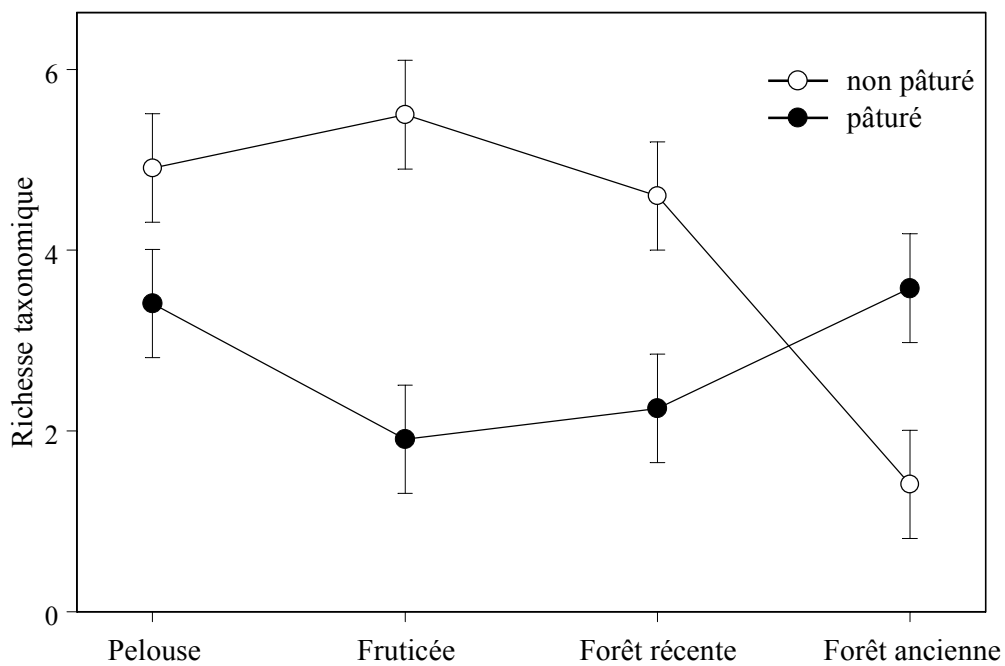


Figure 63 : Richesse taxonomique de la banque de graine par quadrat (méthode indirecte, germination totale) selon le stade dynamique et la charge pastorale (moyenne  $\pm$  SE).



## III. INFLUENCE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE SUR LE FONCTIONNEMENT

Tableau LXIV. Répartition taxonomique par nombre de germinations (à l'issu du protocole germinatif) selon les facteurs historico-écologiques (\* = taxon présent dans la végétation).

Taxons	Pâturé				Non pâturé			
	pelouse	fruticée	forêt récente	forêt ancienne	pelouse	fruticée	forêt récente	forêt ancienne
<i>Acinos alpinus</i>	3	-	-	-	4	2	-	-
<i>Agrostis stolonifera</i>	3	-	-	2	1	1	-	-
<i>Ajuga reptans</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Antennaria dioica</i> *	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Arabis alpina</i>	-	-	-	20	-	-	20	-
<i>Arabis hirsuta</i> *	8	3	1	-	7	3	44	-
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1	14	1	1	39	36	-	-
<i>Calamintha grandiflora</i> *	-	-	-	-	1	-	-	2
<i>Campanula persicifolia</i>	-	-	-	5	-	-	-	-
<i>Campanula rhomboidalis</i> *	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Campanula rotundifolia</i> *	13	1	-	10	8	1	3	-
<i>Carex ornithopoda</i>	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Carex sp.</i>	1	-	-	-	6	-	1	-
<i>Catananche caerulea</i> *	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Cerastium arvense</i> subsp. <i>strictum</i>	-	-	-	1	-	1	1	-
<i>Cerastium fontanum</i>	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Cerastium sp.</i>	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Clinopodium vulgare</i>	-	-	-	5	-	1	-	-
<i>Crocus versicolor</i>	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i> *	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Digitalis lutea</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Dipsacus fullonum</i>	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Epilobium angustifolium</i> *	-	-	-	1	-	-	1	-
<i>Epilobium montanum</i> *	-	-	2	1	1	-	12	-
<i>Epilobium sp.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Euphorbia cyparissias</i> *	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Fallopia convolvulus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Festuca sp.</i>	-	3	-	-	-	1	-	-
<i>Fragaria vesca</i> *	-	-	-	6	-	-	-	1
<i>Galium aristatum</i> *	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Galium obliquum</i>	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Galium sp.</i>	-	-	-	-	2	1	-	-
<i>Galium timeroyi</i>	2	1	-	-	1	10	-	-
<i>Genista pilosa</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Geranium pyrenaicum</i>	-	-	-	-	-	-	3	-
<i>Geranium robertianum</i> *	-	-	-	2	-	-	1	-
<i>Gypsophila repens</i>	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helianthemum oelandicum</i>	-	1	-	-	3	-	-	-
<i>Hippocrepis comosa</i> *	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Hypericum perforatum</i>	12	-	-	-	-	4	-	-
<i>Juncus effusus</i>	1	1	-	-	-	-	2	-

III. INFLUENCE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE SUR LE FONCTIONNEMENT

Juncus inflexus	-	1	-	-	-	-	-	-
Juncus sp.	-	-	-	-	-	1	1	-
Laburnum alpinum*	-	-	-	-	-	-	-	1
Lamium maculatum	1	-	-	-	-	-	-	-
Lamium sp.	-	-	-	-	-	1	-	-
Lathyrus pratensis*	-	-	1	-	-	-	-	-
Leucanthemum sp.	1	-	-	-	3	-	-	-
Linum suffruticosum subsp. appressum*	-	-	-	-	2	-	-	-
Lotus corniculatus*	-	-	-	-	-	-	1	-
Luzula nivea*	-	-	-	-	-	-	2	3
Luzula nutans*	3	-	-	-	9	-	-	-
Luzula sp.	1	-	-	-	-	-	-	-
Medicago lupulina*	-	-	-	-	-	-	1	-
Moehringia trinervia	-	-	14	-	-	-	3	-
Molinia caerulea	-	1	-	-	-	-	-	-
Mycelis muralis*	-	-	-	1	-	-	5	-
Myosotis alpestris*	-	-	-	-	2	-	-	-
Myosotis decumbens	-	-	2	-	-	-	-	-
Myosotis sp.	-	-	-	-	-	1	-	-
Nepeta nepetella	11	-	-	-	1	1	-	-
Omalotheca sylvatica*	-	-	-	-	1	-	-	-
Picris hieracioides	-	-	-	-	-	-	3	-
Plantago atrata	17	-	-	-	-	-	-	-
Plantago major	1	-	1	-	1	-	-	-
Poa chaixii	2	-	-	1	-	-	-	-
Poa nemoralis*	-	-	-	-	-	-	11	-
Poa sp.	3	-	-	6	2	-	1	-
Polygonum persicaria	-	1	-	-	-	1	-	-
Potentilla neumanniana*	1	1	-	-	-	-	-	-
Potentilla rupestris	-	-	-	2	-	-	-	-
Potentilla sp.	-	7	1	-	2	-	-	-
Ranunculus aduncus*	-	-	-	-	-	-	1	-
Ranunculus bulbosus*	-	-	1	-	-	9	-	-
Reseda phyteuma	1	-	-	-	-	-	-	-
Ribes alpinum*	-	-	-	1	-	-	-	-
Rubus idaeus*	-	-	5	15	1	-	9	27
Rumex acetosella	-	-	-	-	-	1	-	-
Sambucus racemosa*	-	-	-	-	-	-	4	1
Saxifraga exarata	-	-	-	-	1	-	-	-
Saxifraga sp.	-	-	-	-	5	-	-	-
Sedum acre*	-	1	-	-	1	2	-	-
Sedum album*	-	-	-	-	-	3	-	-
Sedum dasyphyllum	-	-	-	-	-	5	-	-
Sedum sexangulare	-	1	-	-	2	-	-	-
Senecio viscosus	-	-	-	-	-	-	1	-
Silene acaulis	1	-	-	-	-	-	-	-

### III. INFLUENCE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE SUR LE FONCTIONNEMENT

Silene dioica*	-	-	11	-	-	-	1	-
Silene vulgaris	-	-	-	1	-	-	-	-
Sonchus asper	-	-	2	-	-	-	-	-
Stachys recta*	-	-	-	1	-	5	-	-
Stellaria nemorum*	-	-	4	-	-	-	-	-
Stellaria sp.	-	-	-	-	-	1	-	-
Taraxacum officinale*	1	-	-	-	-	-	1	1
Teucrium chamaedrys*	-	1	-	-	-	8	-	-
Thymus serpyllum*	-	2	-	-	1	8	-	-
Thymus vulgaris*	-	-	-	-	-	9	-	-
Trifolium pratense	-	-	-	-	-	-	2	-
Trifolium repens	-	-	-	-	-	2	-	-
Trifolium sp.	-	-	1	-	-	-	1	-
Urtica dioica*	-	-	-	1	2	-	38	-
Verbascum lychnitis*	-	-	-	-	22	4	-	-
Verbascum sp.	9	-	-	1	-	2	4	-
Verbena officinalis	-	-	-	-	1	-	-	-
Veronica chamaedrys*	-	-	2	1	-	1	-	-
Veronica officinalis*	-	-	2	-	-	-	-	-
Veronica persica	-	-	-	1	-	1	-	-
Veronica serpyllifolia	-	-	1	-	-	-	-	-
Veronica sp.	-	-	2	-	-	10	-	-
Viola reichenbachiana*	-	-	-	8	-	-	-	-
Richesse totale	25	17	20	24	34	34	35	8
Nbre. Total.	99	41	56	94	137	139	184	37

Au total, 360 taxons ont été recensés dans la végétation et la banque de graines du sol, 64 d'entre eux (18%) ont été observés uniquement dans la banque de graines (Tab. LXV). La contribution de la banque de graines du sol au pool taxonomique régional est donc loin d'être négligeable. Parmi ces 64 taxons, 11 d'entre eux ont été recensés pour la première fois dans le bassin versant. Il s'agit de *Cerastium fontanum*, *Dipsacus fullonum*, *Fallopia convulvulus*, *Galium timeroyi*, *Juncus effusus* et *J. inflexus*, *Lamium maculatum*, *Reseda phyteuma*, *Sonchus asper*, *Veronica persica* et *V. serpyllifolia*. Ce sont toutes des espèces rudérales, pionnières, à stratégie adaptative de type *r*. La valeur patrimoniale de la flore exprimée dans la banque de graines est faible. Aucun taxon issu de la banque de graines du sol ne bénéficie de statut ou mesure de protection.

La richesse taxonomique de la végétation et de la banque de graines dépend du stade dynamique ( $F=31.98$ ,  $P=0.001$  et  $F=2.68$ ,  $P=0.05$ ) à l'échelle du quadrat (Figure. 61, 62) mais pas à l'échelle de la placette ( $F=1.54$ ,  $P=0.22$  et  $F=1.45$ ,  $P=0.25$ ). La charge pastorale n'a pas d'effet sur la richesse taxonomique de la végétation aussi bien à l'échelle du quadrat que de la placette, en revanche, elle devient significative pour la richesse taxonomique de la banque de graines à l'échelle du quadrat ( $F=9.66$ ,  $P<0.01$ , Figure. 63). L'interaction entre le stade dynamique et la pression pastorale est significative à l'échelle du quadrat tant dans la végétation que dans la banque de graines (Figure.61 et 63). Dans les zones non pâturées, la richesse taxonomique décroît en fonction du stade dynamique tant dans la banque de graines que dans la végétation. Dans les zones pâturées, la richesse taxonomique de la végétation suit la même tendance. En revanche, celle de la banque de graines accuse une forme en U, avec les maxima dans les pelouses et forêts anciennes (Figure.63).

### III. INFLUENCE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE SUR LE FONCTIONNEMENT

Tableau LXV. Apport de la banque de graine au pool taxonomique total et variation de sa richesse au cours d'une succession dans les Alpes du Sud

Stade dynamique	Pâturage	Richesse taxonomique totale	Taxa présent dans la végétation	Taxa dans la végétation et la banque de graines du sol	Taxa présent dans la banque de graines du sol (%)
Pelouse	Présent	108	83	2	23 (21%)
	Absent	129	96	5	29 (22%)
Fruticée	Présent	99	82	6	11 (11%)
	Absent	130	96	11	23 (18%)
Forêt récente	Présent	106	86	7	13 (12%)
	Absent	127	92	14	21 (17%)
Forêt ancienne	Présent	88	64	8	16 (18%)
	Absent	69	61	3	5 (7%)
Total		360	251	46	64 (18%)

La moyenne totale du nombre de germinations est de  $1856 \pm 232$  graines.m<sup>-2</sup>, variant de  $1236 \pm 465$  graines.m<sup>-2</sup> dans les forêts anciennes à  $2264 \pm 465$  graines.m<sup>-2</sup> dans les forêts récentes. 70% des taxons ont produit moins de 5 germinations à travers l'ensemble des sites et 12 taxons ont produit plus de 68% de l'ensemble des germinations. La densité de graines du sol était significativement supérieure dans les zones pâturées ( $F=4.88$ ,  $P=0.029$ ). Elle variait significativement avec les stades dynamiques dans les milieux non pâturés ( $F=3.14$ ,  $P=0.03$ ) (Figure.64). Dans ces zones, la densité de graines des forêts anciennes était significativement inférieure à celle de tous les autres stades ( $P<0.05$ , LSD Fisher). La densité de graines a varié significativement entre les placettes à l'intérieur d'une même combinaison de facteurs ( $F=2.92$ ,  $P<0.001$ ), suggérant que la distribution des graines soit hétérogène au sein d'une même combinaison de facteurs historico-écologiques.

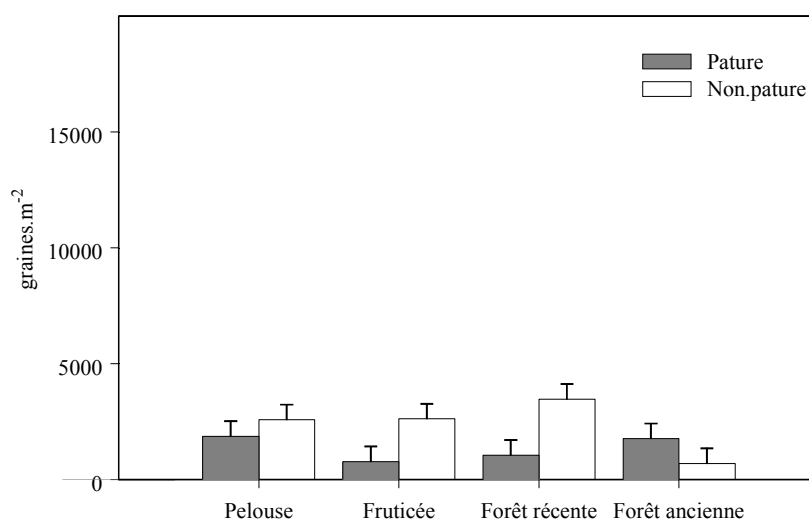


Figure 64 : Densité de la banque de graine (graines.m<sup>-2</sup>) selon le stade dynamique et la charge pastorale (méthode indirecte, germination totale) (moyenne  $\pm$  SE).

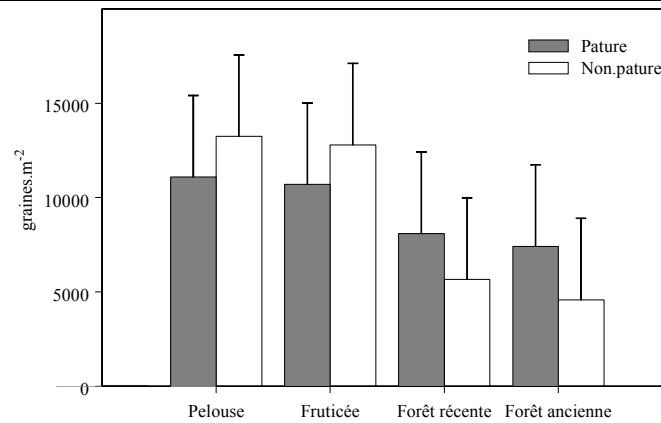


Figure 65 : Densité de la banque de graine (graines.m<sup>-2</sup>) selon le stade dynamique et la charge pastorale (méthode directe, nombre de graine totale) (moyenne ± SE).

La densité de graines totale estimée par la méthode directe était en moyenne de  $9198 \pm 4054$  graines.m<sup>-2</sup>. Elle variait en moyenne de  $13244 \pm 4324$  graines.m<sup>-2</sup> dans les pelouses non pâturées à  $4584 \pm 4324$  graines.m<sup>-2</sup> dans les forêts anciennes non pâturées. Cette densité ne différait pas significativement entre les stades dynamiques ( $F=0.87$ ,  $P=0.46$ ), ni sous l'effet de la pression pastorale ( $F=0.22$ ,  $P=0.64$ ) (Figure. 65).

La densité estimée de graines viables était en moyenne de  $2433 \pm 322$ . Elle passait en moyenne de  $1131 \pm 870$  dans les forêts récentes non pâturées à  $4414 \pm 870$  dans les fruticées non pâturées. Cette densité ne différait, ni sous l'effet du stade dynamique ( $F=2.34$ ,  $P=0.09$ ), ni sous l'effet de la pression pastorale ( $F=0.25$ ,  $P=0.61$ ) (Figure. 66). En revanche, au sein des zones non pâturées, la densité de graines viables dans les forêts récentes était significativement inférieure à celle des pelouses et des fruticées (LSD Fischer,  $P<0.05$ ) (Figure.66). La densité totale de graines était toujours supérieure à celle de la densité de graines estimée par la technique de l'émergence (Figure.64 et 65). Cette dernière était systématiquement inférieure à celle des graines viables, exceptées dans les forêts récentes. L'ajustement entre densité de graines germées et viables est correct pour les pelouses non pâturées avec respectivement  $2585 \pm 658$  et  $2773 \pm 870$  graines.m<sup>-2</sup>. Cet ajustement était également correct entre les forêts anciennes non pâturées, avec respectivement  $1773 \pm 658$  et  $2150 \pm 870$  graines.m<sup>-2</sup> (Figure.64 et 65).

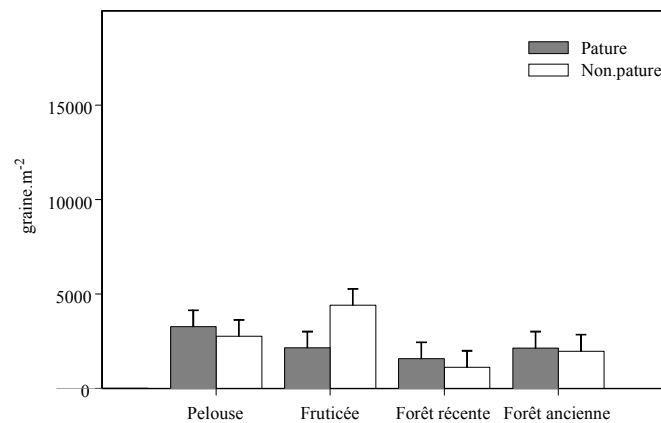


Figure 66 : Densité de la banque de graine (graines.m<sup>-2</sup>) selon le stade dynamique et la charge pastorale (méthode directe, nombre de graine viable) (moyenne ± SE).

**III.2.3.3 Réponses des facteurs historico-écologiques vis à vis du protocole germinatif**

A l'exception des forêts récentes où aucune germination n'a été observée après le traitement chimique, les germinations sont apparues sur l'ensemble de la succession, quelque soit le traitement appliqué. Les germinations en conditions standards ont été les plus nombreuses (94.9%). La stratification au froid humide a permis la levée de 3.6% des semences présentes. Celles-ci étaient issues à 35% des forêts récentes, 28.5% des fruticées, 21.4% des forêts anciennes et à 14.3% des pelouses. Après traitement chimique, les germinations provenaient de 42% des sites de pelouses, 33% des forêts anciennes et 25% des fruticées. Le lien entre traitement germinatif et stade dynamique était néanmoins non significatif ( $\chi^2=9.74$ ,  $df=6$ ,  $P=0.13$ ).

Le traitement germinatif différait significativement selon la charge pastorale ( $\chi^2=6.04$ ,  $df=2$ ,  $P<0.05$ ). En conditions standards, 35.9% des graines des sites pâturés ont germé contre 64.1% dans les sites non pâturés. Après le traitement au froid humide, 53.6% des graines des milieux pâturés ont germé contre 46.4% dans les zones hors pâturage. Après le traitement chimique, 58.4% des semences en milieux pâturés ont levé contre 41.6% dans les zones non pâturées.

Les facteurs historico-écologiques ont eu un effet significatif sur la germination, en conditions standards ( $\chi^2=99.89$ ,  $df=3$ ,  $P<0.001$ ), après traitement au froid humide ( $\chi^2=8.66$ ,  $df=3$ ,  $P<0.05$ ), mais pas après le traitement chimique ( $\chi^2=5.62$ ,  $df=2$ ,  $P=0.06$ ). En conditions standards, sur 747 germinations, 64% sont issues des sites non pâturés. Parmi ceux-ci, les forêts récentes (31%) et les pelouses (30%) constituaient la majorité des germinations, celles des forêts anciennes ne représentant que 16%. A l'inverse, dans les sites pâturés, elles contribuaient à hauteur de 32% de l'ensemble des germinations. La part majoritaire revenant aux germinations des pelouses (34.7%). Après traitement au froid humide, 54% des germinations provenaient des sites pâturés, dont 46.7% provenant des forêts récentes et 33.3% des forêts anciennes. Comme sous les conditions standards, les germinations de celles-ci contribuaient peu au pool germinatif des sites non pâturés (7.7%). Dans ces zones, les germinations des fruticées sont dominantes avec respectivement 53.8%. Elles sont suivies par celles des forêts récentes (23.1%), puis par celles des pelouses (15.4%).

**III.2.3.4 Relations entre traits biologiques et l'expression de la banque de graines du sol**

L'ensemble des traits biologiques testés répond de façon significatif au protocole germinatif, excepté les stratégies adaptatives *sensu* Grime et le type de mycorhization (Tab.LXVI). Pour la forme de vie, toutes les espèces annuelles et bisannuelles ont germé en conditions standards, soit 16% des germinations. Tous les ligneux se sont exprimés soit en conditions standards (11%) ou après le passage au froid humide (8%). Seules les espèces pérennes se sont encore exprimées après le traitement chimique. Parmi les types biologiques, 99% des thérophytes ont germé en conditions standards, soit 29% des germinations de ce traitement. Après le traitement au froid humide, les germinations étaient dominées par les hémicryptophytes (56%) et les chaméphytes (20%). Enfin, le traitement chimique a fait s'exprimer uniquement des géophytes (18%), des chaméphytes (36.4%) et des hémicryptophytes (45%). Comme précédemment, il est possible d'associer à chaque traitement germinatif, un type de banque de graines. En conditions standards, 61.9% des germinations ont une banque de graines persistantes à long terme. Après le traitement par le froid humide, ce sont 73.3% des taxons, présentant une banque de graines persistantes à court terme, qui se sont exprimés. Enfin, 75% des germinations, après traitement chimique, ont une banque de graines transitoires. Bien que significatif, le protocole germinatif ne permet pas d'associer un mode de dissémination privilégié. Les taxons de la banque de graines sont majoritairement anémochores. 62.2% ont germé en conditions standards. Les autochores, barochores et zoochores se sont surtout exprimés après le passage au froid humide, avec respectivement 32% et 36% des germinations. 63.6% des taxons germés, après le traitement chimique sont anémochores. Pour la chorologie, les taxons cosmopolites se sont majoritairement exprimés en conditions standards (24.6%). Après le passage au froid humide, trois principaux ensembles chorologiques se sont exprimés dans la banque de graines du sol, avec respectivement 44% de taxons européens, 28% de boréaux et 16% d'orophytes européens ou eurasiatiques.

### III. INFLUENCE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE SUR LE FONCTIONNEMENT

54.6% des germinations, après traitement chimique, sont des orophytes, y compris les méditerranéo-montagnardes.

Tableau LXVI. Expression de la banque de graines du sol selon les traits biologiques en fonction des traitements germinatifs appliqués (% , code des modalités en Tab.LXIII)

Traits biologiques	Modalités	Traitement germinatif			$\chi^2$ -test
		Conditions standards	Froid humide	Chimique	
Forme de vie	a.	<b>16.0</b>	0.0	0.0	9.25*
	b.	73.0	92.0	<b>100.0</b>	
	c.	11.0	8.0	0.0	
Type biologique	a.	<b>9.45</b>	8.0	0.0	44.01***
	b.	13.6	20.0	<b>36.4</b>	
	c.	46.0	<b>56.0</b>	45.0	
	d.	0.0	8.0	<b>18.0</b>	
	e.	<b>29.0</b>	8.0	0.0	
Persistance dans la banque de graines	a.	19.8	13.3	<b>75.0</b>	36.17***
	b.	18.3	<b>73.3</b>	0.0	
	c.	<b>61.9</b>	13.3	25.0	
Mode de dissémination	a.	62.2	32.0	<b>63.6</b>	11.92**
	b.	12.6	<b>32.0</b>	18.2	
	c.	25.2	<b>36.0</b>	18.2	
Chorologie	a.	<b>24.6</b>	4.0	9.0	24.63***
	b.	36.0	<b>44.0</b>	18.2	
	c.	22.0	<b>28.0</b>	9.0	
	d.	12.0	16.0	<b>54.6</b>	
	e.	5.4	8.0	<b>9.0</b>	

L'index de longévité de la banque de graines du sol est de 0.46 dans les forêts anciennes, 0.56 dans les forêts récentes et de 0.6 dans les fruticées et les pelouses. Cet index décroît de manière significative au cours de la succession ( $F=7.93$ ,  $P<0.001$ ). Il est significativement plus petit dans les forêts anciennes comparé aux autres stades dynamiques ( $P<0.05$ , Fisher LSD). L'effet croisé de la charge pastorale et du stade dynamique montre que l'index de longévité diminue avec l'âge de la succession ( $F=8.33$ ,  $P<0.001$ ) et ce, d'autant plus que le milieu est pâturé ( $F=9.34$ ,  $P<0.001$ ). Cependant, le terme d'interaction entre les deux facteurs est hautement significatif ( $F=7.29$ ,  $P<0.001$ ). D'une part, les fruticées pâturées ont un index de longévité supérieur à celui des fruticées non pâturées (0.65 contre 0.59). D'autre part, l'index de longévité de la banque de graines des forêts anciennes non pâturées devient très supérieur (0.66) à celui des autres stades dynamiques alors qu'il est inférieur dans les forêts anciennes pâturées (0.39).

#### III.2.3.5 Distance écologique, spatiale, similarité et ancienneté de l'état boisé

Les variations de composition de la banque de graines et de la végétation sont corrélées. La corrélation de Mantel est élevée et hautement significative ( $r_M = 0.406$ ,  $P<0.001$ ). La variabilité de la composition de la banque de graines du sol varie dans le même sens que celle de la végétation, et de façon prévisible. Aucune des variations des distances écologiques ou spatiales ne sont corrélées avec les variations de la composition de la banque de graines du sol, alors qu'elles le sont avec celles de la végétation (Tab.LXVII). Pour la composition de la végétation, la meilleure corrélation de Mantel est obtenue avec la matrice des variables environnementales ( $r_M=0.32$ ). La composition de la banque de graines du sol semble être directement et uniquement tributaire de celle de la végétation. Mais le poids de l'antécédent cultural joue un rôle non négligeable comme le montre le tableau LXVIII. Ainsi, les sites issus d'anciennes landes aujourd'hui en pelouses, fruticées ou forêts récentes ont

### III. INFLUENCE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE SUR LE FONCTIONNEMENT

des indices de Sørensen supérieurs aux sites ayant le même stade dynamique. Pour les sites d'anciens labours, les indices de Sørensen sont cependant inférieurs. Pour un même stade dynamique, la similarité entre banque de graines et végétation en place reste très faible au sein de chaque site. De 0.02 dans les pelouses, l'indice de Sørensen passe à 0.12 dans les fruticées, tombe à 0.06 dans les forêts récentes et 0.017 dans les forêts anciennes (Tab.LXVIII et Figure.64). Il varie significativement en fonction du stade dynamique ( $F=3.6$ ,  $P=0.02$ ) mais pas sous l'action du pâturage ( $F=0.2$ ,  $P=0.78$ ). Les stades forêts anciennes et fruticées, ainsi que pelouses et fruticées diffèrent significativement entre eux ( $P<0.05$ , LSD Fisher).

Tableau LXVII. *Corrélation entre matrices de distances écologiques, distances spatiales et matrice de similarité de la végétation (VG), de la banque de graines (BK) dans une succession des Alpes du Sud (Test de Mantel :  $P<0.001$ \*\*\*,  $P<0.01$ \*\* ,  $P<0.05$ \*, NS : non significatif)*

	VG	BK
Distance variables pédologiques	0.18***	0.08*
Distance variables mésologiques	0.32***	0.07 NS
Distance spatiale	0.23***	0.05 NS

Tableau LXVIII. *Indice de similarité de Sørensen selon l'ancien mode d'occupation du sol et le stade dynamique actuel dans une succession des Alpes du Sud*

		Landes		
		Pelouse	Fruticée	Forêt récente
Labours	Pelouse	<b>0.137</b>	0.125	0.133
	Fruticée	0.186	<b>0.213</b>	0
	Forêt récente	0	0	<b>0.051</b>

Sur les quatre valeurs indicatrices moyennes pondérées de Landolt, l'héliophilie et la nitrophilie diffèrent significativement entre la végétation et la banque de graines du sol, avec respectivement une moyenne de  $2.72 \pm 0.15$  et  $3.52 \pm 0.15$ . La valeur moyenne d'humidité est de  $2.18 \pm 0.15$  pour la végétation et de  $2.41 \pm 0.15$  pour la banque de graines. La valeur moyenne d'acidité est de  $3.13 \pm 0.15$  pour la végétation et de  $3.21 \pm 0.15$  pour la banque de graine. Les valeurs indicatrices de lumière diffèrent significativement au cours de la succession pour la végétation ( $F=12.79$ ,  $P<0.001$ ) et pour la banque de graines du sol ( $F=15.51$ ,  $P<0.001$ ) (Tab.LXIX). L'effet du pâturage sur ces valeurs indicatrices est non significatif tant pour la végétation que pour la banque de graines. Les valeurs indicatrices d'azote diffèrent significativement au cours de la succession pour la végétation ( $F=15.40$ ,  $P<0.001$ ) et pour la banque de graines du sol ( $F=4.53$ ,  $P<0.01$ ) (Tab.LXIX). L'effet du pâturage est non significatif pour les valeurs indicatrices d'azote. Les valeurs moyennes observées pour les taxons de la banque de graines sont toujours supérieures à celles de la végétation (Tab.LXIX).



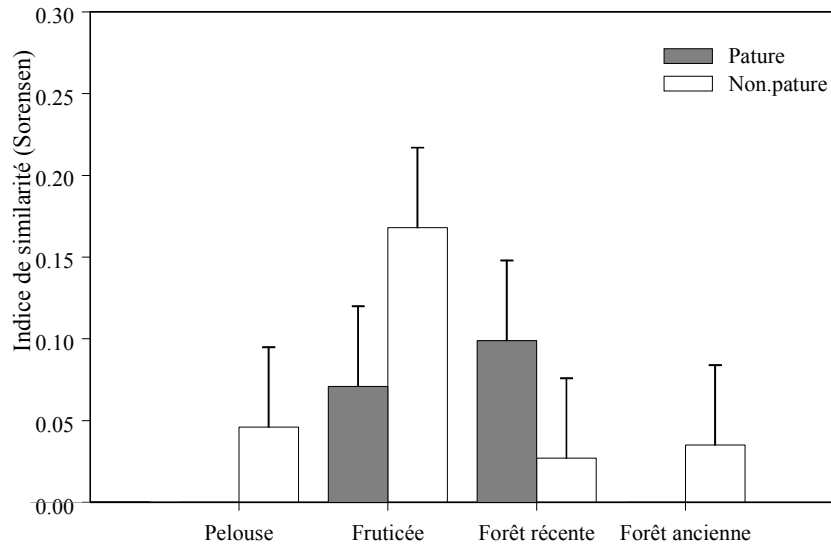


Figure 67 : Indice de similarité de Sørensen entre végétation et banque de graines du sol selon le stade dynamique et la pression pastorale au cours d'une succession dans les Alpes du Sud (moyenne  $\pm$  SE).

Sur les 20 espèces indicatrices de forêts anciennes (Chap. II.3), aucune n'était présente dans la banque de graines du sol. Si nous nous référons à une liste élargie des espèces indicatrices des forêts anciennes (Peterken & Game 1984, Hermy 1994, Jankowska-Blaszczuk & Grubb 1997, Wulf 1997), trois espèces, *Ajuga reptans*, *Veronica officinalis* et *Viola reichenbachiana* ont été observées dans la banque de graines. *Ajuga reptans* et *Veronica officinalis* sont présentes à la fois dans la banque de graines des forêts récentes et anciennes. *Viola reichenbachiana* est exclusive de celle des forêts anciennes. Dans ces dernières, 75% des taxons avaient moins de 5 germinations, contre 82% dans les forêts récentes. Quatre taxons ont contribué à 62% des germinations dans les forêts anciennes. Il s'agit, dans l'ordre décroissant, de *Rubus idaeus*, *Arabis alpina*, *Campanula rotundifolia* et *Viola reichenbachiana* (Tab. LXIV). Dans le même temps, *Arabis hirsuta*, *Urtica dioca*, *Arabis alpina* et *Moehringia trinervia* constituaient 51% des germinations des forêts récentes. La densité moyenne de graines des forêts récentes était de  $2264 \pm 487$  graines.m<sup>-2</sup>, contre  $1236 \pm 487$  graines.m<sup>-2</sup> dans les forêts anciennes. Dans les sites pâturés, la différence de densité moyenne entre forêts récentes et anciennes était plus faible ( $1056$  graines.m<sup>-2</sup> vs  $1773$  graines.m<sup>-2</sup>), qu'entre forêts récentes et anciennes des sites non pâturés ( $3472$  graines.m<sup>-2</sup> vs  $698$  graines.m<sup>-2</sup>). Seize espèces de la banque de graines étaient communes aux forêts anciennes et récentes (Tab. LXIV). Dans les sites pâturés, il s'agissait d'*Arenaria serpyllifolia*, *Epilobium montanum*, *Rubus idaeus* et *Veronica chamaedrys* ; dans les sites non pâturés, de *Luzula nivea*, *Rubus idaeus*, *Sambucus racemosa* et *Taraxacum officinale*. *Arabis alpina*, *Campanula rotundifolia*, *Cerastium arvense subsp. strictum*, *Epilobium angustifolium*, *Geranium robertianum*, *Mycelis muralis*, *Poa sp.*, *Rubus idaeus*, *Urtica dioca* et *Verbascum sp.* étaient communes aux forêts anciennes pâturées et aux forêts récentes non pâturées, indiquant un plus fort degré de similitude, comme le confirme l'indice de Sørensen (0.193). Dans les forêts anciennes, la richesse taxonomique était significativement inférieure dans les sites non pâturés, tant à l'échelle des quadrats ( $F=5.87$ ,  $P=0.005$ ) que des placettes ( $F=3.87$ ,  $P=0.05$ ) (Figure. 61). Cette observation restait valide pour les forêts récentes, mais uniquement à l'échelle des quadrats. Dans les sites non pâturés, la richesse taxonomique était significativement supérieure dans les forêts récentes, quelque soit l'échelle d'observation (Figure. 61).

Tableau LXIX. Comparaisons des valeurs indicatrices moyennes pondérées d'héliophilie et de nitrophilie (Landolt 1977) pour la végétation (VG) et la banque de graines du sol (BK) selon le stade dynamique au cours d'une succession dans les Alpes du Sud (Moyenne et S.E., n= 8)

	Héliophilie (S.E. = 0.20)		Nitrophilie (S.E.=0.24)	
	VG	BK	VG	BK
Pelouse	3.15	3.93	1.81	2.58
Fruticée	3.34	3.86	2.17	2.45
Forêt récente	2.24	3.11	2.82	3.18
Forêt ancienne	2.16	3.14	2.87	3.30

### III.2.4 Discussion

#### III.2.4.1 Estimation de la banque de graines et protocole germinatif

##### III.2.4.1.1 Séparation physique et méthode basée sur l'émergence

La comparaison entre la séparation physique et la technique d'émergence montre clairement que cette dernière, associée à un protocole germinatif, a permis de faire s'exprimer l'ensemble du potentiel séminal du sol, y compris celui qui n'aurait pu germer dans des conditions environnementales réelles. La présence, dans la banque de graines, de *Crocus versicolor* et de *Gypsophila repens*, révélée après traitement chimique, est très démonstrative.

L'efficacité de la technique par séparation physique était totalement dépendante de la taille des semences. C'était notamment le cas pour *Urtica dioica*, dont la détection a été rendue délicate par sa très petite dimension (0.1 mm ;(Montegut 1971), d'où la sous estimation par rapport à la méthode de l'émergence. Nous touchons aux limites de la méthode comme le soulignent Roberts (1981) et Thompson et al. (1997). Cependant, cette technique complémentaire reste nécessaire lorsque l'autécologie d'un taxon doit être bien cernée, par exemple dans le cas d'espèce invasive (Lavergne 1999), ou lorsque la problématique touche à des groupes fonctionnels spécifiques (Ferrandis *et al.* 1999a). L'efficacité de cette technique semble également tributaire de la diversité taxonomique de la banque de graines. Dans notre cas, l'estimation directe et indirecte fournissent de bonnes estimations lorsque la richesse taxonomique est la plus faible (Tab. LXIV). Dans les forêts anciennes non pâturées, la richesse taxonomique était égale à 8. Dans ces dernières, *Rubus idaeus* représente 73% des germinations tandis que *Arenaria serpyllifolia* et *Verbascum lychnitis* fournissent 44% des germinations dans les pelouses non pâturées (Tab. LXIV). Ferrandis et al. (2001a) mettent en œuvre les deux techniques pour une richesse spécifique compris entre 7 et 20, ce qui semble corroborer nos résultats.

##### III.2.4.1.2 Effets du protocole germinatif

Les semences constituant la banque de graines persistantes sont caractérisées par des obstacles à la germination telles des inhibitions tégumentaires et/ou des dormances embryonnaires. Cependant, les conditions édaphiques, telles que l'obscurité, des températures tamponnées, peuvent être également responsables de l'incapacité à germer des semences, sans qu'elles soient pour autant dormantes.

Le protocole germinatif semble indiquer que le pool de semences exprimées en conditions standards ne possède pas de dormances profondes. Soumises à des conditions germinatives printanières (conditions standards), 94.9% des semences ont germé en 3 mois maximum. En prélevant des semences constituant la banque persistante du sol, ces dernières ont été soumises à des conditions germinatives en présence de lumière et de températures alternées (conditions de surface). Cela peut expliquer les nombreuses germinations rapides obtenues. Ce traitement a permis la germination de ces semences qui, à l'obscurité dans le sol et à températures plus ou moins basses et tamponnées, n'étaient pas capables de germer. Cependant les conditions germinatives utilisant des températures et des photo-périodes alternées permettent la germination de semences sujettes à des obstacles à la germination (Côme 1970, 1975). De plus, les nombreuses germinations obtenues en conditions standards sont potentiellement liées au traitement des échantillons de sol avant la mise en culture. Le séchage au sec peut

constituer une post-maturation qui favorise la levée de nombreux obstacles à la germination par des inhibitions tégumentaires et des dormances embryonnaires, surtout chez les *Fabaceae* et *Cistaceae* (Côme 1970, 1975, Baskin & Baskin 1998).

Les deux traitements germinatifs successifs avaient pour but d'éliminer les obstacles à la germination plus marqués. Au cours de ces traitements, les espèces apparues et, à plus forte raison, celles qui ne sont apparues qu'après ces traitements, sont caractérisées par une dormance plus marquée. Certaines espèces ont germé en conditions standards mais également après la stratification au froid humide et le double traitement chimique. Pour une espèce donnée, la variabilité des semences prélevées dans un sol, constituant le pool de la banque persistante, est importante. Elle est fonction de la plante-mère, de l'année de production, des conditions édaphiques, autant de facteurs qui peuvent influencer les caractéristiques germinatives et notamment le niveau et l'état de dormance dans lesquels les semences se trouvent (Andersson & Milberg 1998, Baskin & Baskin 1998). Les *Fabaceae* et les *Geraniaceae* ont des semences exalbuminées de type II A (Atwater 1980) dont le principal obstacle à la germination est lié à l'imperméabilité des téguments, ce que Baskin & Baskin (1998) nomment une « *physical dormancy* ». Les semences de ces deux familles sont rangées dans la catégorie des semences « dures » (Crocker & Barton 1953). Baskin & Baskin (1998) soulignent, par exemple, les besoins d'une scarification et l'existence d'une « *physical dormancy* » chez *Geranium robertianum*. Divers facteurs écologiques tels l'humidité et l'abrasion contre le substrat, ou bien des attaques fongiques, fragilisent les téguments et suffisent à rétablir la perméabilité tégumentaire. D'autre part, de fortes amplitudes thermiques semblent favoriser l'élimination de cet obstacle physique (Ellis *et al.* 1985a, Baskin & Baskin 1998, Vasquez-Yanes & Orozco-Segovia 1998). L'amplitude de 10°C appliquée dans notre protocole semble cependant faible pour une telle action. Par la suite, les germinations des semences de ces taxons ont lieu rapidement dans des conditions thermiques de 10 à 20°C (Ellis *et al.* 1985b), l'embryon étant dans la majorité des cas non dormant (Baskin & Baskin 1998). Ainsi, les semences dures (*Fabaceae*, *Geraniaceae*) sont particulièrement adaptées pour constituer des banques de semences persistantes dans le sol (Ellis *et al.* 1985a, Baskin & Baskin 1998). Les fortes contraintes écologiques présentes en région méditerranéenne, e.g. sécheresse estivale, incendies, concourent à façonner des traits vitaux propices au développement de la longévité des graines (Trabaud *et al.* 1997, Vasquez-Yanes & Orozco-Segovia 1998, Ferrandis *et al.* 1999a). En terme d'intensité de dormance, le protocole germinatif a permis de révéler que la banque des graines des forêts récentes semblait disposer de taxons à dormance profonde. Les banques de graines du sol des pelouses et fruticées se situent en position intermédiaire vis à vis de la dormance. Enfin, la banque de graines du sol des forêts anciennes était constituée de taxons ne disposant pas de dormance profonde. Concernant le pâturage, la relation d'ordre dans les intensités de dormance plaçait la banque des graines des sites pâturés devant celle des sites non pâturés. Grâce à cette stratégie, la variation du degré de dormance parmi chaque graine procure, à la fois l'expression d'une partie du stock de graines présentes, et sa persistance à long terme. Ces espèces peuvent avoir un rôle crucial dans la régénération des communautés végétales si les changements dans l'occupation du sol ont occasionné la perte de ces espèces dans la végétation exprimée.

Concernant les traits biologiques, nos résultats sont en accord avec Grime (1979) et Thompson *et al.* (1998) : les espèces, ligneuses ou pérennes, zoochores, forment des banques de graines transitoires alors que les espèces à large répartition biogéographique, annuelles ou bisannuelles, en majorité des thérophytes, et anémochores, forment des banques de graines persistantes. Or, la majorité des espèces, formant des banques de graines persistantes à long terme, s'est exprimée, dans notre expérience, en conditions standards. Cela semble confirmer que la longévité et la dormance ne sont pas régies par les mêmes déterminismes comme le stipulent Murdoch & Ellis (2000). La dormance est un mécanisme physiologique dépendant des facteurs écologiques (Baskin & Baskin 1998). A l'inverse, la longévité des graines repose sur un fort déterminisme génétique, corrélée à la taille et à la forme de la graine (Thompson *et al.* 1998, Funes *et al.* 1999, Leishman *et al.* 2000). Cette longévité est corrélée à la persistance de la banque de graines du sol (Murdoch & Ellis 2000).

Nos travaux, en montagne sous influence méditerranéenne, ont montré qu'il était possible d'extrapoler des données issues de banque de graines de l'Europe du Nord vers celles de l'Europe du Sud, avec néanmoins des ajustements nécessaires et les arguments pour en discuter. Par exemple, *Arabis alpina* semble ici constituer une banque de graine persistante, alors qu'elle est signalée comme transitoire par Thompson et al. (1997).

#### III.2.4.2 Richesse taxonomique et densité de la banque de graines du sol

D'après nos hypothèses initiales, la richesse taxonomique et la densité auraient du diminuer avec l'âge de la succession et selon la charge pastorale. La diminution du régime de perturbation devant s'accompagner d'une baisse significative de la richesse et de la densité. C'est le cas pour les forêts anciennes, qui en l'absence de pâturage, ont une banque de graines du sol moins diverse, moins dense mais originale et spécifique à cet écosystème, confortant les travaux de Jankowska-Blaszczuk & Grubb (1997), Leckie et al. (2000) et Bossuyt et al. (2002). Hormis ce cas, quelles que soient les échelles (quadrat ou placette) et le stade dynamique, la richesse taxonomique et la densité sont supérieures dans les zones non pâturées. Une densité accrue de graines dans le sol de ces zones en voie de recolonisation, peut représenter une menace pour ces milieux. Pour le cas d'espèces rares et menacées, Fischer & Matthies (1998) démontrent, par exemple, que *Gentianella germanica* ne peut renforcer la taille de sa population par le biais de la banque de graines en l'absence de pâturage. De plus, dans les pelouses et fruticées, la présence d'espèces rudérales, non observés dans la végétation, tels que *Arenaria serpyllifolia*, *Dipsacus fullonum*, *Fallopia convulvulus*, *Polygonum persicaria*, augmente le risque de banalisation de la flore. Dans les forêts anciennes, l'apport vient également de taxons héliophiles et rudéraux, tels que *Arenaria serpyllifolia*, *Verbascum sp.* *Veronica persica*. Le pâturage, même extensif, des forêts anciennes a pour conséquence une augmentation de la densité et de la richesse taxonomique de la banque de graines, se rapprochant de la composition de celle des forêts récentes non pâturées. Cet effet peut avoir des conséquences dommageables pour ces écosystèmes de références comme le stipulent Bossuyt et al. (2002) et Honnay et al. (2002). En modifiant la composition végétale des groupements qui cicatrisent les trouées par adjonction d'espèces rudérales, ils peuvent porter préjudice à la résilience de ces systèmes. Une réelle protection contre le pâturage s'impose donc pour ces forêts anciennes.

Dans les zones pâturées, l'apport azoté local et continu modifie les taux de minéralisation des horizons pédologiques en surface. L'activité biologique s'en trouve modifiée, ce qui a pour effet, de diminuer la viabilité des semences comme le font remarquer Hilhorst & Karssen (2000). Cependant, la charge pastorale moyenne sur la zone d'étude est égale à 0.35 UGB.ha<sup>-1</sup>. Comparée à d'autres études (Russi *et al.* 1992, Bertiller & Aloia 1997, Erkkila 1998, Meissner & Facelli 1999, Smith *et al.* 2002), cette charge est très faible. Cette valeur moyenne est effectivement bien en deçà de celle préconisée par les pastoralistes pour maintenir les zones sans recolonisation, qui fixent le seuil, en France, à 1.4 UGB.ha<sup>-1</sup> (Brau-Nogué *et al.* 2001). L'effet de ce facteur n'était donc pas assez marqué, comme le confirme l'absence de différence entre les valeurs écologiques indicatrices pour la nitrophilie et l'absence de *Fabaceae*. Mayor et al. (1999) et Russi et al. (1992) considèrent en effet que le pâturage semble les favoriser. Nos résultats sont en revanche en accord avec ceux d'Ortega et al. (1997) et de Erkkila (1998). Ortega et al. (1997) constatent, en zone méditerranéenne, une densité de graines supérieure dans les zones non pâturées d'altitude. Il semblerait que ces pelouses, constituées d'espèces pérennes, engendrent peu de trouées dans le tapis herbacé, et apparaissent comme favorables à l'édification de banques de graines persistantes.

#### III.2.4.3 Dynamique de la végétation et banque de graines du sol

La constitution de banque de graines dans le sol ne semble pas être l'apanage des stratégies de reproduction des communautés végétales étudiées ici, compte tenu des faibles densités de graines observées et de la dissimilarité entre la végétation et la banque de graines du sol. Nous avons constaté une diminution de cette dernière au cours des premiers stades de la succession jusqu'aux forêts récentes. Le paradigme qui considère que la dissimilarité de la banque de graines et de la végétation augmente avec l'âge de la succession, a été en effet battu en brèche par Milberg (1995). La succession étudiée par l'auteur, tout comme la nôtre, ne contient que très peu d'espèces

annuelles, ce qui pourrait expliquer en partie de tels résultats. Notre succession post-culturelle ne débute pas après l'abandon de champs mais après arrêt du pâturage. Les communautés initiales sont donc déjà fortement structurées et sont composées quasi exclusivement d'espèces pérennes. La dissimilarité entre banque de graines et végétation peut être reliée au manque de recrutement causé par des changements dans les stades dynamiques provenant de successions post-culturelles (Beatty 1991, Lavorel *et al.* 1991, Dutoit & Alard 1996, Davies & Waite 1998), ou de reboisements (Warr *et al.* 1994, Dougall & Dodd 1997, Augusto *et al.* 2001, Bossuyt *et al.* 2002). Cette divergence s'explique également par des différences de survie dépendant de l'époque de germination et du couvert. Ces mécanismes sont donc le fruit des changements dans la disponibilité en sites favorables pour la colonisation et dans les modifications des micro-sites de germination. La dynamique de la banque de graines des pelouses et landes montre, qu'en absence de perturbation, un très faible nombre de graines provenant de sites éloignés, entre dans la composition de la banque de graines du sol (Dutoit & Alard 1996, Davies & Waite 1998, Grandin 1998). La banque de graines des espèces des pelouses est incapable de persister sous des fruticées en l'absence d'une pluie de graines continue. Nos résultats indiquent une tendance inverse. L'augmentation de la similarité serait liée à une bonne disponibilité de sites favorables à la colonisation par l'intermédiaire, d'une part, de nombreux micro-sites d'éboulis et d'autre part, au faible recouvrement du tapis herbacé des pelouses étudiées.

Dans les écosystèmes forestiers, les travaux de Livingston & Allesio (1968) ont été parmi les premiers à mettre en évidence la faible similarité entre la banque de graines du sol et la végétation. La majorité des espèces ligneuses forestières, privilégient la constitution d'une banque de plantules persistantes plutôt qu'une banque de graines car la fenêtre temporelle optimale pour la germination et l'établissement de nouvelles populations est courte et fonction de la disponibilité en lumière et des barrières physiques que représentent la chute et l'accumulation de litières (Harper 1977, Grime 1979, Leck *et al.* 1989, Grime & Hillier 2000). La *Fabaceae*, *Laburnum alpinum*, seule ligneuse forestière à s'être exprimée dans la banque de graines des forêts anciennes, se place dans une stratégie de reproduction mixte entre voie végétative et sexuée, qui illustre son comportement pionnier, dans tant la dynamique cyclique des forêts subnaturelles, que dans la dynamique linéaire de recolonisation des espaces pastoraux en déprise. Dans les stades forestiers, la banque de graines du sol est essentiellement composée d'espèces pionnières issues des premiers stades de la succession (Warr *et al.* 1994, Dougall & Dodd 1997, Ashton *et al.* 1998, Hanlon *et al.* 1998, Hyatt & Sper 2000, Leckie *et al.* 2000). *Epilobium* sp., *Rubus idaeus*, *Sambucus racemosa* sont présentes dans la banque de graines du sol des forêts anciennes étudiées, alors qu'elles sont absentes de la végétation en place. Ces espèces, appartenant aux groupements des trouées (*Epilobietea angustifolii*) se sont maintenues grâce à une persistance et une viabilité étendue de leurs semences. Dans notre cas, cette longévité peut être estimée grâce à la reconstitution de l'histoire du régime de perturbations de ces forêts. Depuis 1953, aucune exploitation forestière, donc aucune trouée, ne s'est formée, comme l'atteste également l'absence de bois mort sur pied (Lamoisson 1999). Ainsi, pour *Rubus idaeus* et *Sambucus racemosa*, la longévité pourrait être estimée à cinquante ans, ce qui est en accord avec les longévités issues de la base de données de Thompson *et al.* (1997). Cette persistance pourrait être induite et renforcée par le passage dans le tractus digestif des oiseaux comme le souligne Stiles (2000). Pour *Epilobium* sp., il est impossible de se prononcer, car ce groupe taxonomique peut se comporter en épiphyte sur les branches et bois mort sur pied, et contribue par la sorte, à l'entretien de la pluie de graines. D'autres travaux (Warr *et al.* 1994, Dougall & Dodd 1997, Ashton *et al.* 1998, Hanlon *et al.* 1998, Qi & Scarratt 1998, Hyatt & Sper 2000, Leckie *et al.* 2000, Augusto *et al.* 2001, Bossuyt & Hermy 2001, Bossuyt *et al.* 2002) ont constaté que les herbacées forestières sont généralement absentes dans les forêts peu perturbées. Quelques espèces sciaphiles des forêts anciennes, *Calamintha grandiflora*, *Luzula nivea* et *Viola reichenbachiana* sont présentes dans la banque de graines étudiée. Leur recrutement doit passer par le remaniement de la litière par de grands mammifères, ici le Sanglier (*Sus scrofa*) et le mouflon (*Ovis gmelini musimon*), donc une modification des micro-sites de germination, plutôt que par l'ouverture de la canopée comme le soulignent les travaux de Jankowska-Blaszczuk & Grubb (1997) pour d'autres espèces sciaphiles de forêts primaires. La banque de graines du sol des forêts anciennes constitue donc bien le témoin des variations temporelles cycliques de ces écosystèmes.

Les résultats acquis sur les matrices de distance suggèrent un façonnement de la banque de graines du sol par la végétation en place et par des facteurs pédologiques locaux. Ceux-ci venant renforcer les résultats de Beatty (1991), qui voit dans la banque de graines de chacune des communautés une dépendance très nette de sa propre pluie de graines et de celle des habitats adjacents. Cependant comme semble le suggérer nos résultats, le poids de l'ancien mode d'occupation du sol dicte, en partie, la dynamique des communautés. Elles pourraient aussi signifier que la banque de graines du sol est d'autant plus similaire que les antécédents culturaux sont communs. Quelques espèces inféodées aux milieux pastoraux telles que *Cerastium arvense subsp. strictum*, *Picris hieracioides*, *Trifolium pratense*, ont bien été détectées dans la banque de graines de forêts récentes, renforçant le rôle de mémoire séminale, témoin des anciens modes d'occupation du sol. Cependant, elles ne peuvent à elles seules constituer la matrice de future communauté prairiale et toute possibilité de restauration doit être écartée. Comme dans la majorité des écosystèmes terrestres (Willems 1983, Dutoit & Alard 1996, Holmes & Cowling 1997, Baptista & Shumway 1998, Brown 1998, Davies & Waite 1998, Bossuyt *et al.* 2001, Willems 2001), la banque de graines du sol des montagnes sous influence méditerranéenne ne permet pas la restauration écologique des milieux en proie à la déprise, d'autant plus que les autres taxons associés aux milieux pastoraux, sont des taxons pionniers, rudéraux, sans aucun enjeu patrimonial, et qui trouvent dans d'autres écosystèmes les moyens de s'exprimer.

**IV : MODELISATION SPATIALE DE LA VEGETATION ET  
DE SA RICHESSE SPECIFIQUE : IMPLICATIONS DANS  
LA GESTION DURABLE**

Jeanneret, C. E. dit Le Corbusier *«Prendre possession de l'espace est le geste premier des vivants, des hommes  
et des bêtes, des plantes et des nuages»*

## IV.1 PREDICTION SPATIALE D'ESPECES MENACEES : L'EXEMPLE D'ERYNGIUM SPINALBA Vill. DANS LES ALPES DU SUD FRANCAISES

### IV.1.1 Introduction

La distribution des végétaux, dans les écosystèmes terrestres, est influencée par des facteurs climatiques, topographiques, et géopédologiques. Tous ces facteurs s'inscrivent dans un régime de perturbations, qui structurent, dans l'espace et le temps, ces écosystèmes. La distribution des végétaux est donc la résultante de processus complexes dans un continuum hiérarchisé (Allen & Starr 1982). Beaucoup d'études bioclimatologiques ont considéré la distribution des espèces à la fois dans l'espace environnemental et dans l'espace géographique (White & Miller 1988, Fischer 1990, Hill 1991, Lees & Ritman 1991, Lenihan 1993, Brown 1994). L'espace environnemental d'une espèce correspond à sa niche fondamentale, c'est à dire à la combinaison des conditions écologiques que l'espèce peut tolérer. Quand cet espace est réduit par des interactions biotiques (e.g. compétition), il s'agit de sa niche réalisée (Grubb 1977).

Dans les études de modélisation statique de la distribution des espèces, il s'agit de relier l'aire de distribution des espèces à des variables environnementales qui définissent au mieux les niches réalisées. De nombreux travaux sur ce sujet existent (Richerson & Lum 1980, Hill 1991, Carpenter *et al.* 1993, Lenihan 1993, Beerling *et al.* 1995, Huntley *et al.* 1995, Guisan *et al.* 1998, Zimmermann & Kienast 1999, Lehmann *et al.* 2002b). En Europe, Zimmermann & Kienast (2001) ont développé un modèle de régression logistique pour les communautés végétales alpines, Guisan *et al.* (1998) ont étudié par régression logistique, la distribution de *Carex curvala* à l'étage alpin. Mais peu d'études ont été conduites dans le contexte biogéographique des montagnes sous influence méditerranéenne, où la part de l'influence anthropique, dans la distribution des végétaux est capitale.

Les données archéologiques, étayées par la palette des outils paléoenvironnementaux (Reille *et al.* 1996, Carcaillet 1998, Riser 1999, Lopez-Saez *et al.* 2001, Verdin *et al.* 2001), témoignent, en effet, d'une occupation précoce des espaces montagnards méditerranéens (Riser 1999, Roberts *et al.* 2001). Depuis environ 7000 ans, la végétation de ces espaces a été profondément remaniée et façonnée par les actions anthropiques. Selon les types d'activités, leur intensité et leur durée, ces actions ont contribué à sélectionner des espèces et façonner des milieux, si bien que le poids des antécédents culturels et de la continuité historique des pratiques agro-pastorales dans le déterminisme et la répartition des végétaux commencent à être pris en compte et étudiés (Cousins & Eriksson 2002). Aucun modèle, concernant des espèces endémiques, n'a été, pour le moment, bâti dans ce contexte biogéographique, en tenant compte de ces variables.

Les Alpes du Sud françaises présentent un taux d'endémisme particulièrement élevé (Ozenda 1985, Quezel 1995), qui semble relié au stress hydrique, considéré comme une force sélective importante (Lavergne 2003), mais également à la fragmentation géographique des différents massifs montagneux ayant favorisé l'isolement des petites populations (Ozenda 1985, Quezel 1995), et enfin au fait qu'ils ont été relativement épargnés par la glaciation würmienne (Gidon & Monjuvent 1969, Debelmas 1983). La ressource hydrique est par ailleurs considérée comme un facteur capital dans la répartition de la végétation de cette région (Douguedroit 1976, Rameau 1992). Après les groupements rupicoles, l'endémisme, dans ces régions de montagnes, est élevé dans les pelouses relevant du *Seslerion albicantis* (Ozenda 1985)

Les espaces pastoraux défrichés très tôt souffrent aujourd'hui d'une déprise agro-pastorale qui concourt à la réduction généralisée de leur surface au profit d'une végétation forestière (Barbero & Quezel 1988). C'est dans ce contexte que nous présentons une modélisation visant à évaluer si l'aire de distribution d'une espèce endémique des Alpes du Sud françaises peut être correctement prédite par des variables environnementales et anthropiques spatialisées au pas de 50 m.



Le modèle biologique : Le panicaut blanc des Alpes (*Eryngium spinalba* Vill.)

Présente en France et en Italie, cet *Apiaceae* est une espèce endémique des Alpes méridionales (Turmel 1948, Pignatti 1982). En France, son aire de répartition se cantonne à cinq départements que sont les Alpes Maritimes, les Alpes de Haute-Provence, la Drôme, les Hautes-Alpes et l'Isère (Figure. 68). Sur 381 occurrences postérieures à 1980 (CBNA de Gap-Charance), 171 se situent dans les Hautes-Alpes et 52% d'entre elles sur les territoires communaux de Gap, La Roche des Arnauds et Rabou (Figure. 68). Inféodée aux montagnes calcaires, cette espèce, des pelouses sèches et des éboulis, se rencontre entre 900 et 2000 m. Dans les Hautes-Alpes, 88% des occurrences est comprise entre 1250 et 2000 m (Chas 1994). Sur l'aire de distribution française, son préférendum se situe entre 1500 et 1750 m d'altitude. 41% des localisations se situent aux expositions Sud, Sud-Ouest et Sud-est. Exceptée pour ces quelques variables physiographiques, son autécologie reste très mal connue. Elle n'est référencée dans aucune des principales bases de données sur les traits de vies (Landolt 1977, Ellenberg *et al.* 1992). Celle-ci doit être précisée puisqu'elle bénéficie d'un statut de protection nationale (arrêté du 31 août 1995), et qu'elle est globalement menacée par la fermeture de ces habitats préférentiels.

#### IV.1.2 Matériels et Méthodes

##### IV.1.2.1 Site d'étude

Le bassin versant du "Petit Buëch" a été retenu car il englobe les trois communes où l'occurrence d'*E. spinalba* est la plus forte (Figure. 68). Ce site, d'une superficie totale de 57 km<sup>2</sup>, voit son altitude varier de 1050 à 2709 m. Les caractéristiques climatiques, issues du modèle AURELHY de Météo France (Benichou & Le Breton 1987; période 1961 à 1990) donnent des précipitations moyennes de 1138 ± 66 mm et une température annuelle moyenne de 5.9°C ± 1.0. Les synthèses climatiques prouvent le rattachement du bassin versant au climat montagnard méditerranéen, soit au carrefour bioclimatique entre Alpes internes et externes (Ozenda 1985).

Ce site repose sur les assises géologiques calcaires du Jurassique et du Crétacé. Des associations végétales thermophiles et xérophiles des *Ononidetalia striataeae* et des pelouses à Séslerie bleue des *Seslerietea albicantis* occupent la majeure partie de l'espace. La succession vers la forêt est assurée par des groupements des *Prunetalia spinosae* (*Amelanchierion ovalis* et *Berberidion*). Sur les versants nord et nord-ouest, les hêtraies-sapinières neutrophiles (*Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae*) constituent, entre 1300 et 1800 m, la végétation naturelle potentielle tandis qu'aux expositions chaudes, correspondent des hêtraies calcicoles relevant du *Cephalanthero-Fagion* (Rameau 1992). Les éboulis du *Thlaspion rotundifolii* abritent quatre taxons stricts du territoire national, *Carduus aurosicus* Chaix, *Galium saxosum* Chaix Breistr., *Heracleum pumilum* Vill., *Iberis aurosica* Chaix subsp. *aurósica*. Les falaises du *Potentillion caulescentis* contiennent également une endémique stricte du territoire français, *Saxifraga delphinensis* Ravaud. Pour ces raisons, ce bassin versant peut être considéré comme un véritable « point chaud de biodiversité » (LeSouef 1997).

Avec l'abandon du village de Chaudun au début du XX<sup>e</sup> siècle, suivi de l'exode rural, au milieu du XX<sup>e</sup> des communes environnantes, une recolonisation ligneuse de l'étage montagnard et subalpin entraîne la fermeture de milieux jusque là voués au pastoralisme. Cette succession secondaire représente une menace pour la flore protégée de ce secteur. 42% des espèces à caractère patrimoniale (e.g. *Eryngium spinalba* Vill., *Fritillaria tubiformis* Gren. & Godron, *Hedysarum boutignyanum* (Camus) Alleiz., *Pulsatilla halleri* (All.) Willd. subsp. *halleri*, *Stemmacantha heleniifolia* (Godron & Gren.) Dittr., *Lactuca quercina* subsp. *chaixii*) se rencontre dans ces habitats (Chap. IV.4).

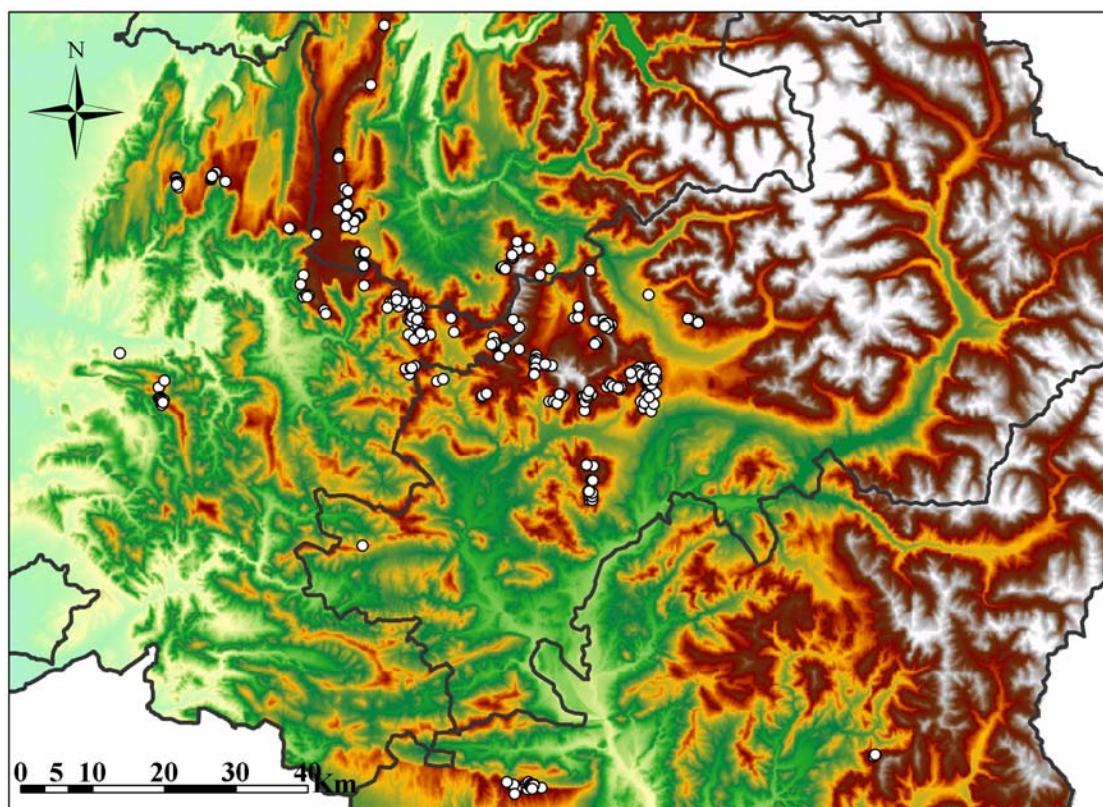


Figure 68 : Localisation du bassin versant du Petit-Buëch et répartition d'*Eryngium spinalba* Vill. (CBNA Gap-Charance, données postérieures à 1980)

#### IV.1.2.2 Plan et stratégie d'échantillonnage

La stratégie d'échantillonnage a été bâtie afin de distribuer les placettes en fonction du recouvrement ligneux issu de la photo-interprétation, en tenant compte de l'Ancien Mode d'Occupation du Sol (AMOS) d'après le cadastre napoléonien de 1808, et de la charge pastorale actuelle dans des conditions écologiques les plus homogènes possibles. Pour cela, les missions de photographies aériennes, respectivement de 1948, 1971 et 1993 ont été orthorectifiées, puis interprétées selon les modalités du tableau LXX.

Tableau LXX. Distinction des différents stades physiologiques à partir des orthophotographies

Classes des orthophotographies	Occupation au sol
Strate basse homogène	Pelouse
Strate de hauteur médiane homogène, présence sporadique de ligneux haut	Fruticée
Strate haute dominante avec couvert non fermé	Forêt claire
Strate haute dominante avec couvert fermé et homogène	Forêt dense

Le croisement entre les stades physiologiques en 1948, 1971 et 1993 et le cadastre napoléonien de 1808 a permis de caractériser les transformations des pratiques agro-sylvopastorales sur 200 ans, selon les modalités du tableau LXXI.

Tableau LXXI. Table de critère pour la définition de la continuité historique

	1948/1971/1993	Pelouse	Fruticée	Forêt claire et dense
1808				
Près, pâturages landes		Pelouse	Fruticée	Forêt récente
Bois		Non étudié		Forêt ancienne

La localisation des zones pâturées et non pâturées, ainsi que la charge pastorale actuelle (UGB.ha<sup>-1</sup>) ont été extraites d'enquêtes menées auprès des éleveurs (ONF/CERPAM 2000). La charge pastorale moyenne est de 0.35 UGB.ha<sup>-1</sup>.

La période d'inventaire a été réalisée entre 2000-2002. Le plan d'échantillonnage stratifié sous SIG (Goedickemeier *et al.* 1997) a permis de sélectionner aléatoirement 136 placettes réparties selon les quatre stades dynamiques sachant le mode d'occupation au sol en 1808 et la charge pastorale actuelle. Puisque la majorité des populations d'*E. spinalba* se situe entre 1200 et 2000 m, nous avons borné notre plan d'échantillonnage entre 1200 et 1850 m. Le plan est complet et équilibré, avec 17 répétitions par strate. Chaque relevé a été localisé au moyen d'un système GPS et d'un altimètre. Chaque placette de 100 ou 400 m<sup>2</sup>, selon le type de formation végétale, a fait l'objet d'un inventaire exhaustif des spermaphytes selon la méthode phytosociologique classique (Braun-Blanquet 1932). Pour *E. spinalba*, les notes d'abondance-dominance varie de + (un individu) à 2 (5 à 25%).

#### IV.1.2.3 Analyse des données

Les modèles de calibration sont issus des 136 placettes. Les modèles sont ensuite évalués par comparaison des cartes de prédiction avec une carte des observations indépendantes provenant de 127 placettes inventoriées par le Conservatoire Botanique Alpin de Gap-Charance.

##### IV.1.2.3.1 Variables modélisées sous SIG

La résolution spatiale des modèles est de 50 m, car toutes les sources de données géoréférencées ont été conditionnées par la résolution du MNT. Les facteurs et descripteurs écologiques et anthropiques (charge pastorale) ont été mis au format Grid et incorporés sous SIG. Les attributs de chaque couverture peuvent être accessibles simultanément pour chacune des placettes inventoriées. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sous S-Plus 2000 Professionnal.

Cette modélisation a nécessité de dériver, à partir du MNT, de nombreuses variables environnementales. Les variables topographiques sont l'altitude, la pente, le sinus et le cosinus de l'exposition et un indice de convexité/concavité du relief (curvature). Cet indice varie de -2 (relief concave) à +2 (relief convexe). Il permet d'apprécier les apports latéraux en eau. Les variables climatiques correspondent aux températures et précipitations moyennes mensuelles (Modèle AURELHY de Météo-France (Benichou & Le Breton 1987), au rayonnement solaire global mensuel (Volk 1998), et à l'ETP mensuelle (formule de Turc). Toutes ces variables seront employées comme prédicteurs de l'occurrence d'*E. spinalba*.

##### IV.1.2.3.2 Modélisation statistique

L'ajustement des modèles est caractérisé par une mesure de la réduction de la variance. Dans le cadre des modèles généralisés, l'estimation se fait par la méthode du maximum de vraisemblance (*Maximum-Likelihood Estimation* (MLE)). Dans ce cas, l'ajustement se caractérise par la mesure de la réduction de la déviance, exprimée à travers le D<sup>2</sup> (l'équivalent du R<sup>2</sup> dans le modèle linéaire) de la forme :

$$D^2 = \frac{dev_{null} - dev_{resid}}{dev_{null}}$$

Avec  $dev_{null}$  = déviance nulle (déviance du modèle avec l'ordonnée à l'origine),  $dev_{resid}$  = déviance résiduelle (déviance qui reste inexplicée après l'ajout des prédicteurs)

Un  $D^2$  ajusté peut être également calculé. Il tient compte du nombre d'observations ( $n$ ) et du nombre de prédicteurs ( $p$ ). C'est une mesure adéquate pour comparer des modèles qui incluent différentes combinaisons de variables, comme dans notre cas. Il est de la forme (Guisan & Zimmermann 2000):

$$adjusted D^2 = 1 - [(n-1)/(n-p)] \times [1 - D^2]$$

Pour l'ensemble des régressions logistiques multiples pas à pas, le critère d'Akaike (AIC) a été retenu pour sélectionner les modèles. Il est de la forme :

$$AIC = -2LL + 2 \cdot (1 + n)$$

Avec  $LL$  = log du maximum de vraisemblance (log-Likelihood), et  $n$  = nombre de prédicteurs

Pour modéliser l'abondance d'*E. spinalba* Vill, nous avons eu recours à un modèle dit «de chance proportionnelle» (*proportional odds ordinal regression models*). Ce type de modèle a été bâti, dans un premier temps, pour des études médicales et épidémiologiques (McCullagh & Nelder 1989, Harrell 2000). Puis il a été employé par Guisan (1998) pour la prédiction de l'abondance de *Carex curvula* en Suisse. Il a été implémenté sous S-plus par F. Harrell (Library *hmisc* et *design*). La variable à expliquer étant ordinaire, elle comporte  $k$  niveaux. Pour chaque niveau, la probabilité de présence est de la forme :

$$p = P(Y \geq j | X) = \frac{1}{1 + e^{[-(\alpha_j + X\beta)]}}$$

Avec  $j = 1, 2, \dots, k$ .

Il existe autant d'ordonnées à l'origine que de niveaux  $k$ . Ce modèle est basé sur la distribution de probabilité cumulée des différents niveaux (Walker & Duncan 1967). Pour un niveau fixé  $j$ , le modèle est donc un modèle de régression logistique pour l'événement  $Y \geq j$ . En utilisant un vecteur commun de paramètres  $\beta$  reliant les probabilités de chaque niveau, ce modèle permet une modélisation harmonieuse de la distribution de  $Y$ .

La validation des modèles est basée sur le kappa de Cohen (Fielding & Bell 1997) et «l'Area Under Curve» (AUC) dérivée de la méthode ROC. Swets (1988) in (Manel *et al.* 2001) considère qu'un modèle avec une AUC comprise entre 0.5 et 0.7 est peu performant. Lorsque celle-ci est comprise entre 0.7 et 0.9, le modèle est globalement opérationnel. Si cette valeur dépasse 0.9, le modèle est très performant. Puisque l'AUC est considérée comme une méthode pratique pour comparer la performance des modèles de régression logistique (Fielding & Bell 1997), une modélisation efficace doit être capable de fournir la probabilité optimale pour laquelle la présence d'une espèce ou d'une communauté est acceptée. Ce seuil de probabilité optimisé correspond justement au point de la courbe ROC où la somme de sensibilité et de la spécificité du modèle est maximale. Cependant Manel *et al.* 2001, ont montré, que les prédictions faites avec ce seuil optimal surestimaient les présences d'évènements rares. Le kappa de Cohen, en revanche, constitue une statistique plus robuste et plus facile à mettre en œuvre dans l'estimation de la performance des modèles.

### IV.1.2.3.3 Implémentation sous SIG

Les paramètres des modèles ont ensuite été introduits sous SIG. La probabilité de présence  $P(Y = 1)$  s'exprime par la fonction inverse du logit (Y) soit :

$$p = P(Y = 1) = \frac{e^{\alpha + \sum_{j=1}^p \beta_j \cdot X_j}}{1 + e^{\alpha + \sum_{j=1}^p \beta_j \cdot X_j}} = \frac{1}{1 + e^{-\alpha - \sum_{j=1}^p \beta_j \cdot X_j}}$$

Pour le modèle de régression logistique ordinaire, les paramètres du modèle restent les mêmes, mais se sont les ordonnées à l'origine qui changent. La carte de prédiction résulte alors de la somme des probabilités pour chaque  $P(Y \geq j | X)$ .

## IV.1.3 Résultats

### IV.1.3.1 Ajustement d'un modèle logistique multiple

Les résultats sont synthétisés dans le tableau LXXII. Les variables sélectionnées pour *E. spinalba* sont les termes linéaires de la charge pastorale (ugb), de l'altitude (alt), de l'exposition (sa) et des radiations solaires globales du mois de mars (rad3). Elles expliquent respectivement, 5,6%, 7,8%, 4,1 et 7,9% de la déviance nulle, soit un  $R^2 = 0,25$ . Le kappa de Cohen est égal à 0,48 et l'AUC vaut 0,85, ce qui correspond à un seuil de probabilité de 0,20. La figure 69a illustre la probabilité de présence d'*E. spinalba* dérivée de ce modèle selon le seuil de probabilité fixé à 0,20. Le succès global de la prédiction est de 80%.

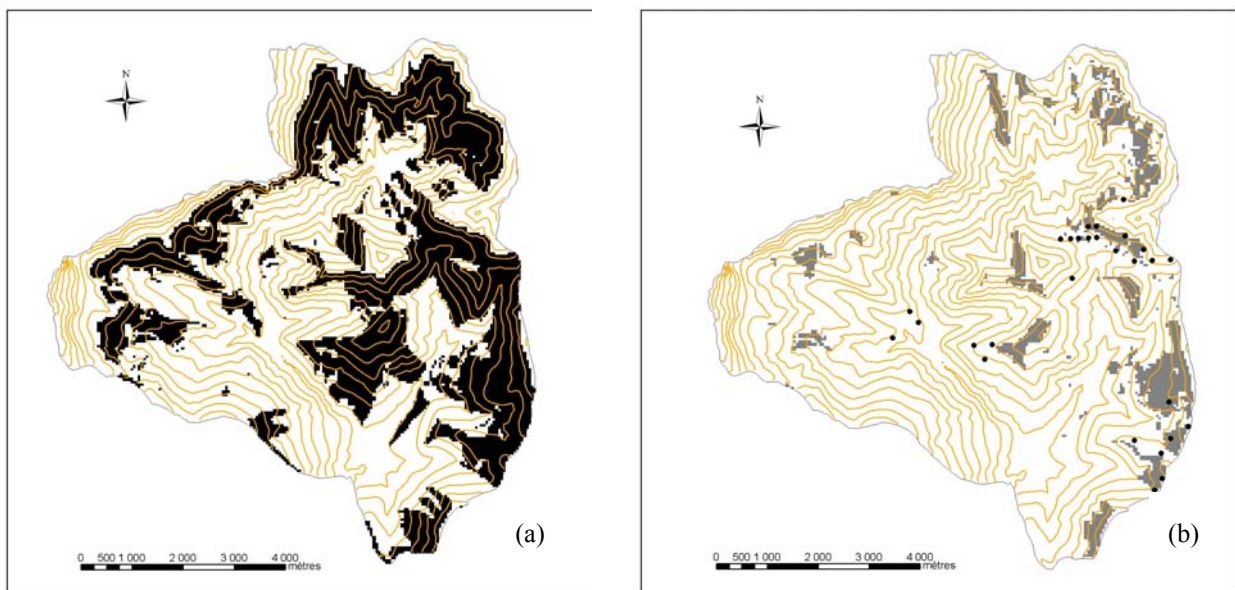


Figure 69 : Carte de distribution potentielle d'*Eryngium spinalba* Vill. issue d'un modèle de régression logistique multiple, dans le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes), (a) sans tenir compte de la continuité historique (b) en tenant compte de la continuité historique (les points représentent les données du CBN)

Tableau LXXII. Coefficients de régression, valeurs du  $t$  et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression logistique multiple pour l'occurrence d'*E.spinalba*. ( $ugb$  = charge pastorale,  $alt$  = altitude,  $sa$  = exposition,  $rad3$  = radiation solaire globale du mois de mars)

Term	Regression coefficient	Standard error	$t$ -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	$P$ -value ( $\chi$ )
intercept	- 18.212	4.425	- 4.115	-	135	132.71	-
$ugb$	3.343	1.434	2.331	7.49	134	125.22	0.006
$alt$	0.005	0.001	2.948	10.32	133	114.90	0.001
$sa$	0.007	0.003	2.026	5.50	132	109.39	0.018
$rad3$	0.074	0.033	2.243	5.07	131	104.31	0.024
$rad3^2$	- 0.00018	0.000	- 2.067	5.86	130	98.45	0.015

#### IV.1.3.2 Prise en compte de la continuité historique

L'occurrence d'*E. spinalba* est significativement liée aux stades dynamiques ( $\chi^2 = 22.25$ , d.f.= 3,  $P = 0$ ). Elle est présente dans 44% des pelouses contre respectivement 17.7% et 14.7% dans les fruticées et les forêts récentes. Elle est totalement absente des forêts anciennes. Son occurrence n'est pas significativement liée aux zones pâturées ( $\chi^2 = 1.71$ , d.f.= 1,  $P = 0.19$ ).

L'ajustement d'un modèle logistique multiple sur la probabilité de présence d'*E. spinalba*, dans les zones de pelouses, est synthétisé dans le tableau LXXIII. Trois variables suffisent à expliquer 43% de la déviance nulle. Il s'agit de la charge pastorale ( $ugb$ ), de l'altitude ( $alt$ ) et de l'exposition ( $sa$ ), qui expliquent respectivement 7.2%, 16.4% et 19.8% de la déviance nulle. Le  $D^2$  ajustée est égal à 0.42.

Tableau LXXIII. Coefficients de régression, valeurs du  $t$  et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression logistique multiple pour l'occurrence d'*E.spinalba* dans les pelouses. ( $ugb$  = charge pastorale,  $alt$  = altitude,  $sa$  = exposition)

Term	Regression coefficient	Standard error	$t$ -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	$P$ -value ( $\chi$ )
intercept	- 39.634	11.722	- 3.381	-	135	94.41	-
$ugb$	6.328	2.017	3.137	6.80	134	87.61	0.009
$alt$	0.009	0.003	3.087	15.50	133	72.10	0.000
$sa$	0.165	0.065	2.529	9.80	132	62.29	0.001
$sa^2$	- 0.0003	0.0001	- 2.401	8.83	131	53.46	0.002

Le succès global de la prédiction est de 96%. Le kappa de Cohen est égal à 0.77 et l'AUC vaut 0.92, ce qui correspond à un seuil de probabilité optimale de 0.33. La figure 69b illustre la probabilité de présence d'*E. spinalba* dérivée de ce modèle au seuil de probabilité de 0.33.

#### IV.1.3.3 Ajustement du modèle de régression logistique ordinaire

Le tableau LXXIV résume les prédicteurs sélectionnés dans le modèle de régression logistique ordinaire, avec leurs seuils de signification correspondant, calculés, dans ce cas, par un test du  $\gamma^2$  de Wald (Harrell 2000). Un  $D^2$  de 0.29 caractérise l'ajustement de ce modèle. La figure 70 présente la carte de distribution de l'abondance *E. spinalba*, après le filtrage appliqué par le modèle de régression logistique précédent.

Tableau LXXIV. Coefficients de régression, valeurs du  $t$  et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression logistique multiple ordinal pour l'abondance d'*E.spinalba*.  $ugb$  = charge pastorale,  $alt$  = altitude,  $sa$  = exposition,

Term	Regression coefficient	Standard error	Z-value (Wald)	P-value (Wald)	$\gamma^2$ (Wald)	d.f.	P-value (Wald)
$y \geq 1$	- 15.266	3.670	- 4.16	0.000	-	-	-
$y \geq 2$	- 15.906	3.699	- 4.30	0.000	-	-	-
$y \geq 3$	- 17.340	3.784	- 4.58	0.000	-	-	-
$ugb$	3.545	1.298	2.73	0.006	7.46	1	0.006
$alt$	0.006	0.002	3.04	0.002	9.23	1	0.002
$sa$	0.011	0.004	2.52	0.011	6.35	1	0.011
Total	-	-	-	-	23.88	3	0.000

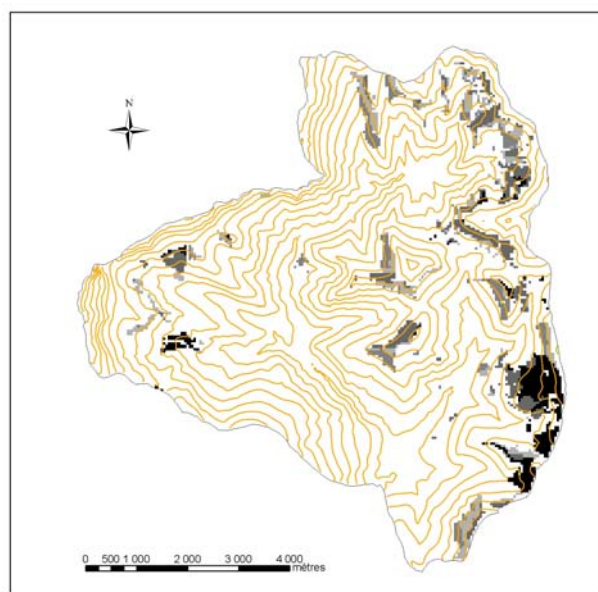


Figure 70 : Carte de distribution potentielle de l'abondance d'*Eryngium spinalba* Vill. dans les pelouses du bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes)

#### IV.1.3.4 Validation externe et concordance spatiale

Dans la tranche altitudinale contrôlée (1200-1850 m), la concordance entre la localisation d'*E. spinalba* relevée par le CBNA et la carte de distribution potentielle est de 91%. Trois occurrences sortent du domaine de prédiction (Figure. 69a et 69b). Il s'agit des zones situées aux extrema du gradient altitudinal de distribution de l'espèce. Si la recherche d'*E. spinalba* se cantonne aux pelouses, la concordance est de 60% (Figure.69b). Cette concordance très bonne permet d'envisager l'utilisation de telle carte dans les inventaires de taxons menacés.

#### IV.1.4 Discussion

##### IV.1.4.1 Niche fondamentale et niche réalisée de *E. spinalba* : importance de la compétition et de la continuité historique

L'occurrence d'*E. spinalba* est fonction du bilan radiatif, lié indirectement à des variables physiographiques, comme l'altitude et l'exposition. Ces descripteurs écologiques simples et directement dérivés du MNT permettent de cerner l'aire de distribution potentielle de cette espèce sur de plus grands espaces. Il faut toutefois tenir compte de la nature de substrat géologique, puisque sur son aire de répartition, *E. spinalba* est strictement inféodée aux substrats calcaires. De plus, notre modélisation a montré que la charge pastorale expliquait une part significative de la déviance des modèles. L'acquisition spatialisée de cette information sur de grands espaces géographiques paraît difficile à obtenir, et nécessite des remises à jour constante. Enfin, la prise en compte du diachronisme et de l'histoire des pratiques agro-pastorales a considérablement amélioré la qualité de prédiction de la modélisation. En effet, la qualité médiocre de prédiction du modèle global ( $D^2$  et Kappa de Cohen faible) tient au fait que la réponse d'*E. spinalba*, vis à vis des variables écologiques, varie elle-même selon les stades dynamiques sachant l'Ancien Mode d'Occupation du Sol. A l'échelle de la succession, la compétition interspécifique pour la lumière est le facteur déterminant, puisque la fréquence d'*E. spinalba* diminue au cours du processus de reforestation, pour être totalement nulle, dans les forêts anciennes.

Au niveau des pelouses, le pâturage limite la compétition interspécifique en empêchant la monopolisation de la ressource et de l'espace par quelques espèces (Bobbink & Willems 1987), et il améliore ainsi l'équitabilité (Dutoit 1995). Puisque la charge pastorale actuelle a un effet significatif sur la probabilité de présence d'*E. spinalba*, la déprise pastorale du site constitue une réelle menace pour la persistance de ses populations, et plus généralement sur l'ensemble de son aire de répartition française. Celle-ci semble donc être directement fonction de la continuité des pratiques agro-pastorales. Sa localisation préférentielle et son abondance, dans ces zones pâturées de longues dates, semble pouvoir s'expliquer par un ensemble de traits de vie caractéristiques d'une stratégie anti-herbivorie. La mise en place de dispositifs de défense physique (éléments vulnérants acérés), et chimiques (saponines), offrent en effet une réponse adaptative à la charge pastorale (Fily & Balent 1991). Sa couleur uniforme blanchâtre lui permet, également, de se confondre avec celle du substrat calcaire, et d'éviter ainsi la dent du bétail. Sa taille réduite (0.2 à 0.4 m) permet également de réduire la pression de sélection. Cependant, des travaux concluent à l'absence d'effet sélectif du pâturage sur la taille chez *Achillea millefolium*, *Bellis perennis*, *Plantago lanceolata*, et *Prunella vulgaris* (Fily & Balent 1991). Le port prostré ou le nanisme serait simplement lié à celui de la compétition pour la lumière comme le démontre Reibischung (1953) in Fily & Balent (1991) pour *Solidago virgaurea*. Or, en référence à l'espèce sympatrique, *Eryngium alpinum* L., qui est de grande taille (0.3 à 0.8 m), inféodée aux prairies de fauches (*Polygono-Trisetion*) et aux mégaphorbiaies (*Adenostylion*), nous pensons que la réduction de la taille d'*E. spinalba* est en relation avec la pression sélective du pâturage. La plasticité des caractères morphologiques étant très grande, il serait néanmoins préférable de confirmer cette hypothèse sur des bases génétiques.

Pour persister dans les fruticées, les populations d'*E. spinalba* ont vraisemblablement optée pour une stratégie adaptative visant à décaler leur préférence et réduire leur amplitude écologique vers des substrats plus carbonatés. En effet, *E. spinalba* est présente sur une large gamme de pH eau dans les pelouses (Figure. 71), puis décale de façon significative son préférence, vers les pH eau plus élevés (Test de Wilcoxon,  $W = 134$ ,  $P = 0.0072$  ; Figure. 71).



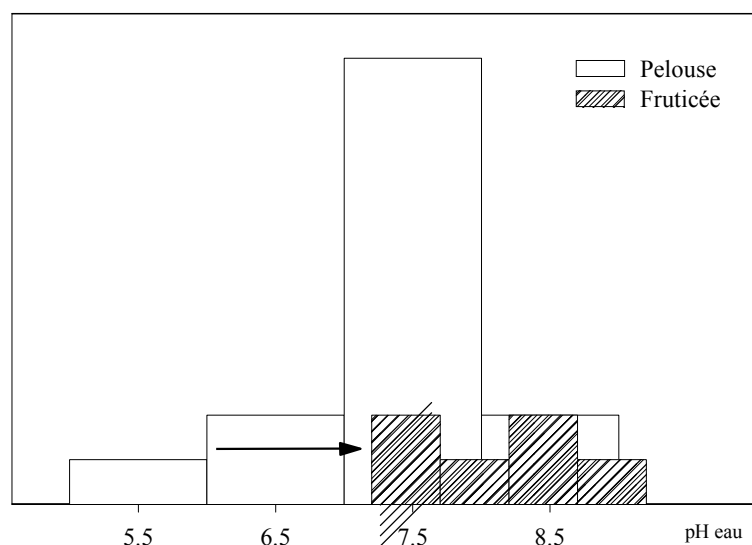


Figure 71 : Décalage du préférendum écologique d'*E. spinalba* Vill pour le pH eau en fonction du stade dynamique

#### IV.1.4.2 Implications dans la gestion conservatoire

Notre étude renforce la nécessité de connaître l'histoire de l'occupation du sol et sa répartition spatiale précise (Cousins 2001, Petit & Lambin 2002) pour développer des modèles de prédiction spatialement explicites encore plus précis. Ces outils, combinant statistique et géomatique, apportent des réponses aux décideurs et gestionnaires des espaces naturels et protégés, pour estimer les attributs de la biodiversité (rareté, représentativité). Ceux-ci sont peu onéreux, spatialement explicites et peu empreints de subjectivité (Lehmann *et al.* 2002b). Nous réaffirmons l'importance de la spatialisée des données d'inventaires et de la prédiction des habitats potentiels dans l'évaluation de taxons menacés ou protégés (Wyller & Spichiger 1994).

Ces outils précisent l'autécologie d'une espèce endémique menacée et protégée, mais à condition de disposer d'une information spatialisée sur les pratiques agropastorales et la dynamique de la végétation. Ils constituent une aide à l'organisation de futures prospections et au suivi de l'état de conservation de ces populations. Ils nous laissent présager de la possibilité d'extrapolation à l'échelle de son aire de répartition française.

La prédiction spatiale de la réduction de son aire de distribution potentielle, par fermeture généralisée des pelouses, peut être estimée à partir de matrices de transition dérivées d'approche diachronique (photoaérienne ou image satellitale). Notre approche jette les bases d'une modélisation, non plus statique, mais dynamique de la distribution de l'aire des végétaux. L'identification des aires importantes pour la persistance des populations végétales, basée sur la localisation des zones de faible densité humaine (Araujo *et al.* 2002), nous semble être un artefact. L'activité agropastorale pluriséculaire a sélectionné des espèces et entretenu les paysages d'une grande diversité, qui nous sont aujourd'hui légués. L'arrêt de cette activité suit à l'exode rural, représente, alors une réelle menace pour des taxons ayant évolués avec un tel régime de perturbations.

## IV.2 PREDICTION SPATIALISEE DES COMMUNAUTES VEGETALES : VERS LE SUIVI INTEGRE DES SITES NATURA 2000 ET DES ESPACES PROTEGES

### IV.2.1 Introduction

Evaluer la distribution de la végétation, dans un environnement fluctuant, est un objectif fondamental dans une perspective de gestion durable. La volonté politique de créer un réseau européen d'espaces naturels (ZSC) nécessite de disposer d'outils capables de suivre l'état de conservation des habitats naturels. Face aux menaces d'intensification ou d'extensification des activités humaines, cet état est constamment remis en question. La cartographie des habitats naturels est pourtant le point de passage obligé avant toutes actions concertées de gestion. Malgré les efforts d'harmonisation et de vulgarisation pour la description des habitats et leurs cartographies, ce travail reste un exercice difficile et coûteux.

Dans les études de modélisation statique de la distribution des espèces, il s'agit de relier l'aire de distribution des espèces à des variables environnementales qui définissent au mieux la niche réalisée. De nombreux travaux sur ce sujet existent (Richerson & Lum 1980, Hill 1991, Carpenter *et al.* 1993, Lenihan 1993, Beerling *et al.* 1995, Huntley *et al.* 1995, Guisan *et al.* 1998, Zimmermann & Kienast 1999, Lehmann *et al.* 2002b). Beaucoup de travaux ont été axés sur la prédiction des communautés végétales alpines (Ostendorf & Reynolds 1993, Brown 1994, Brzeziecki *et al.* 1995, Guisan 1997, Nilsen *et al.* 1998, Zimmermann & Kienast 1999, Fisher & Gilgen 2002). Mais peu d'études ont été conduites dans le contexte biogéographique des montagnes sous influence méditerranéenne, où la part de l'influence anthropique, dans la distribution des végétaux est capitale.

Les données archéologiques, étayées par la palette des outils paléoenvironnementaux (Reille *et al.* 1996, Carcaillet 1998, Riser 1999, Lopez-Saez *et al.* 2001, Verdin *et al.* 2001), témoignent, en effet, d'une occupation précoce des espaces montagnards méditerranéens (Riser 1999, Roberts *et al.* 2001). Depuis environ 7000 ans, la végétation de ces espaces a été profondément remaniée et façonnée par les actions anthropiques. Selon les types d'activités, leur intensité et leur durée, ces actions ont contribué à sélectionner des espèces et façonner des milieux, si bien que le poids des antécédents culturels et de la continuité historique des pratiques agro-pastorales dans le déterminisme et la répartition des végétaux commencent à être pris en compte et étudié (Cousins & Eriksson 2002). Aucun modèle n'a été, pour le moment, bâti dans un tel contexte biogéographique, en tenant compte de ces variables. De plus peu d'études envisagent à la fois la prédiction des communautés forestières et celles inféodées aux espaces pastoraux (Brown 1994).

Les espaces pastoraux défrichés très tôt souffrent aujourd'hui d'une déprise agro-pastorale qui concourt à la réduction généralisée de leur surface au profit d'une végétation forestière (Barbero & Quezel 1988). C'est dans ce contexte que nous présentons, à l'échelle d'un bassin versant de 57 km<sup>2</sup> inscrit dans un site Natura 2000, une modélisation visant à évaluer si la distribution potentielle des principales communautés (habitat naturel) peut être correctement prédite par des variables environnementales et anthropiques spatialisées au pas de 50 m.

### IV.2.2 Matériels et méthodes

#### IV.2.2.1 Site d'étude

La zone d'étude est située dans les Hautes-Alpes à 44°35N', 6°12'E, c'est à dire à 10 km au nord-ouest de Gap. Ce site dit « du Petit-Buëch », d'une superficie totale de 57 km<sup>2</sup>, voit son altitude varier de 1050 à 2709 m (Pic de Bure) (Figure. 72). Les caractéristiques climatiques, issues du modèle AURELHY de Météo France (Benichou & Le Breton 1987); période 1961 à 1990) donnent des précipitations moyennes annuelles de 1138 ± 66 mm et une température annuelle moyenne de 5.9°C ± 1.0. L'hiver est rigoureux avec plus de 100 jours de gel. La neige est présente pendant environ 150 jours. Les synthèses climatiques prouvent le rattachement du bassin

versant au climat montagnard méditerranéen des Alpes intermédiaires, soit au carrefour bioclimatique entre Alpes internes et externes (Ozenda 1985).

Ce site repose sur les assises géologiques calcaires du Jurassique et du Crétacé. Des associations végétales thermophiles et xérophiles des *Ononidetalia striateae* et des pelouses à Sesslerie bleue du *Seslerietea albicantis* occupent la majeure partie de l'espace. La succession vers la forêt est assurée par des groupements des *Prunetalia spinosae* (*Amelanchierion ovalis* et *Berberidion*). Sur les versants nord et nord-ouest, les hêtraies-sapinières neutrophiles (*Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae*) constituent, entre 1300 et 1800 m, la végétation naturelle potentielle tandis qu'aux expositions chaudes, correspondent des hêtraies calcicoles relevant du *Cephalanthero-Fagion* (Rameau 1992). Les éboulis du *Thlaspion rotundifolii* et des falaises du *Potentillion caulescentis* occupent le reste du territoire. L'ensemble du bassin versant est inscrit dans le site Natura 2000 « DEVOLUY - DURBON – CHARANCE ».

#### IV.2.2.2 Données dérivées du MNT

La résolution spatiale des modèles est de 50 m, car toutes les sources de données géoréférencées ont été conditionnées par la résolution du MNT. Les facteurs et descripteurs écologiques et anthropiques (charge pastorale) ont été mis au format Grid et incorporés sous SIG.

##### IV.2.2.2.1 Descripteurs écologiques

Cette modélisation a nécessité de dériver à partir du MNT de nombreuses variables environnementales. Les variables topographiques sont l'altitude, la pente, le sinus et le cosinus de l'exposition et un indice de convexité/concavité du relief (curvature). Cet indice varie de -2 (relief concave) à +2 (relief convexe). Il permet d'apprécier les apports latéraux en eau. La perméabilité du substrat résulte du coefficient de perméabilité des substratums calcaires et marno-calcaires, exprimé en  $\text{Darcy.m.s}^{-1}$ .

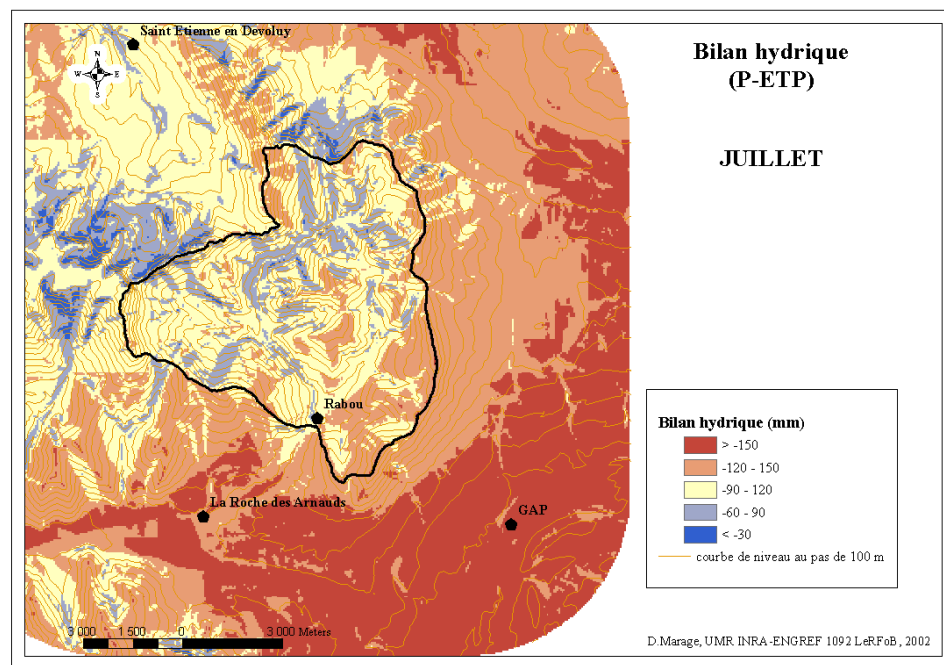


Figure 72 : Bilan hydrique (mm) du mois de juillet dans le bassin versant du Petit Buëch (05)

**IV.2.2.2.2 Facteurs écologiques**

Les variables climatiques correspondent aux températures et précipitations moyennes mensuelles (Modèle AURELHY de Météo-France (Benichou & Le Breton 1987), au rayonnement solaire global mensuel (Volk 1998). A ces variables climatiques, nous avons calculé des variables climatiques synthétiques, telles que l'ETP mensuelle calculée selon la formule de Turc (1961), l'indice hydrique de continentalité de Gams (Gams 1932) et les bilans hydriques climatiques mensuels (Figure. 72).

**IV.2.2.2.3 Données sur l'utilisation du sol**

Pour cela, les missions de photographies aériennes, respectivement de 1948, 1971 et 1993 ont été orthorectifiées, puis interprétées selon les modalités du tableau LXXV.

*Tableau LXXV. Distinction des différents stades physionomiques à partir des orthophotographies*

Classes des l'orthophotographies	Occupation au sol
Strate basse homogène	Pelouse
Strate de hauteur médiane homogène, présence sporadique de ligneux haut	Fruticée
Strate haute dominante avec couvert non fermé	Forêt claire
Strate haute dominante avec couvert fermé et homogène	Forêt dense

Le croisement entre les stades physionomiques en 1948, 1971 et 1993 et le cadastre napoléonien de 1808 a permis de caractériser la continuité des pratiques agro-sylvopastorales, selon les modalités du tableau LXXVI.

*Tableau LXXVI. Table de critère pour la définition de la continuité historique*

	1948/1971/1993	Pelouse	Fruticée	Forêt claire et dense
1808				
Près, pâturages Landes		Pelouse	Fruticée	Forêt récente
Bois			Non étudié	Forêt ancienne

La localisation des zones pâturées et non pâturées, ainsi que la charge pastorale actuelle (UGB.ha<sup>-1</sup>) ont été extraites d'enquêtes menées auprès des éleveurs (ONF/CERPAM 2000) et spatialisées sous SIG. La charge pastorale moyenne est de 0.35 UGB.ha<sup>-1</sup>.

**IV.2.2.3 Données pour la calibration des modèles**

La période d'inventaire a été réalisée entre 2000-2002. Le plan d'échantillonnage stratifié sous SIG (Goedickemeier *et al.* 1997) a permis de sélectionner aléatoirement 227 placettes réparties selon les quatre stades dynamiques sachant le mode d'occupation au sol en 1808 et la charge pastorale actuelle. Chaque relevé a été localisé au moyen d'un système GPS et d'un altimètre. Chaque placette de 100 ou 400 m<sup>2</sup>, selon le type de formation végétale, a fait l'objet d'un inventaire exhaustif des spermaphytes selon la méthode phytosociologique classique (Braun-Blanquet 1932).

**IV.2.2.4 Modélisation statistique**

Une première étape (Chapitre II.2 et II.3) a consisté en l'ordination, par Analyse Factorielle des Correspondances (AFC), du tableau floristique des complexes agro-pastoraux et forestiers. Les coordonnées factorielles des espèces et des relevés ont ensuite été traitées par CAH (méthode Ward) afin de déterminer l'appartenance phytosociologique et sa correspondance avec la nomenclature Corine Biotopes (Rameau *et al.* 1997).

**IV.2.2.4.1 Calibration des modèles**

L'ajustement des modèles est caractérisé par une mesure de la réduction de la variance. Dans le cadre des modèles généralisés, l'estimation se fait par la méthode du maximum de vraisemblance (*Maximum-Likelihood Estimation* (MLE)). Dans ce cas, l'ajustement se caractérise par la mesure de la réduction de la déviance, exprimée à travers le  $D^2$ . Un  $D^2$  ajusté a été également calculé. Il tient compte du nombre d'observations ( $n$ ) et du nombre de prédicteurs ( $p$ ). C'est une mesure adéquate pour comparer des modèles qui incluent différentes combinaisons de variables, comme dans notre cas. Il est de la forme (Guisan & Zimmermann 2000):

$$\text{adjusted } D^2 = 1 - [(n-1)/(n-p)] \times [1 - D^2]$$

Pour l'ensemble des régressions logistiques multiples pas à pas, le critère d'Akaike (AIC) a été retenu pour sélectionner les modèles (MathSoft 1999).

**IV.2.2.4.2 Validation des modèles**

La validation interne des modèles est basée sur le Kappa de Cohen (Fielding & Bell 1997) et « l'Area Under Curve » (AUC) dérivée de la méthode ROC. La performance des modèles est jugée d'après ces deux critères, en plus de la réduction de déviance ( $D^2$ ). L'interprétation de ces statistiques suit les recommandations de (Manel *et al.* 2001).

La constitution des cartes de distribution potentielle des communautés repose sur une méthodologie déjà éprouvée par Guisan *et al.* (1998). Les cartes de probabilité sont basées sur le seuil de probabilité optimisée correspond au point de la courbe ROC où la somme de Sensitivité et de la spécificité du modèle est maximale (Manel *et al.* 2001).

Les modèles sont ensuite testés par comparaison des cartes de prédiction avec une carte des observations indépendantes, réalisée par l'Office National des Forêts, maître d'œuvre pour la réalisation du Document d'Objectifs de ce site Natura 2000. Le  $\kappa$  de Cohen est calculé d'après la table de contingence issue de la comparaison entre carte observée et simulée. Cette statistique est maintenant largement employée pour évaluer la concordance spatiale (Monserud & Leemans 1992, Lenihan 1993, Brown 1994, Huntley *et al.* 1995, Guisan *et al.* 1998, Zimmermann & Kienast 1999).

**IV.2.3 Résultats et discussion**

Les modèles ajustés sont globalement de bonne qualité ( $D^2$ ) et de performance correctes ( $\kappa$ -values) (Tab. LXXVII). La correspondance entre les habitats prédits et observés est de 75,5% pour un  $\kappa$  global de  $0.31 \pm 0.01$  (Tab. LXXVII). Ce kappa global n'est pas très bon, en comparaison des résultats de Zimmermann & Kienast (2000) ou ceux de Brown (1994). Mais nous observons de grandes disparités par type d'habitats. Les forêts relevant du *Geranio nodosi-Fagenion* (Corine Biotopes : 43.174) et les pelouses à Sesslerie de *l'Agrostio capillaris-Seslerienion* (Corine biotope : 36.4111) présentent des valeurs de Kappa élevées et de très bonnes concordances spatiales (Figures. 73 et 74). A l'inverse, les valeurs de Kappa les plus faibles sont enregistrées pour les pelouses à Sesslerie du *Seslerienion* (Corine Biotopes : 36.431) et les fruticées du *Berberidion vulgaris* (Corine Biotope : 31.8123). La figure 75 donne la représentation de la carte globale et bien prédite des 8 principaux habitats du bassin versant du Petit Buëch.

De nombreuses études ont montré que la prise en compte de l'occupation au sol est une variable explicative déterminante dans la qualité de prédiction des modèles à de petites échelles. En prenant en compte la continuité historique des habitats concernés, nous constatons que la qualité de prédiction et de concordance est en lien très étroit avec cette dernière. Grâce au cadastre napoléonien de 1808, nous savons, que les habitats relevant du *Geranio-Fagenion* et de *l'Agrostio-Seslerienion*, n'ont pas subi de changement d'usages, respectivement bois et

pâturage, au cours des 200 dernières années. Ces habitats « très typés » sont relativement facile à cartographier et ne présentent pas de risque de confusion majeure avec d'autres habitats. Cette typicité, ils la doivent à la continuité des pratiques pastorales et forestières sur de très longues périodes. En revanche, nous constatons que pour une même qualité de prédiction, les forêts du *Cephalanthero-Fagion* ont une valeur de Kappa médiocre. Ceci s'explique par le fait que les garrigues à Genêt cendré du *Lavandulo-Genistion* ont des prédicteurs identiques et variant dans le même sens que ceux des forêts du *Cephalanthero-Fagion*. Une partie des zones cartographiées en garrigues se retrouve prédite comme forêts du *Cephalanthero-Fagion*. Ce résultat est d'ailleurs tout à fait logique car il fait le lien avec la série dynamique des hêtraies calcicoles à l'étage supraméditerranéen et montagnard (Ozenda 1985, Gaultier 1989, Rameau 1992).

Tableau LXXVII. Qualité et performance des modèles de régression logistique multiple pour les principaux habitats naturels du bassin versant du Petit Buëch (05) et concordance spatiale ( $\kappa$ -values) entre carte observée et carte simulée

	Qualité et performance des modèles				Concordance spatiale	
	$D^2_{adj}$	AUC	succès	$\kappa$	Nombre de pixels	$\kappa$
Complexes forestiers						
<i>Geranio-Fagenion</i>	0.48	0.93	79	0.66	4270	0.58
<i>Cephalanthero-Fagion</i>	0.40	0.91	91	0.61	1268	0.27
Complexes agro-pastoraux						
<i>Agrostio-Seslerienion</i>	0.53	0.96	92	0.64	803	0.42
<i>Seslerienion</i>	0.44	0.92	73	0.28	909	0.16
<i>Berberidion</i>	0.46	0.94	87	0.57	524	0.16
<i>Ononidion striatae</i>	0.26	0.87	70	0.25	953	0.18
<i>Lavandulo-Genistion</i>	0.22	0.78	78	0.34	718	0.37
<i>Ononidion cenisea</i>	0.30	0.85	70	0.21	3203	0.35
<b>Total</b>					12648	0.31

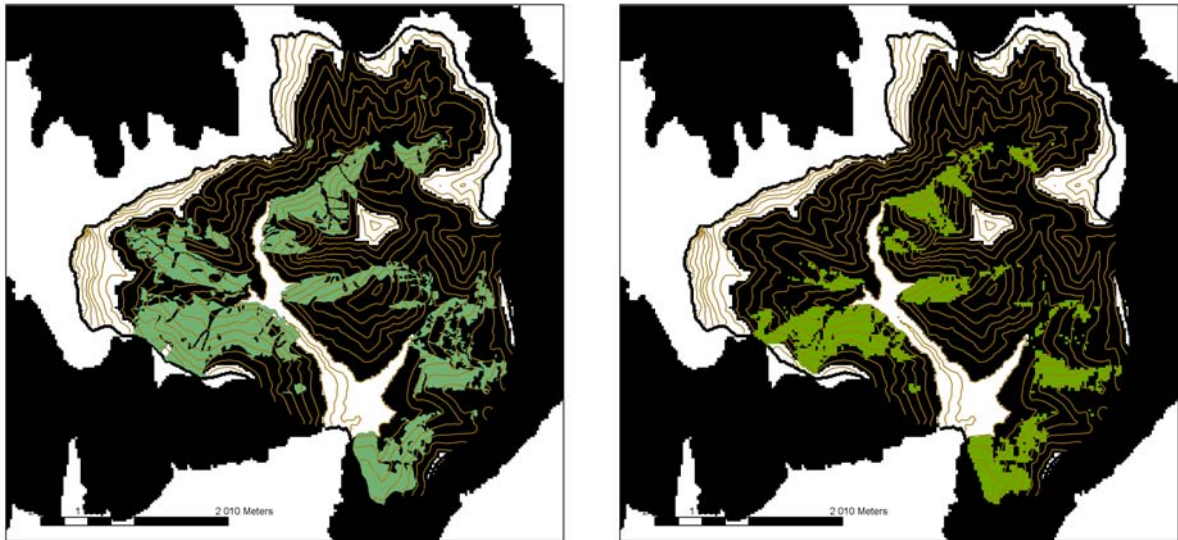


Figure 73 : Carte de distribution spatiale des forêts relevant du *Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae* (Corine Biotope : 43.174) dans le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes). (a) carte observée (b) carte simulée par régression logistique multiple. Courbe de niveau au pas de 100 m.

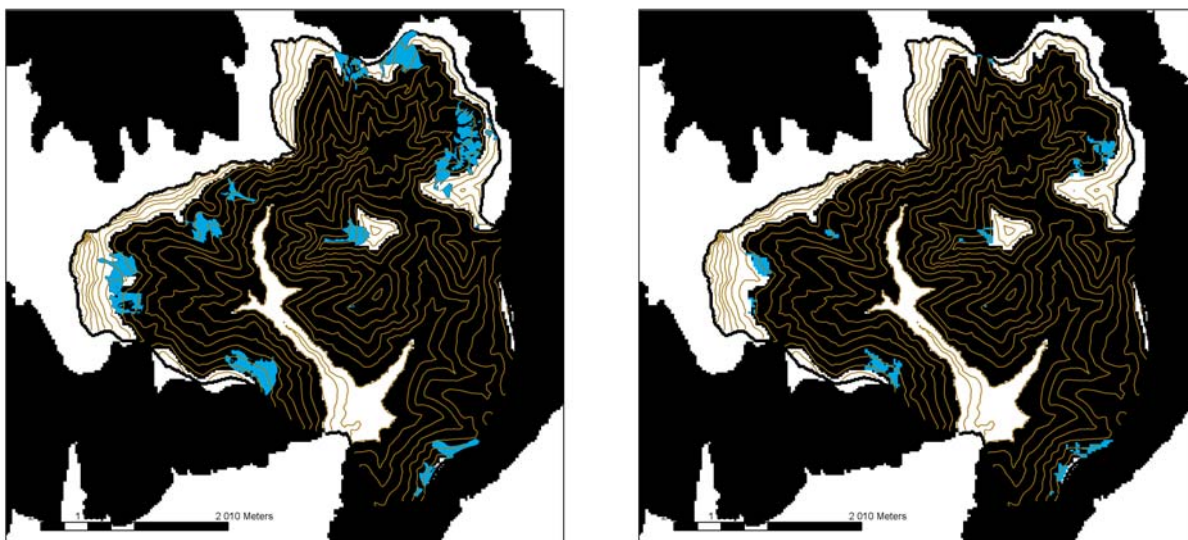


Figure 74 : Carte de distribution spatiale des pelouses relevant du *Agrostio-Seslerienion* (Corine Biotopes : 36.4111) dans le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes). (a) carte observée (b) carte simulée par régression logistique multiple.

Les habitats, relevant aujourd'hui du *Berberidion*, étaient auparavant d'anciens pâturages de mi-saison ou des zones de labours. Le changement de mode de mise en valeur, au cours des 200 dernières années, a provoqué un turn-over important d'espèces. L'ajustement à des variables environnementales est bon ( $D^2 = 0.46$ ,  $AUC = 0.94$ ), mais la composition de ces communautés très hétérogènes ne permet pas une cartographie précise (pas de 50m) et limite la concordance entre carte observée et prédite.

Les pelouses à Avoine toujours verte (*Helictotrichon sempervirens*) de l'*Ononidion cenisea* (Corine biotopes : 36.432b) font également parties des communautés liées aux activités anthropiques. La charge pastorale ancienne était très forte sur ces pelouses car leur exposition en faisait des pâturages de mi-saison très convoités (fonte précoce des neiges). Le sur-pâturage a renforcé les faciès à *Helictotrichon sempervirens*, si bien que le risque de confusion dans la cartographie des habitats reste très limité. Toutefois, cette espèce profite, tout comme le Brachypode penné (*Brachypodium pinnatum*) dans des contextes moins xériques, de l'abandon du pâturage, pour coloniser des pelouses à Brome érigé (*Bromus erectus*) (Rameau, comm. perso.).

Ces résultats ouvrent différentes perspectives.

D'un point de vue de la modélisation statistique, la prise en compte de l'Ancien Mode d'Occupation du Sol renforce la qualité de prédiction et l'interprétation biologique des modèles. La continuité historique des processus écologiques offre aux espèces une niche réalisée stable sur le long terme. Cette prévisibilité à long terme du régime de perturbations conditionne donc l'évolution des espèces (Blondel 1995). Cette prévisibilité est garante du suivi du bon état de conservation des habitats concernés. Toute modification du régime de perturbations contribue à la dégradation de cet état. La recolonisation ligneuse en cours dans les pelouses de l'*Agrostio-Seslerienion* fait peser de réelles menaces sur la persistance de certaines populations ayant évoluées dans ce cadre prévisible à long terme (Cf. Chapitre IV.4). La mauvaise qualité de prédiction des modèles peut également venir du seuil de probabilité optimale choisi selon la courbe ROC. Manel et al. (2001) ont, en effet, montré que ce seuil optimisé pouvait réduire la qualité de prédiction des modèles lorsqu'il s'agit d'événements rares i.e. faible nombre de pixels.

Les prédictions spatiales obtenues (Figures. 73, 74) permettent d'estimer la distribution potentielle des habitats. Ces modèles de distribution sont pilotés par des variables climatiques, physiographiques et géologiques (Chapitres II.2 et II.3). La différence entre la distribution potentielle et observée, aux erreurs de prédiction prêts,

peut représenter la composante de l'influence anthropique dans la distribution de la végétation ou une composante de la dynamique successionnelle.

Pour valider les cartes d'habitats naturels produites pour chaque site Natura 2000, une telle démarche s'avère très prometteuse. Si les modèles présentent globalement de bonnes qualités de prédiction et s'avèrent performants, il faut certainement les relier à la très forte hétérogénéité spatiale des zones de montagnes ou les contrastes macro et microclimatiques sont très marqués. La même démarche appliquée, en zone de plaine, supposerait de disposer d'autres prédictors et notamment géopédologiques. Or la spatialisation à fine échelle (pas de 25 à 50 m), de tels prédictors s'avère très complexe.

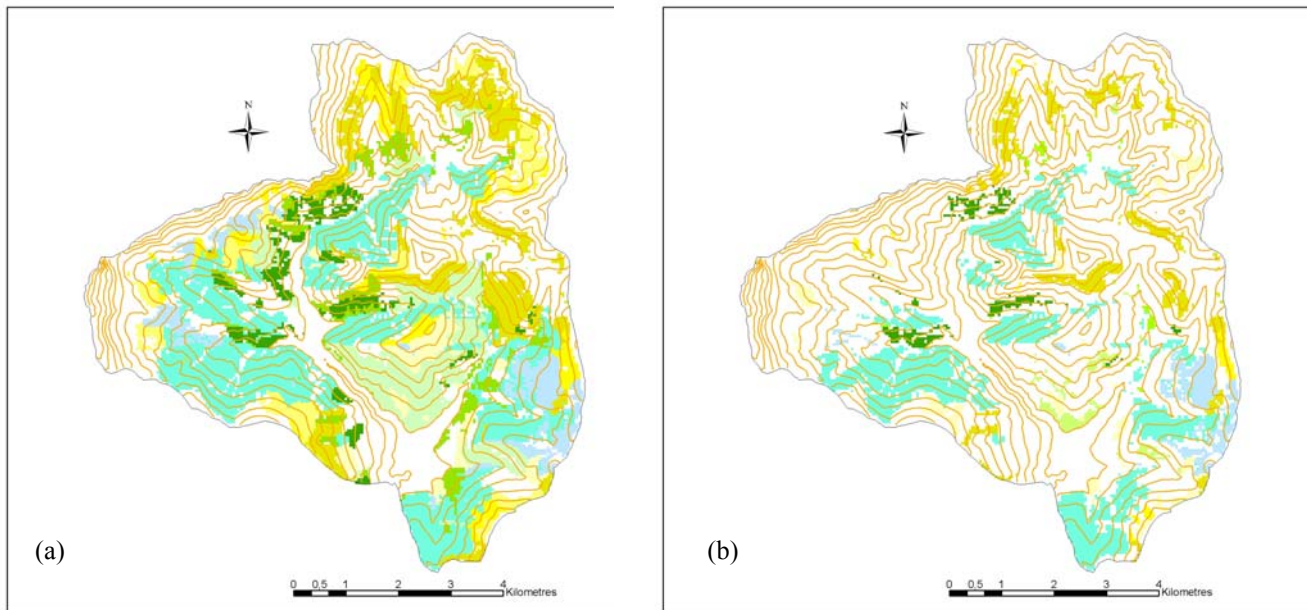


Figure 75 : Carte des principales communautés végétales du bassin versant du Petit Buëch (a) carte observée (source ONF) (b) carte des valeurs bien prédites d'après les modèles de régression logistique multiple



### IV.3 MODELISATION SPATIALE DE LA RICHESSE FLORISTIQUE A L'ECHELLE DU PAYSAGE DANS LES ALPES DU SUD FRANCAISES

#### IV.3.1 Introduction

Les relations entre biodiversité végétale et les variables environnementales présentent un enjeu considérable en biologie de la conservation (Randall 1986). L'indice de diversité le plus simple est représenté par la richesse spécifique (Cousins 1991). Cette mesure de la biodiversité a été utilisée, en complément de la mesure de la rareté, de manière pragmatique pour définir des aires et des « points chauds de biodiversité ».

La prédiction spatialisée des aires de richesse représente un thème central en écologie spatiale et fonctionnelle. Le patron de diversification des communautés végétales est sous la dépendance de facteurs climatiques, géopédologiques, facteurs hétérogènes dans l'espace et dans le temps. L'échelle d'observation dicte le patron et les processus à détecter. Les nombreux travaux sur la prédiction spatiale de la richesse spécifique travaillent à des échelles d'espaces (100 m à 10 000 m) et de temps très variables.

Les modèles de prédiction sont essentiellement basés sur des variables environnementales dérivées du MNT. Or, les régimes de perturbations anciens associés à l'histoire des modes de gestion peuvent avoir des conséquences importantes sur la composition et la richesse des communautés végétales.

Peu de travaux (Teira & Peco 2003) traitent de la spatialisation de la richesse au pas de 50 m, dans un contexte biogéographique méditerranéen. La prise en compte de l'Ancien Mode d'Occupation du Sol (AMOS) est rarement analysée. Nous allons tester si la prise en compte de l'AMOS et celle de la charge pastorale actuelle, en plus des variables classiquement dérivées du MNT, permettent de prédire la richesse herbacée à l'échelle  $\alpha$ , dans des communautés montagnardes sous influence méditerranéenne.

#### IV.3.2 Analyses des données et modélisation sous SIG

La régression poissonnienne pas à pas a été mise en œuvre pour étudier les relations entre la richesse herbacée et l'ensemble des prédicteurs spatialisés. L'erreur de distribution des résidus de la variable indépendante (richesse floristique) suivant une loi de Poisson (McCullagh & Nelder 1989, Nicholls 1989, MathSoft 1999), la fonction de lien est le  $\ln(Y)$  à la place de  $\ln(p/1-p)$ . Une attention particulière a été prise dans le choix du test de signification. Le test F a été employé à la place du  $\chi^2$  si la déviance étant sur-dispersée (Hastie & Pregibon 1993).

Pour l'ensemble des régressions logistiques ou poissonniennes multiples pas à pas, le critère d'Akaike (AIC) a été retenu pour sélectionner les modèles

#### IV.3.3 Résultats

##### IV.3.3.1 Ajustement des modèles de prédiction

Les variables sélectionnées pour la prédiction de la richesse des pelouses sont les termes linéaires de la charge pastorale (ugb) et de l'ETP du mois d'avril (pet4) (Tab. LXXVIII). Ces termes linéaires expliquent respectivement, 9.2% et 6% de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.15$ . Le  $D^2$  ajustée est égale à 0.14. Toute augmentation de la charge pastorale s'accompagne d'une diminution de la richesse herbacée. Cette baisse est compensée par une diminution de l'ETP du mois d'avril. La corrélation entre les valeurs observées et les valeurs prédites est de 0.38.

## IV. MODELISATION SPATIALE DE LA VEGETATION ET DE SA RICHESSE

Tableau LXXVIII. Coefficients de régression, valeurs du  $t$  et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression poissonnienne multiple de la richesse herbacée des pelouses. ( $ugb$  = charge pastorale,  $pet4$  = évapotranspiration potentielle du mois d'avril)

Term	Regression coefficient	Standard error	$t$ -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	$P$ -value ( $\chi$ )
intercept	3.955	0.112	35.202		81	186.59	-
$ugb$	- 0.229	0.084	- 2.715	17.20	80	169.39	0.000
$pet4$	- 0.0043	0.001	- 2.410	11.24	79	158.14	0.000

Tableau LXXIX. Coefficients de régression, valeurs du  $t$  et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression poissonnienne multiple de la richesse herbacée des fruticées. ( $prec9$  = précipitations moyennes du mois de septembre,  $cu$  = indice de concavité/convexité)

Term	Regression coefficient	Standard error	$t$ -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	$P$ -value ( $\chi$ )
intercept	0.679	0.958	0.708		66	203.00	-
$prec9$	0.034	0.011	3.024	26.38	65	176.61	0.000
$cu$	0.056	0.042	1.333	4.86	64	171.75	0.027

Les variables sélectionnées pour la prédiction de la richesse herbacée des fruticées sont les termes linéaires des précipitations du mois de septembre ( $prec9$ ) et la concavité/convexité du relief ( $cu$ ) (Tab. LXXIX). Ces termes linéaires expliquent respectivement, 13% et 2.4% de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.15$ . Le  $D^2$  ajusté est égal à 0.14. La corrélation entre les valeurs observées et les valeurs prédites est de 0.39.

Tableau LXXX. Coefficients de régression, valeurs du  $t$  et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression poissonnienne multiple de la richesse herbacée des forêts récentes. ( $rad11$  = radiations solaires du mois de novembre,  $prec9$  = précipitations moyennes de septembre,  $geol$  = perméabilité du substrat en  $darcy.m.s^{-1}$ )

Term	Regression coefficient	Standard error	$t$ -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	$P$ -value ( $\chi$ )
intercept	- 1.5443	2.254	- 0.684	-	35	290.83	-
$rad11$	0.0028	0.001	2.659	68.02	34	222.80	0.000
$prec9$	0.0555	0.026	2.067	25.82	33	196.98	0.000
$geol$	- 222.68	163.69	- 1.360	11.10	32	185.88	0.000

Les variables sélectionnées pour la prédiction de la richesse herbacée des forêts récentes sont les termes linéaires des radiations solaires du mois de novembre ( $rad11$ ), des précipitations du mois de septembre ( $prec9$ ) et de la perméabilité du substrat géologique ( $geol$ ) (Tab. LXXX). Ces termes linéaires expliquent respectivement, 23.4%, 8.9% et 3.8% de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.36$ . Le  $D^2$  ajusté est égal à 0.35. La corrélation entre les valeurs observées et les valeurs prédites est de 0.59.

Tableau LXXXI. Coefficients de régression, valeurs du  $t$  et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression poissonnienne multiple de la richesse herbacée des forêts anciennes. ( $ugb$  = charge pastorale,  $ampli$  = amplitude thermique,  $slope$  = pente,  $bh3$  = bilan hydrique de mars)

Term	Regression coefficient	Standard Error	$t$ -value	Deviance reduction	d.f.	Residual deviance	$P$ -value ( $\chi$ )
intercept	43.071	14.239	3.024	-	41	152.04	-
$ugb$	-5.654	1.810	-3.122	33.29	40	118.75	0.000
$ampli$	-2.220	0.771	-2.875	20.83	39	97.91	0.000
$slope$	0.014	0.005	2.693	11.48	38	86.42	0.000
$bh3$	-0.019	0.010	-1.748	6.83	37	79.59	0.008

Les variables sélectionnées pour la prédiction de la richesse herbacée des forêts anciennes sont les termes linéaires de la charge pastorale ( $ugb$ ), de l'amplitude thermique annuelle ( $ampli$ ), de la pente ( $slope$ ) et du bilan

hydrique du mois de mars (bh3) (Tab. LXXVII). Ces termes linéaires expliquent respectivement, 21.9%, 13.7%, 7.5% et 4.5% de la déviance nulle, soit un  $D^2 = 0.47$ . Le  $D^2$  ajusté est égal à 0.45. La corrélation entre les valeurs observées et les valeurs prédites est de 0.67.

#### IV.3.4 Prédiction spatialisée de la richesse herbacée

La valeur de prédiction a été spatialisée pour chaque stade dynamique sachant l'ancien mode d'occupation au sol, puis les 4 grids de prédiction ont été regroupés pour former la figure 76.

Compte tenu des qualités d'ajustement des différents modèles (Tab. LXXVIII à LXXX), il apparaît clairement que la richesse herbacée est largement sous-estimée dans les complexes agro-pastoraux.

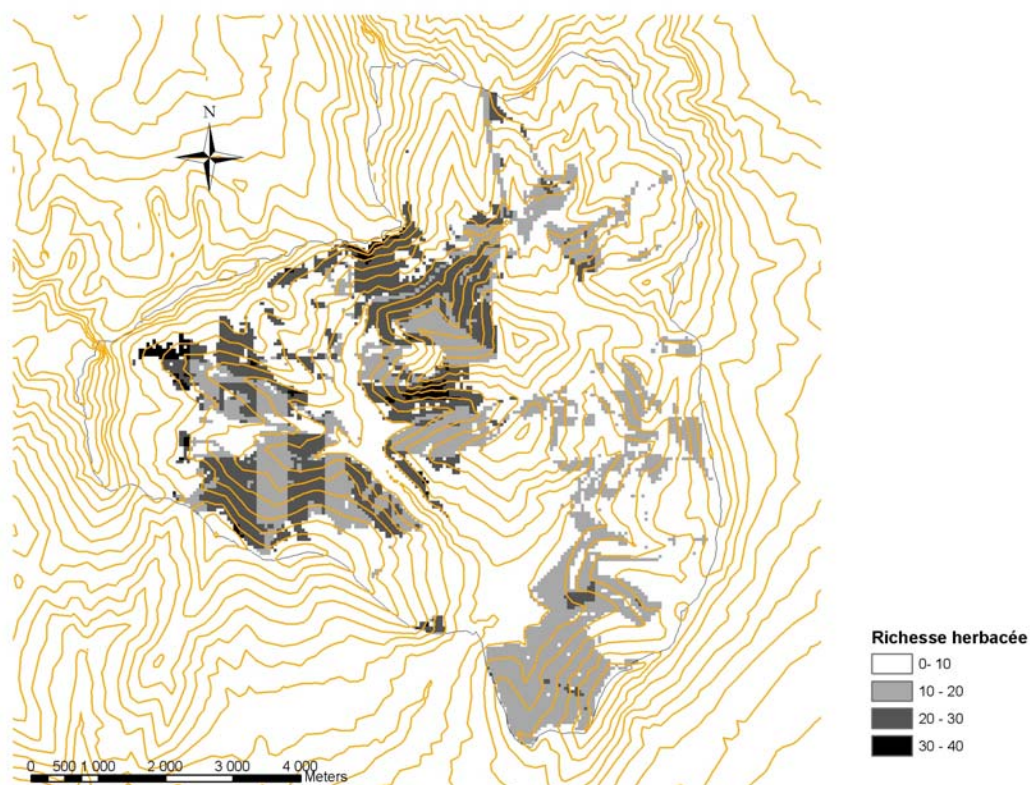


Figure 76 : Carte de la richesse herbacée dans le bassin versant du Petit Buëch estimée d'après les modèles de régressions multiples poissonniens

### IV.3.5 Discussion

#### IV.3.5.1 Richesse spécifique et perturbations

Dans les pelouses, la diminution de la charge pastorale favorise la richesse herbacée, ce qui est contradictoire avec la plupart des résultats obtenus (Balent 1987, Dutoit 1995, Barbaro 1999). Deux raisons sont évoquées pour expliquer ce résultat. D'une part, le modèle ajusté est de mauvaise qualité ( $D^2 = 0.15$ ). D'autre part, la charge pastorale est considérée comme continue sur l'ensemble d'une unité pastorale. Ce sont vraisemblablement des facteurs de microhétérogénéité liés au pâturage qui expliquent la réponse des communautés à ce facteur.

En revanche, dans les forêts anciennes, l'augmentation de la charge pastorale, toute chose étant égale par ailleurs, se fait au détriment de la richesse herbacée. Cette observation est cohérente avec les résultats déjà acquis par ailleurs (Chapitre II.3 et III.2). Le pâturage est un élément de stress biotique très intense pour des espèces qui ne sont pas adaptées à cette perturbation.

#### IV.3.5.2 Richesse spécifique et ressources

Quel que soit le stade dynamique, soit les précipitations, l'ETP, ou le bilan hydrique explique une partie de la déviance de la richesse herbacée. La ressource hydrique est donc le principal facteur limitant la richesse herbacée dans notre contexte montagnard sous influence méditerranéenne. Nous constatons que la part de déviance expliquée par les termes du bilan hydrique sont différents selon le stade dynamique. Dans les pelouses, l'ETP du mois d'avril explique 6% de la déviance nulle. Dans les fruticées, les précipitations moyennes de septembre expliquent 13% de la déviance nulle. Nos résultats sont en accord avec Teira & Peco (2003) qui montrent que la richesse spécifique des pelouses et fruticées, dans un contexte de déprise pastorale dans les montagnes espagnoles est expliqué à 70% par des variables topo-écologiques comme les précipitations moyennes annuelles (Teira & Peco 2003). En revanche, dans les complexes forestiers, les variables climatiques n'expliquent plus que 8.9% de la déviance nulle. Dans les forêts anciennes, 4.5% est expliqué par le bilan hydrique du mois de mars.

Le bilan radiatif rentre également en ligne de compte dans le déterminisme de la richesse herbacée des forêts récentes et des forêts anciennes, mais pas dans celui des complexes agro-pastoraux. Dans ces derniers, le bilan radiatif n'est pas un facteur limitant la richesse herbacée. La prise en compte de la continuité historique permet de se rendre compte que ces espaces toujours ouverts ou anciennement cultivés sont situés dans les zones où le bilan radiatif est toujours favorable.

Dans les forêts anciennes, l'amplitude thermique est un facteur déterminant de la richesse. Nous remarquons de très fortes variations de la richesse pour de faibles variations de ce paramètre. Toute chose étant égale par ailleurs, une augmentation de 0.5°C d'amplitude correspond à une chute de 67% de la richesse herbacée. Celle-ci diminue donc lorsque la variabilité intersaisonnière augmente. Une telle relation a été démontrée, par ailleurs, chez de nombreux groupes zoologiques (Barbault 1995), mais semble s'appliquer également aux communautés végétales présentant une longue persistance écologique (forêts anciennes).

Globalement, la richesse herbacée, dans notre contexte biogéographique, est une fonction du stress abiotique et du niveau de perturbations. La limitation des stress abiotiques et du niveau de perturbation augmente la richesse herbacée.

#### IV.3.5.3 Amélioration de la qualité des modèles : apport de variables non spatialisées

La mauvaise qualité de prédiction des modèles dans les complexes agro-pastoraux provient de la très forte hétérogénéité spatiale dans ces écosystèmes montagnards. La prise en compte de variables non spatialisées permet d'améliorer significativement la qualité de prédiction des modèles. Dans les successions secondaires, la richesse floristique est une fonction linéaire décroissante du couvert arbustif (Delcros 1992, Dutoit 1995, Deconchat 1999, Sciama 1999, Saïd 2000, Barbaro *et al.* 2001). Dans les pelouses, le recouvrement de la strate

arbustive haute explique 3.9% de la déviance nulle. Elle est corrélée positivement à la richesse herbacée. L'augmentation du couvert arbustif haut contribue à l'augmentation de la richesse herbacée. Ceci peut s'interpréter en terme d'augmentation de l'hétérogénéité spatiale qui favorise la création de nouvelles niches écologiques, par la présence d'espèces mésophiles et des espèces des premiers stades de la succession, sans que les taxons inféodés aux pelouses disparaissent. Dans les fruticées, le recouvrement de la strate arborescente explique 5.4% de la déviance nulle. Elle est corrélée positivement à la richesse herbacée, comme dans le cas des pelouses. Les mécanismes en jeu sont du même ordre que précédemment.

Dans les forêts récentes, le couvert arbustif haut et le couvert arborescent expliquent 13.5% en plus de la déviance nulle. Ils jouent cependant des rôles opposés. L'augmentation du couvert arborescent réduit la richesse herbacée, tandis que l'augmentation du couvert arbustif haut la fait croître. La complexification de la canopée serait bien un moyen d'augmenter la richesse herbacée dans les forêts récentes. Toute chose étant égale par ailleurs, un faible couvert arborescent associé à un couvert arbustif haut est favorable à l'augmentation de la richesse herbacée. Dans les forêts anciennes, le couvert arborescent explique 34% de la déviance nulle. Il est corrélé négativement à la richesse herbacée. Ces résultats corroborent les nombreuses observations sur la réduction de la richesse herbacée en lien avec le couvert (Swindel *et al.* 1991, Liu 1995).

La richesse herbacée est dépendante des ressources limitantes. Dans notre contexte montagnard sous influence méditerranéenne, le stress hydrique est la première contrainte abiotique pour le tapis végétal. Dans les pelouses et fruticées, l'ajout de variables pédologiques améliore la qualité de prédiction des modèles. La réserve utile explique respectivement 8.2% et 14% de la déviance nulle de la richesse herbacée des pelouses et des fruticées (. Dans les complexes forestiers, cette variable n'améliore pas la qualité des modèles. Le couvert des strates ligneuses est par contre le facteur clé de la richesse herbacée.

*Tableau LXXXII. Apport des variables non spatialisées à la qualité des modèles de prédiction de la richesse herbacée dans le bassin versant du Petit Buëch*

	Nbr. Paramètres initiaux	Nbr. Paramètres finaux	Variables retenues	Deviance reduction	$\Delta$ Dev.	<i>P</i> -value ( $\chi$ )
Pelouses	4	6	RU	15.30	22.54	0.000
			Couvert arbustif	7.23		
Fruticée	4	6	RU	28.41	39.32	0.000
			Couvert arbre	10.89		
Forêt récente	5	7	Couvert arbuste	21.69	60.55	0.000
			Couvert arbre	17.75		
Forêt ancienne	6	4	Couvert arbre	36.71	18.39	0.000

Le recours à des Modèles Individus-Centré (MIC) est probablement une bonne option pour de futures recherches. Dans ce cas, les paramètres des populations (taux de croissance, taux de survie etc.) devraient alors être indexés sur les variables environnementales explicatives de la richesse. Nous avons en effet montré qu'une part de la déviance de la richesse spécifique est expliquée par des variables environnementales. Une autre voie pourrait être axée sur la prise en compte de variables relevant de l'écologie des paysages, et plus particulièrement des indices de contagion ou de proximité. Ils permettraient de raisonner dans un cadre métapopulationniste ou de biogéographie insulaire. Devant la complexité des mécanismes en jeu, une retranscription la plus fidèle possible devrait prendre en compte la biologie de chaque espèce. Il faudrait dans ce cas ajuster un modèle par espèce. Technique faisable (Lehmann *et al.* 2002a), cette approche est limitée par la réalité biologique. La probabilité de présence d'une espèce covarie avec l'ensemble des autres. Il s'agirait de modéliser les interactions entre espèces à l'échelle des communautés. Cette approche paraît actuellement hors de portée de la modélisation des systèmes biologiques.

## IV.4 UNE DEMARCHE POUR LA HIERARCHISATION DES ENJEUX EN MATIERE DE CONSERVATION DES HABITATS : EXEMPLE PAR L'EVALUATION PATRIMONIALE DE LA FLORE DANS LE BASSIN VERSANT DU PETIT BUECH (HAUTES ALPES)

### IV.4.1 Introduction

La notion de patrimoine naturel apparaît porteuse d'une nouvelle légitimité pour asseoir la prise de décision et la gestion dans le domaine de l'environnement. Celle-ci est construite indépendamment des intérêts économiques. Ce patrimoine désigne les éléments de la biosphère et de la lithosphère, distincts des biens d'usage et des capitaux. Ce patrimoine est par conséquent dynamique et évolutif et sous-tend l'idée de transmission aux générations futures. Certaines parties du patrimoine naturel peuvent entrer dans la sphère marchande. Dans ce cadre, il est entendu que la gestion doit pérenniser ce patrimoine. Le patrimoine naturel "*s'accommode de la superposition sur un même espace de plusieurs prérogatives distinctes renvoyant à des usages et à des titulaires différents*" comme le rappelle Ost (1995). Comment construire une échelle des valeurs patrimoniales? Plus particulièrement celle de la flore et de la végétation. Comment aider les gestionnaires d'espaces naturels à intégrer ces valeurs pour la conservation des habitats ?

Cette évaluation suppose l'établissement de critères les plus objectifs possibles et laissant peu de place à une approche affective. La difficulté d'une telle démarche réside dans l'appréciation de la notion objective de rareté et celle de menaces, et d'une juste pondération de celles-ci (Olivier *et al.* 1995). Trois variables sont classiquement employées pour quantifier la rareté d'une population (Rabinowitz *et al.* 1986) (i) son amplitude géographique (ii) son amplitude écologique (iii) ses effectifs. La combinaison de ces variables permet de distinguer huit niveaux de rareté dont sept se révèlent pertinents (Rabinowitz *et al.* 1986). L'amplitude géographique d'une population se réfère généralement à sa chorologie, c'est à dire à l'étude de sa répartition spatiale et de son déterminisme. Les matrices de distances géographiques entre sites définissent les aires de répartition. L'endémisme est un cas particulier de ces matrices de distances. Il est dit strict lorsque n'existe qu'un seul site ou entité géographique e.g. endémique strict d'un territoire national. La marginalité chorologique se discute lorsque qu'un site sort de cette matrice. L'amplitude écologique se rattache au concept de la niche écologique (Daget & Godron 1982). Dans le cas d'endémisme, le taxon est sténotope (un seul site ou grande proximité géographique entre les sites), mais il n'est pas nécessairement sténoèce. Or, Rabinowich *et al.* (1986) n'envisageaient que la niche réalisée, pas la niche potentielle. Il est permis de s'interroger sur la possibilité d'extension ou la recherche de niches écologiques potentielles par expérimentation. Enfin, l'effectif de la population peut être considéré comme fini dans le cas d'endémisme strict. Alors, paramètre et estimateur de cette variable se confondent.

Hormis ce cas particulier, les méthodes d'échantillonnage et les estimateurs de la taille de la population doivent se concevoir dans le cadre théorique des méta-populations. Les populations sont spatialement structurées à toutes les échelles d'espace et reliées entre elles par des flux d'individus. Empruntant, à ce modèle méta-populationniste, Eriksson (1993) propose une relation entre la richesse locale et régionale basée sur l'hypothèse du pool spécifique. Le pool d'espèce est défini comme l'ensemble des espèces pouvant potentiellement exister dans une communauté. Ce pool spécifique est considéré comme un bon prédicteur de la richesse spécifique locale. Cela suppose que les processus régionaux et historiques soient responsables, en partie, du déterminisme local de la biodiversité. Dans ce cadre théorique, la communauté est définie vis à vis de paramètres du milieu, et se confond avec la notion d'habitat. En première approche, l'étude chorologique des composantes de ce pool est un bon moyen de cerner sa diversité et son originalité. Elle permet de distinguer un ensemble ordinaire, d'un ensemble à valeur patrimoniale.

Un bassin versant des Hautes-Alpes nous a permis de développer et proposer une méthodologie d'évaluation du caractère patrimonial de la flore basé ses attributs vitaux et ses traits écologiques, afin de définir une gradation des enjeux pour la conservation des habitats. Cette méthode est ensuite validée par un échantillonnage probabiliste.

#### IV.4.2 Matériels et méthodes

##### IV.4.2.1 Site d'étude

Le bassin versant étudié est situé dans les Hautes-Alpes à 44°35N', 6°12'E, c'est à dire à 10 km au nord-ouest de Gap. Ce site dit « du Petit-Buëch », d'une superficie totale de 57 km<sup>2</sup>, voit son altitude varier de 1050 à 2709 m (Pic de Bure). Les caractéristiques climatiques, issues du modèle AURELHY de Météo France (Benichou & Le Breton 1987); période 1961 à 1990) donnent des précipitations moyennes annuelles de 1138 ± 66 mm et une température annuelle moyenne de 5.9°C ± 1.0. L'hiver est rigoureux avec plus de 100 jours de gel. La neige est présente pendant environ 150 jours. Les synthèses climatiques prouvent le rattachement du bassin versant au climat montagnard méditerranéen des Alpes intermédiaires, soit au carrefour bioclimatique entre Alpes internes et externes (Ozenda 1985).

Ce site repose sur les assises géologiques calcaires du Jurassique et du Crétacé. Des associations végétales thermophiles et xérophiles des *Ononidetalia striatae* et des pelouses à Sesslerie bleue du *Seslerietea albicantis* occupent la majeure partie de l'espace. La succession vers la forêt est assurée par des groupements des *Prunetalia spinosae* (*Amelanchierion ovalis* et *Berberidion*). Sur les versants nord et nord-ouest, les hêtraies-sapinières neutrophiles (*Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae*) constituent, entre 1300 et 1800 m, la végétation naturelle potentielle tandis qu'aux expositions chaudes, correspondent des hêtraies calcicoles relevant du *Cephalanthero-Fagion* (Rameau 1992). Les éboulis du *Thlaspion rotundifolii* et des falaises du *Potentillion caulescentis* occupent le reste du territoire. L'ensemble du bassin versant est inscrit dans le site Natura 2000 n° FR 9301511 « DEVOLUY - DURBON – CHARANCE ».

D'abord cantonnés au bois du Chapitre, Réserve Biologique Domaniale, les nombreux travaux scientifiques, qui se sont succédés depuis une dizaine d'années, ont élargi leurs thèmes et domaine de recherche dans le cadre de deux programmes de recherches, le premier "Biodiversité et Gestion Forestière" financé par le GIP ECOFOR, et le second, un programme européen LIFE "Héritage Bioculturel Forestier". Avec l'abandon du village de Chaudun au début du XX<sup>ème</sup> siècle, suivi de l'exode rural, au milieu du XX<sup>ème</sup> du village de Rabou, une recolonisation ligneuse, à l'étage montagnard et subalpin, conduit progressivement à la fermeture de zones jusque là vouées au pastoralisme. Cette succession secondaire représente une menace potentielle pour la flore. Une évaluation patrimoniale devait donc être menée.

##### IV.4.2.2 Bases de données

###### IV.4.2.2.1 Base de données sur les traits biologiques

Elle a été élaborée au niveau infraspécifique (sous-espèces et variétés). Les traits biologiques des taxons ont été extraits de la bibliographie (Tab. LXXXIII). La base de données comprend outre l'appartenance à une famille, des traits biologiques relatifs à la morphologie tel le type biologique. Un ensemble de traits écologiques et chorologiques vient compléter cette base de données. Il s'agit de la chorologie (Pignatti 1982), du preferendum écologique par grands types d'habitat, de l'amplitude écologique (Landolt 1977, Rameau *et al.* 1993) et des valeurs écologiques indicatrices pour les coefficients d'héliophilie, de nitrophilie, d'humidité, d'acidité, de thermophilie et de continentalité (Landolt 1977).

Tableau LXXXIII. Modalités des traits biologiques

Trait	Modalités
1. Type biologique	a. Phanérophyte b. Chaméphyte c. Hémicryptophyte d. Géophyte e. Thérophyte
2. Coefficient d'héliophilie	a. Héliophile b. Ubiquiste c. Sciaphile
3. Coefficient de nitrophilie	a. Nitrophile b. Mésotrophe c. Oligotrophe
4. Coefficient d'humidité	a. Xérophile b. Mésoxérophile c. Mésophile d. Hygrophile
5. Coefficient d'acidité	a. Calcicole b. Neutrophile c. Acidiphile
6. Coefficient de thermophilie	a. Thermophile b. Mésothermophile c. Cryophile
7. Coefficient de continentalité	a. Continentale b. Ubiquiste c. Sub-océanique
8. Chorologie	a. Endémique, subendémique et endémique alpine b. Boréal et arctico-alpin c. Eurasiatique, européen, et atlantique d. Orophyte européen et eurasiatique e. Méditerranéen <i>s.l.</i> medit.-montagnard f. Cosmop. Subcosmop, adventices
9. Statut de protection	a. International b. National c. Régional d. Départemental
10. Preferendum écologique	a. Landes, fourrés b. Pelouses sèches calcicoles c. Pelouses subalpines et alpines d. Pelouses mésophiles, prairies humides et mégaphorbiaies e. Forêts décidues, mixtes f. Forêts résineuses g. Forêts et fourrés alluviaux, marais et sources h. Eboulis i. Rochers et falaises continentaux



- 
- |                          |                           |
|--------------------------|---------------------------|
| 11. Amplitude écologique | a. Un habitat             |
|                          | b. Deux habitats          |
|                          | c. Trois habitats et plus |
- 

Nous avons retenu quatre niveaux patrimoniaux pour lesquels s'applique une police de l'environnement. Pour les réglementations des niveaux internationaux, il s'agit de la Convention de Washington (1973), de la Convention de Berne (1979) et de la directive "Habitats" (1992). Au niveau national, il s'agit de la liste des espèces protégées (1982, modifiée 1995). Au niveau régional, la liste des espèces protégées de 1992. Au niveau départemental, la liste des espèces protégées et celle dont la cueillette et le ramassage sont réglementés dans les Hautes-Alpes, ont été utilisées. A cela s'ajoutent les taxons présents dans les livres rouges de la flore menacée au niveau national (tome I et II) ou régional (région PACA).

#### **IV.4.2.2 Base de données floristiques, stratégie d'échantillonnage et cartographie des habitats**

Les données floristiques concernant la bassin versant ont été extraites de la base de données du CBNA de Gap-Charance. Puis 227 relevés phytoécologiques ont été collectés selon un échantillonnage probabiliste stratifié (Frontier 1983), et localisés par système GPS. Une analyse de la banque de graines du sol a été réalisée pour 32 d'entre eux. Ceci permettra de juger la part de la richesse floristique potentielle, son apport au pool spécifique, et sa valeur patrimoniale (Chap. III.2).

La cartographie des habitats a été réalisée par l'O.N.F., chargé de la maîtrise d'œuvre et de l'élaboration du document d'objectif, pour ce site Natura 2000.

Les 227 relevés ont été croisé, sous SIG ArcGis® 8.1, avec la carte des habitats, afin de déterminer le preferendum et l'amplitude écologique pour chacune des espèces. La dénomination des grands types d'habitats est celle de CORINE Biotopes (Rameau *et al.* 1997).

#### **IV.4.2.3 Analyses des données**

Le test du  $\chi^2$  a été employé pour mesurer l'indépendance entre variables qualitatives, par comparaison des fréquences (Dagnelie 1975). Le test exact de Fisher a été employé pour des variables binaires. L'ANOVA, suivie de comparaisons multiples de moyenne (L.S.D. de Fischer), a été utilisée pour étudier les relations entre coordonnées factorielles des espèces, leur valeur patrimoniale, leur preferendum et leur amplitude écologique. La probabilité de rejeter l'hypothèse nulle est évaluée au seuil  $\alpha$  de 0.05%\*, 0.01%\*\* et 0.001%\*\*\*. Toutes les analyses inférentielles ont été réalisées sous S-Plus 2000 (MathSoft 1999).

Pour des raisons liées à l'absence de stratégie d'échantillonnage précise dans la base de données du CBNA, nous avons retenu un poids uniforme pour l'ensemble des espèces. L'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) a permis de caractériser les corrélations entre variables qualitatives et d'identifier des groupes sur la base des traits biologiques. Des niveaux d'enjeux patrimoniaux ont pu être ainsi définis, selon l'amplitude géographique et écologique issues de l'ACM. L'adéquation de ces enjeux avec la valeur patrimoniale, le preferendum et l'amplitude écologique a été validée. Puis la hiérarchisation en matière de conservation des habitats a été réalisée d'après les surfaces par grands types d'habitats présents dans le bassin versant du Petit Buëch. Les espèces, nouvellement inventoriées, ont été projetées comme individus supplémentaires, permettant ainsi de leur affecter une valeur patrimoniale et de la discuter. Les analyses multivariées ont été réalisées sous ADE 4 (Thioulouse *et al.* 1997).

### IV.4.3 Résultats

#### IV.4.3.1 Evaluation patrimoniale globale

En France, la richesse floristique est estimée à 6067 taxons, dont 1167 taxons introduits ou cultivés (IFEN 2002). Dans les Hautes-Alpes, cette richesse est estimée à 2567 espèces (Chas 1994).

La base floristique du CBNA recense 849 taxons pour le bassin versant du Petit Buëch dont 107 taxons sont des sous-espèces, soit 17.3% de la flore française. Ces 849 taxons se répartissent dans 81 familles, dont sept constituent 50% de l'effectif. Ce sont respectivement les *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae*, *Apiaceae* et *Lamiaceae*.

177 taxons ont un statut de protection ou sont inscrits dans des livres rouges. 45 taxons sont inscrits dans le livre rouge de la flore menacée de France (tome I et II) et 144 taxons, dans le Livre Rouge de la région PACA. Au total, 21% de la flore a une valeur patrimoniale. Celle-ci se répartie dans 47 familles, dont un tiers chez les *Orchidaceae*, *Asteraceae* et *Apiaceae*. Un peu plus de 2% de la flore menacée prioritaire de la flore de France se situe dans ce site (Chas 1994, Olivier *et al.* 1995). Cinq taxons sont des endémiques strictes du territoire national. Les éboulis du *Thlaspion rotundifolii* en abrite quatre. Il s'agit respectivement de *Carduus aurosicus* Chaix, *Galium saxosum* (Chaix) Breistr., *Heracleum pumilum* Vill., et *Iberis aurosica* Chaix *subsp. aurosica*. Les falaises du *Potentillion caulescentis* renferment *Saxifraga delphinensis* Ravaud.

Le spectre chorologique nous indique que la flore du bassin versant est surtout constituée des cortèges européens, orophytiques et boréaux (Tab. LXXXIV). Parmi les endémiques, 64.5% bénéficient d'un statut patrimonial. 40.9% des endémiques alpines ont un statut patrimonial. Viennent ensuite, les orophytes eurasiatiques (28.6%), les orophytes européennes (25.9%), et les taxons boréaux (22.5%). Le tableau LXXXIV montre un lien hautement significatif entre la chorologie des espèces et leur statut patrimonial ( $\chi^2 = 72.19$  d.f.= 13,  $P < 0.001$ ). Les quatre taxons subatlantiques ne bénéficient d'aucun statut patrimonial, alors que leur marginalité chorologique le mériterait, notamment pour *Helleborus viridis* L..

Tableau LXXXIV. Spectre chorologique de la flore "ordinaire" et patrimoniale du bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes)

	Nombre de taxons	Dont taxons à valeur patrimoniale	% taxons à valeur patrimoniale
Endémique	31	20	<b>64.5%</b>
Endémiques alpins	44	18	<b>40.9%</b>
Boréaux	102	23	<b>22.5%</b>
Arctico-alpins	19	3	15.8%
Européens	175	24	13.7%
Européens orophytes	166	43	<b>25.9%</b>
Eurasiatiques	115	21	18.3%
Eurasiatiques orophytes	21	6	<b>28.6%</b>
Méditerranéens s.l.	92	11	12.0%
Médit-mont.	45	8	17.8%
Atlantiques	4	0	0.0%
Cosmop. Subcosmop, adventices	24	0	0.0%
Indéterminé	11	0	0.0%
<b>Total</b>	<b>849</b>	<b>177</b>	

**IV.4.3.2 Identification de groupes d'espèces sur la base des traits biologiques**

Pour l'analyse, nous avons exclu des types biologiques, les épiphytes (*Viscum album* L.) et les lianes (*Clematis vitalba*, *Clematis alpina*, *Hedera helix*). Après élimination des taxons non renseignés, les trois premières valeurs propres de l'ACM du tableau de traits biologiques (665 espèces x 30 modalités des 8 premiers traits biologiques) sont respectivement égales à 0.357, 0.255 et 0.181. Les traits biologiques, montrant les rapports de corrélation les plus élevés avec F1 (Tab. LXXXV), sont respectivement l'humidité (0.717), la continentalité (0.481), la nitrophilie (0.422) et dans une moindre mesure l'héliophilie (0.403), Pour F2, ce sont respectivement la thermophilie (0.663) et la chorologie (0.631). Pour le troisième axe, il s'agit du type biologique (0.452) et du coefficient d'acidité (0.338). 3 groupes biologiques d'espèces peuvent ainsi être distingués sur la base de leurs traits (Tab. LXXXV) : le premier axe oppose un groupe composé d'espèces mésophiles et hygrophiles, sub-océaniques, nitrophiles à mésotrophes et sciaphiles à un groupe composé de xérophiles et mésoxérophiles, continentales et héliophiles. Le second axe oppose des espèces orophytiques, endémiques, boréales et cryophiles aux espèces d'origine européenne ou cosmopolite, mésothermophiles, et permet de scinder les groupes définis par l'axe 1 (Figure. 77). Les espèces les plus contributives de chaque groupe biologique sont indiquées dans le tableau LXXXVI.

Tableau LXXXV. Rapports de corrélation entre traits biologiques et coordonnées des espèces

Traits biologiques	ACM		
	F1	F2	F3
1. Type biologique	0.201	0.206	<b>0.452</b>
2. Coefficient d'héliophilie	<b>0.403</b>	0.122	0.102
3. Coefficient de nitrophilie	<b>0.422</b>	0.070	0.117
4. Coefficient d'humidité	<b>0.717</b>	0.089	0.015
5. Coefficient d'acidité	0.132	0.217	<b>0.338</b>
6. Coefficient de thermophilie	0.224	<b>0.663</b>	0.006
7. Coefficient de continentalité	<b>0.481</b>	0.041	0.217
8. Chorologie	0.280	<b>0.631</b>	0.207

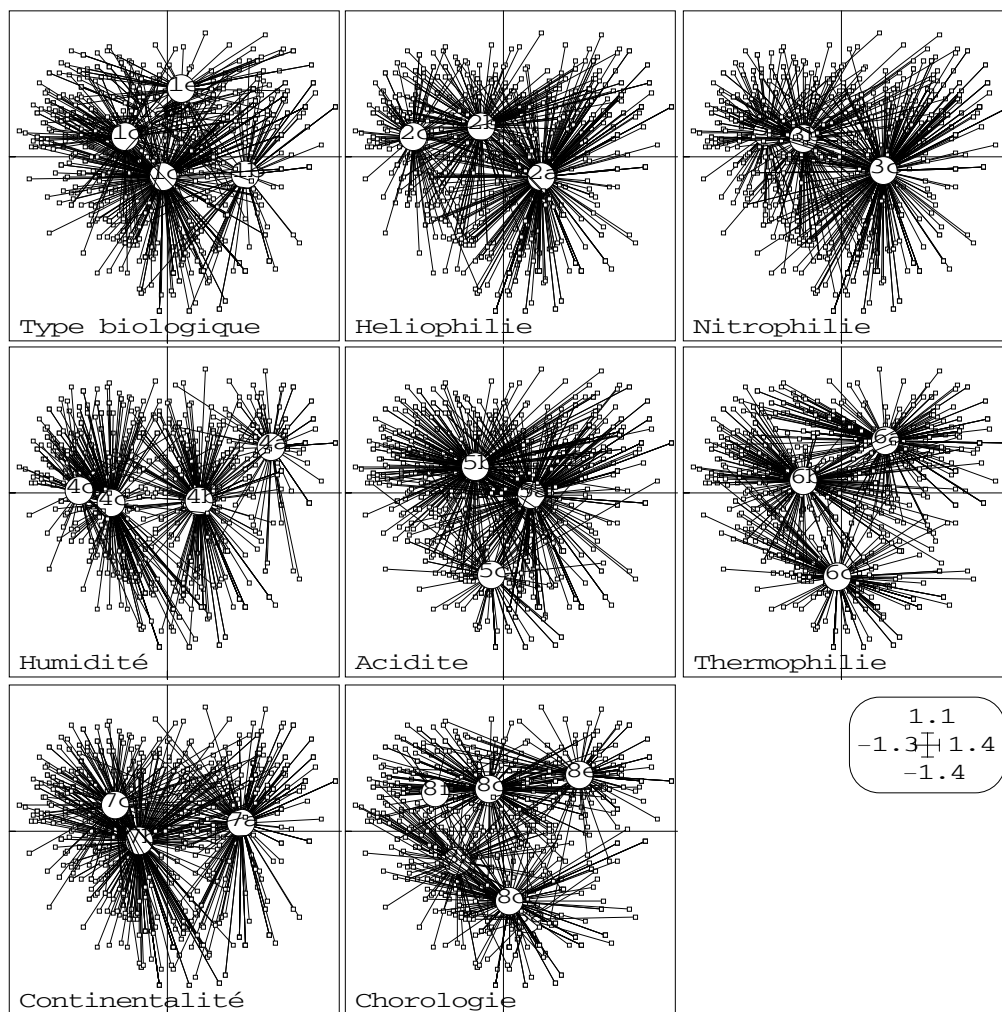


Figure 77 : Ordination des modalités des traits biologiques dans l'Analyse des Correspondances Multiples sur le plan factoriel 1 et 2

#### IV.4.3.3 Relations entre les groupes biologiques d'espèces, leurs valeurs patrimoniales, le preferendum et l'amplitude écologique

Le groupe I composé d'espèces xéro à mésoxérophiles, héliophiles, continentales et mésothermophiles à thermophiles est un groupe dont l'amplitude écologique est étroite. Son amplitude géographique est plutôt large puisque ces espèces sont exclusivement d'origine européenne, méditerranéenne et méditerranéo-montagnarde (Tab. LXXXVI). Le groupe II se compose d'espèces également à tendance sténéciques, mais au pôle opposé au premier. De même, son amplitude géographique est large puisqu'elle est centrée sur les éléments européens. A l'opposé, le groupe III se compose d'espèces sténotopiques puisqu'elles sont exclusivement d'origine boréale ou des montagnes européennes. Ce groupe est représenté par des espèces ayant une faible amplitude écologique (Tab. LXXXVI).

Tableau LXXXVI. Principaux groupes biologiques issus de l'ACM de la matrice des traits biologiques

Groupes biologiques	Espèces caractéristiques
Groupe I : taxons xéro à mésoxérophiles, continentales, héliophiles, d'origine européenne ou méditerranéenne, méso à thermophiles (n= 193)	<i>Artemisia alba</i> <i>Artemisia chamaemelifolia</i> <i>Astragalus monspessulanus</i> <i>Coronilla minima</i> <i>Linaria supina</i> <i>Ononis cristata</i> <i>Salvia pratensis</i> <i>Stipa pennata</i>
Groupe II : taxons méso à hygrophiles, meso à nitrophiles, sciaphiles ou de demi-ombres; d'origine européenne et mésothermophiles (n= 185)	<i>Aegopodium podagraria</i> <i>Aruncus dioicus</i> <i>Epilobium montanum</i> <i>Galium odoratum</i> <i>Heracleum sphondylium</i> <i>Paris quadrifolia</i> <i>Sanicula europaeus</i> <i>Viola reichenbachiana</i>
Groupe III : taxons méso à mésoxérophiles, oligotrophes, héliophiles; d'origine orophyte européenne ou boréale et cryophiles (n=287)	<i>Arnica montana</i> <i>Leontopodium alpinum</i> <i>Nardus stricta</i> <i>Pulsatilla alpina</i> <i>Rumex scutatus</i> <i>Saxifraga exarata</i> <i>Sedum anacampseros</i> <i>Senecio doronicum</i>

La relation entre les groupes biologiques d'espèces et le preferendum écologique est hautement significative pour les axes 1 ( $F= 66.83, P<0.0001$ ) et 2 ( $F= 53.84, P<0.0001$ ). L'axe 1 oppose les forêts mixtes, alluviales, les landes, pelouses mésophiles et mégaphorbiaies aux pelouses calcicoles, subalpines, éboulis et falaises. L'axe 2 oppose les forêts résineuses, les pelouses subalpines, les éboulis et falaises aux autres habitats. Chaque groupe biologique s'inscrit dans des types d'habitats bien précis (Figure. 78). Le groupe I a pour preferendum les pelouses calcicoles. Les landes, forêts mixtes et riveraines, et les pelouses mésophiles, humides et mégaphorbiaies sont le preferendum du groupe II. Le groupe III se positionne dans les éboulis, les falaises, les pelouses subalpines et les forêts résineuses. La projection, comme variables supplémentaires du preferendum écologique confirme les liens indiqués entre groupes biologiques et preferendum (Figure. 78).

L'axe 3 s'étalonne sur les 4 niveaux de valeurs patrimoniales ( $F= 9.64, P<0.0001$ ). Cet axe oppose les taxons avec un statut de protection à ceux qui n'en ont pas. Les espèces à valeurs patrimoniales s'ordonnent sur l'axe 3, respectivement du statut de protection de niveau international, départemental, régional, national. Cependant, les comparaisons multiples de moyennes sont uniquement significatives entre le statut de protection départemental et régional, et entre ce dernier et le statut international. L'axe 3 s'explique également par l'amplitude écologique ( $F=9.78, P<0.0001$ ). Il oppose les espèces se trouvant dans plus de trois habitats aux autres (PLSD Fisher,  $P<0.05$ ).

#### IV. MODELISATION SPATIALE DE LA VEGETATION ET DE SA RICHESSE

Le lien entre groupes biologiques et valeurs patrimoniales est significatif ( $\chi^2= 20.90$  d.f.= 8,  $P=0.007$ ). Le groupe I contient 10% d'espèces patrimoniales, le groupe II, 22.7% et le groupe III, 23%. Ce dernier renferme 3.5% d'espèces de valeur patrimoniale nationale contre respectivement 1.6% dans le groupe II et 1.5% dans le groupe I. Le groupe II a le plus fort taux d'espèces à valeur internationale (4.9%), uniquement des *Orchidaceae* inscrites à la convention de Washington. Le groupe III ne contient que 2.4% d'espèces à valeur internationale, parmi lesquelles *Aquilegia alpina* et *Cypripedium calceolus* inscrites à l'annexe II et IV de la directive "Habitats". Les amplitudes écologiques diffèrent significativement entre groupes biologiques ( $\chi^2= 13.41$  d.f.= 4,  $P=0.009$ ). Le groupe I présente le plus fort taux de sténoèces (22.2%). Il est suivi par le groupe III avec 16.2%. Ce dernier a 44.6% d'espèces mésoèces contre 36.1% pour le groupe II. Ce dernier présente le plus fort taux d'euryèces, avec 51.2% d'espèces.

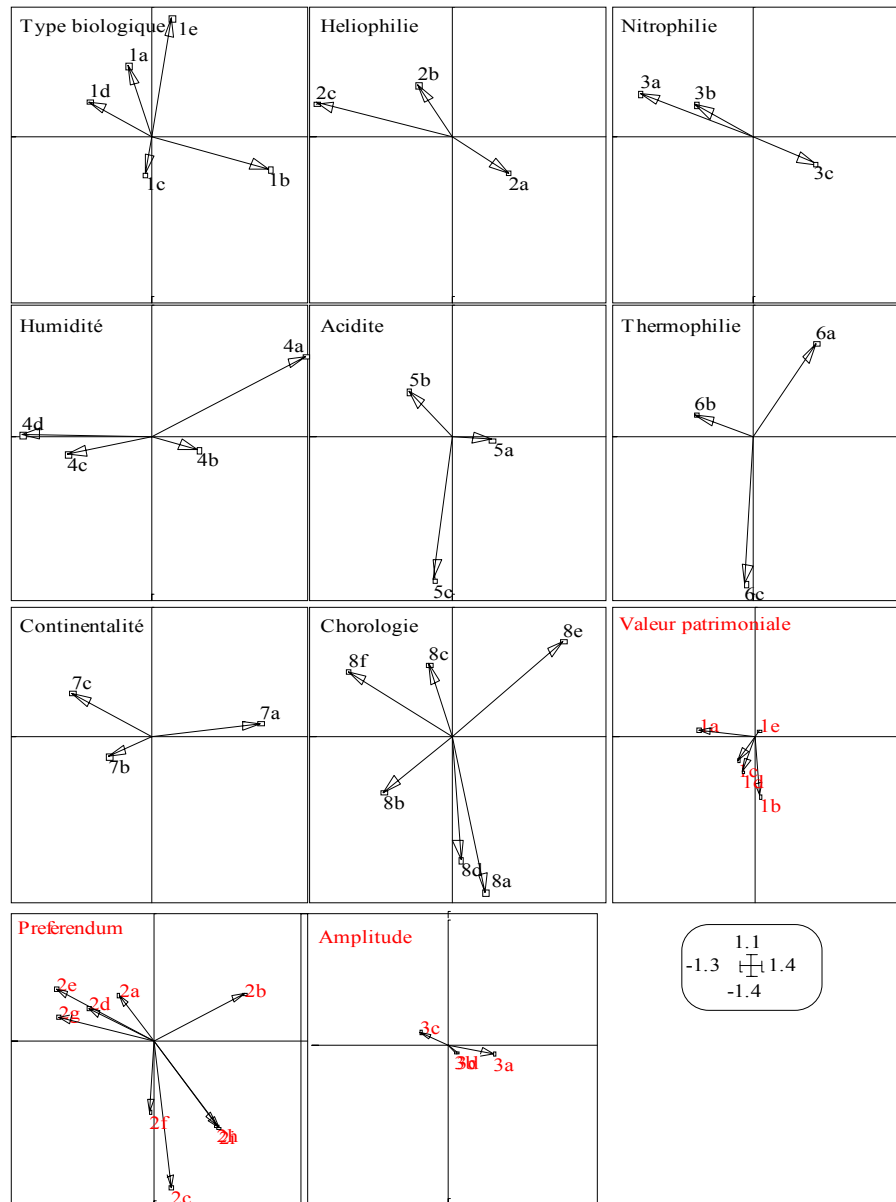


Figure 78 : Ordination des modalités des traits biologiques dans l'Analyse des Correspondances Multiples sur le plan factoriel 1 et 2 et projection comme variables supplémentaires de la valeur patrimoniale, du preferendum et de l'amplitude écologique (en rouge)

**IV.4.3.4 Hiérarchisation des enjeux pour la conservation des habitats**

Trois grands types d'habitat occupent 69.7% de la superficie du bassin versant du Petit Buëch (Figure. 79). Il s'agit respectivement des forêts décidues et mixtes (27%), des pelouses subalpines et alpines (25.8%) et des pelouses calcicoles et matorrals méditerranéennes (16.9%) (Tab. LXXXVII). 0.3% de la surface n'a pu être cartographiée. Les plantations résineuses, principalement des reboisements R.T.M., représentent 1.9% de la surface.

Sur la base des liens entre préférendum écologique et groupes biologiques, le groupe biologique III est classé comme l'enjeu prioritaire, le groupe biologique II comme un enjeu fort. Le groupe biologique I se positionne sans enjeu patrimonial marqué. Le groupe biologique III est d'autant plus important à considérer que ces éléments arctico-alpins et boréaux, jouent un rôle discret dans les montagnes méditerranéennes (Quezel 1995).

Les forêts décidues et mixtes, les pelouses calcicoles et subalpines renferment 62% des espèces ayant une valeur patrimoniale. 5.8% des espèces appartenant aux habitats forestiers ont un statut de protection international ou national; contre 8.7% des espèces inféodées aux habitats ouverts de pelouses.

La grille de lecture basé sur le modèle multivarié permet d'assigner, par grands types d'habitats, six ordres de priorité en matière de conservation (Tab. LXXXVII). Les pelouses subalpines et alpines constituent le premier niveau hiérarchique, compte tenu de l'assemblage de leurs flores sténoécées et sténotopes. De plus, ces pelouses renferment 20% des espèces ayant un statut de protection. Elles sont sujettes à une recolonisation ligneuse rapide par le mélèze et le pin à crochets (Chap. II.1 et II.2). Les forêts alluviales, marais et sources et forêts résineuses se placent en deuxième position dans la hiérarchie. 97% de la surface des forêts alluviales, marais et sources sont considérées comme habitats prioritaires. Il s'agit des forêts galeries à *Alnus incana*, des gravières à *Epilobium dodonei* et des sources pétrifiantes à *Cratoneuron*. Ces habitats forment une mosaïque dont la dynamique est dictée par les variations du niveau d'étiage et du régime hydrique. Leur extension spatiale linéaire constitue un corridor écologique avec les habitats adjacents. De plus, compte tenu d'un bilan hydrique positif, leur sensibilité aux espèces invasives e.g. *Buddleya sp.*, *Reynoutria sp.*, est accrue.

Tableau LXXXVII. Hiérarchisation des enjeux de conservation par grands types d'habitats dans le bassin versant du Petit Buëch

Grands types d'habitats	Hiérarchie	Groupes biologiques	Statut de protection (%)	% surface totale	% d'habitats prioritaires
Pelouses subalpines et alpines	<b>A</b>	III (prioritaire)	20	25.8	1.0
Forêts résineuses	<b>B</b>	III (prioritaire)	5	6.4	1.2
Forêts et fourrés alluviaux, Marais et sources	<b>B</b>	II (fort)	0	0.1	97.0
Forêts décidues, mixtes	<b>C</b>	II (fort)	24	27	18.6
Eboulis	<b>D</b>	III (prioritaire)	12	6.5	0.0
Rochers et falaises continentaux	<b>D</b>	III (prioritaire)	7	1.0	0.0
Pelouses sèches calcicoles	<b>E</b>	I (nul)	18	16.9	0.0
Landes, fourrés	<b>F</b>	II (fort)	7	12.2	0.0
Pelouses mésophiles, prairies humides et mégaphorbiaies	<b>F</b>	II (fort)	7	1.0	0.0
Autres (Plantations, villages, indéterminé)				2.3	0.0

Les éboulis et les falaises se placent en quatrième position. Seules des perturbations de nature physiographique pourraient menacer la conservation de ces habitats. Cependant, il faut éviter l'introduction d'espèces invasives. En effet, les éboulis et falaises, constituées d'espèces sténocènes, ne sont pas en mesure de supporter la compétition interspécifique. La recolonisation de ces habitats par le Pin noir d'Autriche pourrait constituer, à ce titre, une réelle menace.

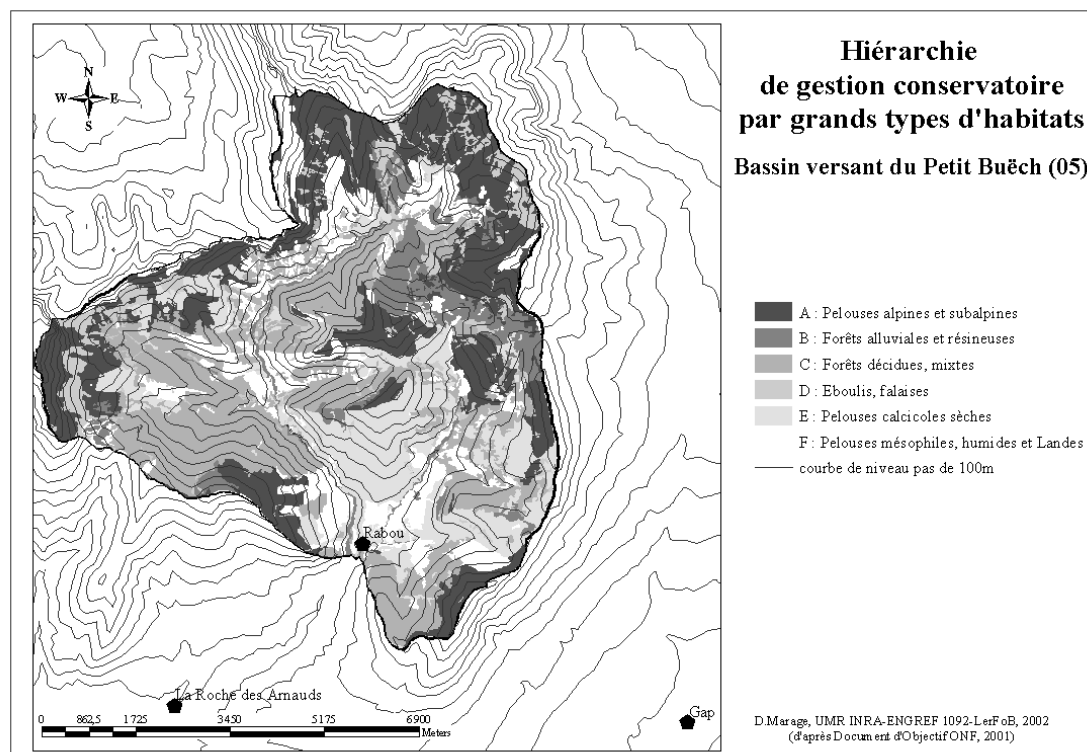


Figure 79 : Représentation spatiale de la hiérarchie des enjeux de conservation par grands types d'habitats dans le bassin versant du Petit Buëch (05)

#### IV.4.3.5 Validation du modèle multivarié

Les 227 placettes inventoriées dans un cadre probabiliste ont permis l'observation de 552 taxons dont 72 ont une valeur patrimoniale, soit 40% de la flore patrimoniale du bassin versant.

57 taxons supplémentaires viennent s'ajouter aux 849 de la base de données du CBNA soit un gain taxonomique de 6.7%. Parmi eux, il faut signaler la première mention de la Lathrée écaillée (*Lathraea squamaria* L.) pour le département des Hautes-Alpes. La Gesse à feuilles étroites (*Lathyrus setifolius* L.), thérophyte euryméditerranéenne, réalise un « bond » de 500 m en altitude et de 30km en latitude par rapport aux données du CBNA. Elle est signalée comme rare par Chas (1994). Cet apport vient également, en partie, de l'analyse de banque de graines du sol (Chap. III.2). 12 taxons se sont exprimés dans la banque de graines, alors qu'ils ne figurent pas dans la base de données du CBNA, dans ce site. Il s'agit de *Cerastium fontanum*, *Dipsacus fullonum*, *Fallopia convulvulus*, *Galium timeroyi*, *Juncus effusus* et *J. inflexus*, *Lamium maculatum*, *Molinia caerulea*, *Reseda phyteuma*, *Sonchus asper*, *Veronica persica* et *V. serpyllifolia*. Ce sont des espèces dont la plupart sont rudérales et pionnières, à très large amplitude géographique, excepté pour *Galium timeroyi* Jordan. Il est donc surprenant qu'elles ne figurent pas dans la base de données floristiques. La valeur patrimoniale de la flore des banques de graines est faible, excepté pour *Galium timeroyi* Jordan, endémique française, inscrite au livre rouge de la flore menacée de France (tome II) (Olivier *et al.* 1995).



Les tables de contingence croisée entre le preferendum et l'amplitude écologique des espèces communes à la base de données des traits biologiques et celles issues des 227 relevés, sont significatives avec respectivement ( $\chi^2= 13.41$  d.f.= 4,  $P=0.009$ ) pour le preferendum et ( $\chi^2= 9.18$  d.f.= 4,  $P=0.05$ ) pour l'amplitude. Pour le preferendum, seules les forêts mixtes et décidues (91%), les pelouses subalpines (68%) et les pelouses calcicoles (47%) offrent des taux de bien classés significatifs. Pour l'amplitude, seules les espèces présentes dans plus de trois habitats (eurycées) présentent 73% de bien classés.

La projection en individus supplémentaires, des espèces nouvellement inventoriées, sur le plan factoriel de l'ACM, permet de quantifier leur valeur patrimoniale. La plupart des espèces ainsi que celles issues de la banque de graines du sol se situent au centre du plan factoriel, donc avec des amplitudes et des preferendum écologiques larges, donc eurytopiques et euryeciques (Figure. 80). En revanche, les espèces comme *Lathraea squamaria* dans le groupe II, *Centaurea uniflora subsp. nervosa* pour le groupe III et *Lathyrus setifolius* et *Biscutella cichoriifolia* pour le groupe I, se situent par des coordonnées proches des extrêmes. Ce sont des espèces qui contribueraient à la bonne définition des groupes par des traits biologiques caractéristiques.

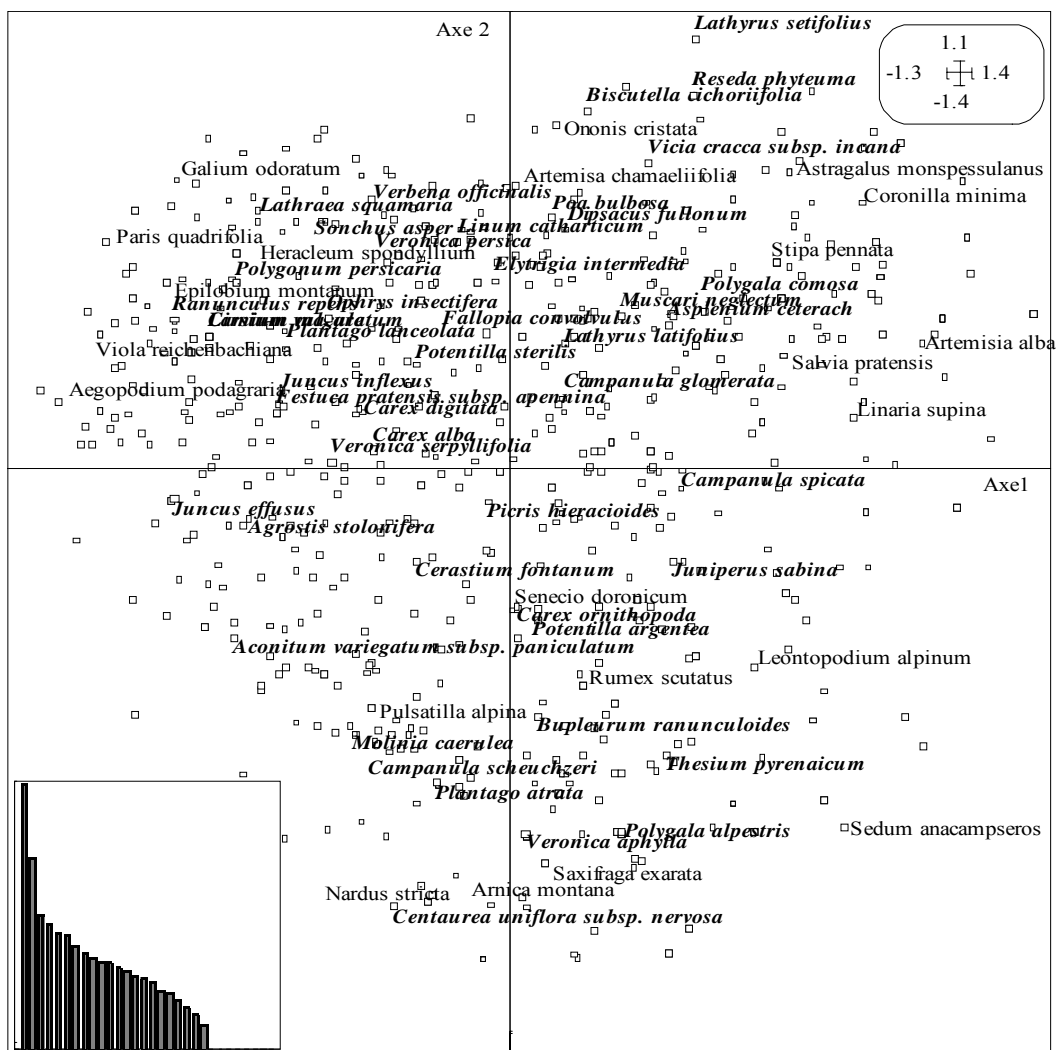


Figure 80 : Projection en individus supplémentaires des espèces nouvellement inventoriées

#### IV.4.4 Discussion

##### IV.4.4.1 Démarche conceptuelle et méthodologique

La démarche proposée repose sur des variables qualitatives extraites de bases de données sur les traits de vie des espèces et sur l'apport de la géomatique pour la validation du modèle. Les bases de données sur les traits biologiques tendent à se généraliser (Gachet *et al.* 2002). Nous travaillons sur la mise en place d'une base de données, des attributs vitaux, de portée nationale, en lien avec ECOPLANTE (Gégout 2001). Cette démarche est par conséquent reproductible, quelque soit l'échelle considérée. Toutefois, la pertinence de cette approche repose sur la vérification des sources d'erreurs à tous les niveaux (localisation, erreurs nomenclaturales et doublons...). Travailler et baser l'évaluation patrimoniale au niveau infra-spécifique requière de réelles compétences botaniques, nécessitant des collaborations étroites avec les Conservatoires Botaniques Nationaux et les botanistes locaux.

Notre analyse a porté sur des variables qualitatives ou semi-quantitatives. Le passage d'une évaluation qualitative à une évaluation quantitative, mené dans un cadre probabiliste grâce à la géomatique pourrait être rapidement envisagé. Seule une approche probabiliste est capable de mesurer l'effectif d'une population, variable-clé, comme il a été présenté en introduction. L'augmentation de la précision de localisation des relevés par GPS, la mise à disposition de facteurs écologiques spatialisés comme le rayonnement solaire global, les températures et précipitations, permettront de déterminer des habitats potentiels, et de les valider par des approches expérimentales. Des efforts théoriques restent néanmoins à fournir afin de mieux appréhender la dynamique des populations et leurs variabilités génétiques dans des habitats spatialement structurés. Cette variabilité spatio-temporelle de la végétation nous rappelle qu'un inventaire ne peut jamais prétendre à l'exhaustivité. Il est plus approprié de parler d'"état des lieux" à l'instant t. Les bases théoriques et méthodologiques qui viennent d'être proposées, nous indiquent l'ampleur et l'étendue de la tâche à venir : déterminer et prédire, au sein des habitats, la persistance de la flore et son statut patrimonial dans un environnement fluctuant. La constitution et la mise en commun de base de données sur les traits de vie devraient permettre de compléter rapidement nos connaissances.

##### IV.4.4.2 Approche naturaliste *versus* approche probabiliste

L'inventaire floristique, bâti dans un cadre probabiliste, a permis de cerner efficacement la richesse taxonomique du territoire considéré, puisque 65% de la flore a été recensée. L'ajout de 6.7% d'espèces à la base de données floristique du CBNA est loin d'être négligeable. Il apporte en plus un taxon nouveau pour le département et améliore la connaissance autécologique de certaines d'entre elles.

Dans un cadre probabiliste, le choix des strates d'échantillonnage est capital. Compte tenu de la problématique étudiée, les milieux humides et les éboulis et falaises subalpines ont été volontairement écartés du plan d'échantillonnage. Il était donc peu probable de recenser les endémiques strictes du territoire national inféodées aux *Thlaspion rotundifolii* et aux *Potentillion caulescentis*. En revanche, l'approche naturaliste n'a pas échantillonné et prospecté dans les milieux humides puisque la base du CBNA ne contient que très peu d'espèces inféodées à ces habitats. Or un rapide inventaire orienté suggère que la richesse taxonomique du bassin versant du Petit Buëch pourrait encore s'accroître avec la présence de *Parnassia palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Lotus maritimus*, *Eriophorum latifolium* associées aux bas-marais alcalins et aux sources tuffeuses pétrifiantes.

Les données floristiques compilées sont le plus souvent issues d'un matériau disparate, accumulé au fil du temps par des générations de naturalistes, et sans réels soucis futurs d'une gestion optimisée. Les herbiers, florules, flores locales accumulées sur un espace géographique donné sont des sources incommensurables de connaissance. Cependant nous nous demandons si cette approche intuitive du « trouver d'abord, chercher ensuite » est compatible avec une approche probabiliste du « chercher d'abord, et trouver ensuite ». Par définition, les taxons à haute valeur patrimoniale occupent les premiers niveaux de rareté (sténoeuce et sténotope). Or, un échantillon pris dans une population (au sens statistique) représente mal un événement rare.

Celui-ci est tributaire de fluctuations aléatoires, d'où des probabilités de rencontre très faibles. Des difficultés méthodologiques pour évaluer correctement de telles populations sont donc inévitables, puisque l'aléa ne se maîtrise pas. Approche naturaliste et probabiliste se complètent donc. Il fallait la connaissance empirique des naturalistes pour bâtir des théories. Ensuite, le champ des possibles étant fixé, la validation de ces théories peut se développer dans un cadre probabiliste établi.

#### IV.4.4.3 Enjeux patrimoniaux, gestion et conservation des habitats

L'évaluation patrimoniale conduite ici, nous a permis d'objectiver les enjeux en matière de conservation des habitats, sur la base de groupes biologiques d'espèces. L'ordination sur l'axe 3 des différents statuts de protection en lien avec les groupes biologiques, nous laisse à penser que les réglementations de niveau international priment la valeur éthique et esthétique au détriment de considérations d'ordre biologique, notamment celle de la dynamique des populations. Les statuts de protections nationaux et régionaux sont souvent les plus pertinents pour poser les bases en matière de gestion et de conservation des habitats. C'est sur ces outils législatifs et réglementaires que repose la légitimité des actes de gestion. Cependant ils se révèlent peu opérationnels dans le cadre de la gestion conservatoire (Klemm de 1995). C'est plutôt la démarche contractuelle qui doit être privilégiée. Cette dernière passe par le maintien ou le rétablissement d'activités anthropiques ayant su préserver, voir créer jusqu'à présent la valeur patrimoniale des habitats et des espèces associées (Bobbink & Willems 1987, Dutoit 1995, Alard *et al.* 1998, Barbaro *et al.* 2001, Krahulec *et al.* 2001, Willems 2001), comme nous l'avons mis en évidence pour les pelouses subalpines et alpines.

Toutefois, les mesures conservatoires doivent rester cohérentes en terme de faisabilité économique. Dans les habitats forestiers, les itinéraires sylvicoles préconisés (Rameau & Chevallier 2001a) ne portent pas préjudices à la rentabilité économique, mais constituent le minimum exigible pour le maintien des habitats dans des états de conservation favorables. Ces itinéraires de gestion n'ont pas recours nécessairement à des mesures contractuelles. Pour les forêts alluviales définies dans notre cas comme un des enjeux prioritaires, leur pérennité est tributaire de la dynamique de l'hydrosystème. Toute modification de cette dernière, par des activités humaines mal maîtrisées, peut remettre en cause leur persistance taxonomique et écologique (Bravard *et al.* 1986, Girel & Manneville 1998). Dans les habitats agropastoraux subalpins, qui figurent également parmi les enjeux prioritaires, leur persistance nécessite le recours à la voie contractuelle. Ces habitats forment une mosaïque qui entretient des liens dynamiques interdépendants. La gestion doit s'appliquer à l'ensemble de la mosaïque. Or, face à la déprise pastorale, un déséquilibre s'instaure entre ces différents éléments. Le caractère dynamique et pionnier de certaines résineux fait peser de réelles menaces sur la pérennité des habitats.

Chaque problématique de conservation est unique en fonction de l'environnement et des hommes qui gèrent et utilisent l'espace. La démarche d'inventaire biologique peut être réalisée, dans un premier temps, indépendamment des acteurs locaux. En revanche, la revendication de l'usage de la nature tel un bien commun conduit à une redéfinition et à une délimitation des responsabilités sur l'espace. La pierre d'achoppement réside alors dans la maîtrise du foncier. Les objectifs de gestion doivent être énoncés en tenant compte de leur faisabilité socio-économique. *In fine*, la concertation est indispensable pour que les itinéraires techniques soient réalisables et acceptés par tous. Les cahiers d'habitats (Rameau & Chevallier 2001b) sont issus de cette démarche intégratrice et consensuelle et fournissent les éléments pragmatiques pour la gestion durable. Pour laisser la porte ouverte au dialogue, la gestion intégrée des habitats passe nécessairement par la hiérarchisation des enjeux.

## **V : DISCUSSION GENERALE ET SYNTHESE**

*« Il y a la science et les applications de la science, liées entre elles comme le fruit à l'arbre qui l'a porté »*  
Pasteur L.

Notre discussion générale et nos conclusions s'articulent autour du poids de l'anthropisation dans la structure et le fonctionnement de la biodiversité végétale, dans un contexte de déprise pastorale, selon trois grandes thématiques, que sont (1) les conséquences écologiques de la déprise agro-pastorale (2) l'influence de la richesse floristique sur le fonctionnement des écosystèmes (3) la modélisation spatiale de la végétation et de ses composantes. Ces différentes thématiques recouvrent les champs de l'écologie historique, de l'écologie des populations et des communautés, et de l'écologie spatiale et fonctionnelle. Nos travaux ont tenté de répondre à des problèmes écologiques concrets axés sur les conséquences de la déprise agro-pastorale, tout en permettant de déboucher sur des outils d'aide à la décision dans le cadre de l'aménagement durable du territoire. Après avoir dressé un bilan des résultats obtenus, nous discuterons des aspects méthodologiques et proposerons de nouveaux axes de recherches.

## V.1 Organisation spatio-temporelle de la biodiversité végétale

Dans le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes, France), un certain nombre d'hypothèses sur la dynamique de la végétation, sa richesse et sa productivité, dans un contexte de déprise pastorale, a été testé. L'élaboration d'un plan d'échantillonnage bâti dans un cadre probabiliste sous SIG, a permis, en croisant les régimes de perturbations passées et actuels, de mettre en relation les composantes de la biodiversité végétale (richesse spécifique exprimée, richesse potentielle, biomasse) au sein de compartiments écologiquement homologues. La caractérisation des régimes de perturbations passés s'est appuyée sur les résultats acquis dans le cadre du programme Life « Héritage Bioculturel Forestier » et du programme de recherche GIP ECOFOR « Biodiversité et gestion forestière ». Cette stratégie d'analyse a permis de reconstituer de manière diachronique (sur 200 ans) et synchronique, par un grand nombre de relevés (227), la dynamique de la végétation et de sa richesse dans ces montagnes sous influence méditerranéenne.

L'étalonnage du gradient de succession a été validé (Chapitre III.1), sur un échantillon restreint ( $n = 32$ ), par le lien très étroit ( $r^2=0.86$ ) entre l'âge d'abandon estimé par les photographies aériennes et le cadastre napoléonien et celui du plus vieux ligneux, corroborant les résultats acquis par Saïd & Gégout (2000) dans les montagnes corses. Notre étude élargie son champ d'application à celui de séries temporelles plus longues, à condition de disposer d'informations précises sur l'Ancien Mode d'Occupation du Sol. La date d'abandon estimée de cette manière peut être vue comme une mesure rétrospective de l'intensité de perturbation.

### V.1.1 Conséquences de la déprise agro-pastorale sur la biodiversité végétale

L'homme, depuis le Mésolithique, agit sur la couverture végétale et contribue à modifier le fonctionnement des écosystèmes (Behre 1988). La dynamique de la végétation ne saurait donc être l'unique résultante des facteurs écologiques. Il s'agit de rendre compte de l'importance de la composante anthropique dans l'édification et la pérennisation de la biodiversité actuelle.

#### V.1.1.1 Menaces pour la persistance taxonomique

Dans notre secteur d'étude, la richesse spécifique herbacée par placette décline au cours de la succession. Elle passe en moyenne de 38 espèces dans les pelouses, à 36 dans les fruticées, puis à 27 dans les forêts récentes et enfin 19 dans les forêts anciennes (Chapitre II.4). En combinant la charge pastorale (niveau de perturbation) et le déficit hydrique cumulé (stress abiotique), nous observons, dans les complexes agro-pastoraux, un patron de diversification de communautés conforme aux prédictions de Grime (1973, 1987) et Tilman (1997). Plus le stress abiotique et la charge pastorale sont importants, moins les communautés se diversifient, et ce quel que soit le stade dynamique. Comme Barbaro (1999), nous vérifions que l'hétérogénéité de la structure de la végétation explique une augmentation de la richesse floristique dans les pelouses colonisées par des arbustes pionniers (*Juniperus communis*, *Genista cinerea*). En l'absence de perturbation, les pelouses et fruticées semblent tendre

vers un équilibre moyen de 40 espèces pour les premiers et de 35 espèces pour les seconds. La richesse du tapis herbacé des forêts anciennes est particulièrement affectée par le pâturage à mesure que le déficit hydrique cumulé croît. La richesse spécifique moyenne chute brutalement de 20.9 à 9.2 espèces pour les sites les plus xériques. En revanche, les forêts récentes voient leur richesse moyenne augmenter de 21 à 34 espèces en moyenne, à mesure que le niveau de stress hydrique croît. Ce gain taxonomique s'explique par la présence de micro-éboulis qui favorisent l'adjonction de taxons xérophiiles ou/et rupicoles. Dans les forêts anciennes, l'érosion floristique est une fonction linéaire croissante du niveau de stress hydrique.

#### V.1.1.2 Menaces pour la persistance écologique

Les modifications de la composition et de la richesse spécifique, consécutives aux activités humaines, ont pris un intérêt croissant face aux questions de la persistance des communautés et du maintien de leur productivité (Mooney & Godron 1983, McNaughton 1993, Mooney *et al.* 1996, Schulze *et al.* 1996). De nombreuses expériences sont venues confirmer que la richesse spécifique (Frank & McNaughton 1991, Tilman *et al.* 1997b, Mouquet *et al.* 2002), la composition et la diversité des groupes fonctionnels (Naeem *et al.* 1994, Tilman 1994, Hooper & Vitousek 1997, Theodose & Bowman 1997, Tilman 1997, Tilman *et al.* 1997a, Hodgson *et al.* 1998, Hooper & Vitousek 1998, Hector *et al.* 1999, Hector *et al.* 2000), modifient la productivité, le stockage des ressources et leur utilisation. En conséquence de quoi, les modifications d'usage des sols, des pratiques culturelles et la fragmentation des habitats, en modifiant la richesse spécifique, la diversité des groupes fonctionnels et leur composition, ont de larges conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans le contexte étudié, nous avons pu montrer (Chapitre III.1), que la productivité du tapis herbacé est une fonction log-linéaire décroissante de l'âge de la succession et de la quantité d'azote totale. En tenant compte de l'ensemble des stades dynamiques, la relation globale entre richesse spécifique et productivité est conforme au modèle de Grime (1973, 1979). Mais, nos résultats soulignent le poids de l'hétérogénéité spatiale puisque, chaque stade dynamique pris isolément, rend compte d'une liaison unimodale entre richesse et productivité. Ainsi, les communautés de pelouses et de fruticées sont probablement insaturées, car la productivité rencontrée est faible (moyenne de 136 g.m<sup>-2</sup>). Ce sont des variables environnementales (microtopographie et teneur en Mg) qui contrôlent la richesse spécifique dans ces habitats. Nous avons pu montrer que dans les pelouses et fruticées abandonnées, le passage de 20 à 60% de recouvrement de *Brachypodium pinnatum* fait chuter, en moyenne, de 54% la biomasse et le nombre d'espèce au m<sup>2</sup>. Le pâturage modifie bien le rapport de compétition interspécifique. Dans les forêts récentes et anciennes, le pâturage contribue à une diminution de la richesse spécifique au m<sup>2</sup>. Les prédictions des modèles montrent qu'à même niveau de biomasse herbacée, les forêts anciennes contiennent plus d'espèces au m<sup>2</sup> que les forêts récentes. Ceci est en accord avec une diversification supérieure des niches écologiques liée à une stratification et une hétérogénéité plus importantes du couvert forestier.

La contribution de la banque de graines du sol, dans l'établissement des populations, s'inscrit dans le débat central sur les conséquences de l'érosion de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes. La perte de richesse spécifique, à l'échelle des communautés et du paysage, pourrait être une indication de la perte probable des propriétés des écosystèmes provenant de l'incapacité de la végétation dominante en place à se régénérer (Grime & Hillier 2000). La banque de graines du sol constitue un réservoir génétique latent, source de biodiversité potentielle. Encore faut-il qu'elle soit capable de remplir ce rôle (i) par une bonne similarité avec la végétation en place (ii) qu'elle puisse s'exprimer par le maintien d'un régime de perturbations adéquates. L'érosion floristique, dans les espaces pastoraux voués à la déprise agricole, peut avoir des conséquences à long terme sur le recrutement de la végétation dominante actuelle. Notre étude (Chapitre III.2) montre que la densité et la richesse taxonomique des pelouses et fruticées sont supérieures dans les zones non pâturées. Nous constatons que la similarité entre la végétation en place et la banque de graines augmente au cours de la succession jusqu'aux forêts récentes, mais chute rapidement dans les forêts anciennes. Celles-ci sont par ailleurs très originales et très différentes des forêts récentes. Nous renforçons le rôle négatif du pâturage dans ces forêts, déjà exprimé au chapitre II.4, qui amène des taxons héliophiles et rudéraux, préjudiciables à la composition

taxonomique de ces écosystèmes de références. Nos analyses prouvent que ce sont des facteurs locaux qui structurent, quel que soit le stade dynamique, la banque de graines. Celle-ci dépend donc directement de la végétation en place. Dans notre contexte montagnard sous influence méditerranéenne, la végétation privilégie la voie de la reproduction végétative par rapport à la création de banque de graines longévives. Par conséquent, les possibilités de restauration écologique sont quasi nulles. Seul le maintien du pastoralisme permettra à la biodiversité végétale en place de persister.

Or, le niveau actuel de la charge pastorale est remis en question, dans l'analyse spatiale de la végétation à l'échelle de l'éco-complexe (Chapitre II.1). La dynamique de recolonisation des espaces pastoraux par le Mèlèze et le Pin à crochets, essences peu appétantes par rapport aux feuillus, est très significative. Le potentiel séminal de ces deux essences est considérable puisqu'il provient des reboisements RTM du siècle dernier. Si la charge pastorale à long terme demeure au niveau actuel, le risque de fermeture généralisée du paysage est inéluctable. Nous proposons, en relation avec une forte dynamique touristique du site et de la région PACA, de mettre en place un pâturage équin, contrôlant de manière plus efficace la colonisation par les ligneux. Le projet « Dynalp » (*dynamic rural alpine space*), lancé en octobre 2003, entend justement valoriser la culture et le paysage pour promouvoir le tourisme dans l'espace alpin. Ce projet Interreg IIIB a été imaginé par le réseau de communes « *Alliance dans les Alpes* ». 54 communes de tout l'Arc alpin prennent part à « Dynalp ». Les partenaires de « Dynalp » réalisent des projets en vue de mettre en œuvre un ou plusieurs des quatre protocoles d'application suivants de la Convention alpine : Tourisme, Protection de la nature et entretien des paysages, Agriculture de montagne et Développement durable et aménagement du territoire.

La mise en évidence des réponses des espèces et des communautés aux facteurs écologiques est étroitement liée au niveau d'organisation étudié (Chapitre II.4) et aux échelles spatio-temporelles d'observation (Chapitre IV.1, IV.2). En raisonnant sur plusieurs échelles d'organisation emboîtées (populations, communautés, éco-complexe), nous avons contribué à démontrer que la complexité apparente de la végétation peut être considérée comme le reflet d'un continuum de niveaux hiérarchiquement emboîtés (Collins *et al.* 1993).

### V.1.2 Modélisation spatiale de la biodiversité végétale et de ses composantes

L'utilisation conjointe de la statistique et des SIG offre un cadre très performant pour l'analyse et la prédiction spatiale en écologie (Guisan & Zimmermann 2000). Ces outils permettent, face à des situations très complexes, d'offrir une aide à la décision efficace et précise pour les acteurs et décideurs locaux. Ces possibilités offertes par les SIG ont été utilisées au cours de notre recherche, tant en amont de la modélisation (stratégie d'échantillonnage) qu'en aval (carte de distribution potentielle d'espèces, de communautés et de la richesse).

#### V.1.2.1 Prédiction spatiale d'espèces à haute valeur patrimoniale

La prédiction spatialisée de taxons endémiques, rares et/ou menacés, est un enjeu majeur afin de mener des inventaires ciblés et d'évaluer les risques encourus. La prédiction spatialisée de la distribution d'une endémique des Alpes occidentales, *Eryngium spinalba* Vill., a été entreprise. Nos résultats montrent que la taille de ces populations, dans un contexte de déprise pastorale, décline par la fermeture de ses habitats préférentiels. L'exposition, le rayonnement global solaire du mois de mars, l'altitude, et la charge pastorale sont les principales variables dictant sa probabilité de présence. La prise en compte de la persistance des pratiques agro-pastorales, par analyse diachronique (cadastre napoléonien puis photographies aériennes), a permis d'améliorer la qualité de prédiction du modèle ( $D^2 = 0.43$  et Kappa de Cohen = 0.77), et le niveau de concordance spatiale avec des données d'inventaires indépendantes. Nous précisons ainsi l'autécologie de ce taxon menacé, et nous mettons en évidence le rôle clé de la continuité historique des pratiques pastorales dans sa répartition et sa persistance, ce qui est également confirmé pour des taxons menacés de l'Hérault (Lavergne 2003).

### V.1.2.2 Prédiction spatiale des communautés végétales et de leurs richesses floristiques

Les pelouses de l'*Agrostio capillaris-Seslerienion caeruleae*, les fruticées du *Berberidenion vulgaris*, les forêts relevant du *Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae* et du *Cephalanthero rubrae-Fagion sylvaticae* présentent les meilleurs qualités de prédiction prédites par régression logistique multiple pas à pas. Nos résultats confirment le rôle pilote des variables climatiques dans l'organisation spatiale des principales communautés végétales du bassin versant (Chapitre IV.2). Les meilleurs concordances (*Kappa* de Cohen) entre cartes simulées et observées (données ONF) sont observées dans les forêts relevant du *Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae* et les pelouses de l'*Agrostio capillaris-Seslerienion caeruleae*. Cette concordance spatiale semble être une fonction de la continuité des pratiques agrosylvopastorales. En effet, tant dans les pelouses pré-citées que dans les hêtraies-sapinières à *Trochiscanthes*, les occupations du sol et leurs modes de gestion n'ont pas varié au cours des 200 dernières années.

A partir des données de calibration similaires, la richesse floristique a été formalisée par régression poissonnienne multiple. Là encore, les résultats prouvent le rôle clé des variables climatiques dans son déterminisme (Chapitre IV.3). Mais la qualité de prédiction est fonction de la richesse des complexes d'habitats modélisés. Elle est très médiocre pour la modélisation de la richesse herbacée dans les complexes pastoraux. Ceci corrobore les résultats acquis sur le déterminisme de la richesse à l'échelle  $\alpha$  (Chapitre II.4). Les facteurs déterminants de la diversification des pelouses et fruticées sont liés à des facteurs « proximaux » de nature édaphique et corrélés au patron de recolonisation ligneuse. Dans ce cas, le recours à des Modèles Individus-Centré (MIC) offrirait probablement de meilleurs qualités de prédiction (Gronewold & Sonnenshein 1998, Aassine & El Ja 2002, Matsinos & Troumbis 2002). Il serait alors nécessaire d'indexer les paramètres vitaux des populations (taux de croissance, taux de survie etc.) sur ces variables édaphiques et de couvert ligneux. Nous avons en effet montré qu'une part significative de la déviance des modèles de richesse floristique est expliquée par ces variables (Chapitre IV.3). Une autre voie pourrait être axée sur la prise en compte de variables relevant de l'écologie des paysage, et plus particulièrement des indices de contagion ou de proximité (Turner *et al.* 1990, Cain *et al.* 1997, Frohn 1998, Mazerolle & Villard 1999). En raisonnant dans un cadre métapopulationniste (Wiens 1993), il serait possible d'établir des relations spatiales et fonctionnelles entre communautés appartenant à des complexes différents. Les cartes simulées de la végétation et de leur richesse suggèrent une forte corrélation entre le degré de connectivité et de la fragmentation des complexes de végétation (qui pourrait être quantifier au moyen de la richesse  $\beta$ ) et la richesse à l'échelle  $\alpha$  (Figure. 81).

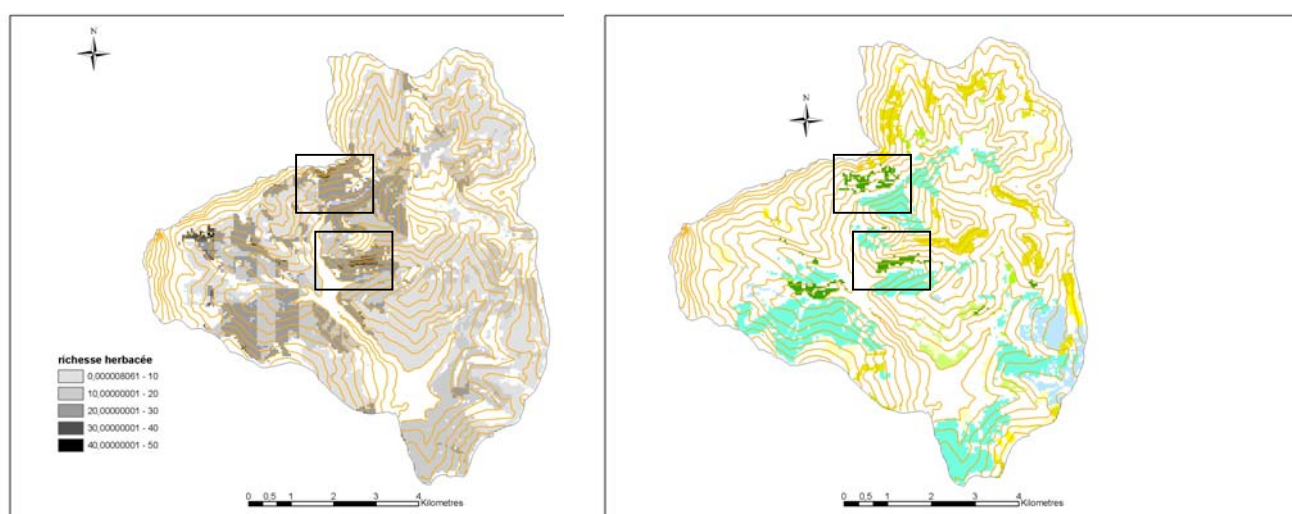


Figure 81 : Carte de la richesse herbacée (a) et des communautés (b), prédites par GLM multiple, dans le bassin versant du Petit Buëch : importance de la connectivité et de la fragmentation des habitats



Devant la complexité des mécanismes en jeu, une modélisation réaliste devrait considérer la biologie de chaque espèce. Il faudrait, dans ce cas, ajuster un modèle par espèce présente au sein de chaque communauté. Techniquement réalisable (Lehmann *et al.* 2002a), cette approche reste expérimentale car l'interprétation biologique est délicate. En effet, la probabilité de présence d'une espèce covarie avec l'ensemble des autres. Il s'agirait de modéliser les interactions entre espèces à l'échelle des communautés. Cette approche paraît actuellement hors de portée de la modélisation des systèmes biologiques.

En revanche, dans les complexes forestiers, la modélisation spatiale de la richesse herbacée est satisfaisante. Elle tient, probablement au lien qui unie richesse à l'échelle  $\alpha$  et celle à l'échelle  $\gamma$  (Chapitre II.4). Cette modélisation ouvre la voie vers le suivi du bon état de conservation des habitats forestiers.

### V.1.3 Implications et aide à la décision pour la gestion des espaces montagnards sous influence méditerranéenne

L'évaluation du patrimoine végétal suppose l'établissement de critères les plus objectifs possible. La difficulté d'une telle démarche réside dans l'appréciation de la notion objective de rareté (Olivier *et al.* 1995). L'évaluation patrimoniale conduite dans le bassin versant du Petit Buëch, nous a permis d'objectiver les enjeux en matière de conservation des habitats sur la base de l'amplitude et du preferendum écologique des espèces (Chapitre IV. 4). Les statuts nationaux et régionaux de protections sont les plus pertinents pour poser les bases en matière de gestion et de conservation des habitats. C'est pourtant sur les outils législatifs et réglementaires que repose la légitimité des actes de gestion et de conservation. Cependant ces outils se révèlent peu opérationnels dans le cadre de la gestion conservatoire (Klemm de 1995). C'est plutôt la démarche contractuelle qui doit être privilégiée. Cette dernière passe par le maintien ou le rétablissement d'activités anthropiques ayant su préserver, voir créer jusqu'à présent la valeur patrimoniale des habitats et des espèces associées (Bobbink & Willems 1987, Dutoit 1995, Alard *et al.* 1998, Barbaro *et al.* 2001, Krahulec *et al.* 2001, Willems 2001). La gestion intégrée des pelouses subalpines des *Seslerietea* doit tenir compte des pratiques culturelles anciennes. Le pâturage multiséculaire de ces espaces pastoraux a contribué à une différenciation accrue des niches écologiques et par conséquent d'une plus grande richesse floristique. Nous rejoignons la vision de Dutoit (1995) stipulant que ces espaces doivent être considérés comme des sources potentielles et durables de semences dans des milieux où la banque de graines n'est que transitoire (Chapitre III.2). La restauration écologique de la richesse de ces pelouses sera plus difficile à obtenir car leur persistance est menacée par la présence d'espèces ligneuses pionnières (Chapitre II.1). Ces habitats agropastoraux subalpins, enjeux prioritaires en matière de conservation, nécessite le recours à la voie contractuelle pour assurer leur persistance écologique (Chapitre IV.4).

Toutefois, ces mesures conservatoires doivent rester cohérentes en terme de faisabilité économique. Dans les habitats forestiers, les itinéraires sylvicoles préconisés (Rameau & Chevallier 2001a) ne portent pas préjudices à la rentabilité économique, mais constituent le minimum exigible pour le maintien des habitats dans des états de conservation favorables. Ces itinéraires de gestion n'ont pas recours nécessairement à des mesures contractuelles. Pour les forêts alluviales définies, dans notre site, comme un des enjeux prioritaires, leur pérennité est tributaire de la dynamique de l'hydrosystème (Chapitre IV.4). Toute modification de cette dernière, par des activités humaines mal maîtrisées, peut remettre en cause leur persistance taxonomique et écologique (Bravard *et al.* 1986, Girel & Manneville 1998).

L'outil SIG s'avère être un catalyseur puissant, tant dans la dynamique participative des acteurs locaux (Josselin *et al.* 1995), que dans la prise de conscience des enjeux paysagers par les collectivités territoriales. Cependant, le danger, avec la spatialisation et la visualisation de données jusqu'à ponctuelles, réside dans une prise de décision hâtive et fallacieuse de la part des gestionnaires, qui consisterait à gérer de manière conservatoire des zones à fort enjeux patrimonial, et d'augmenter la pression (économique) ailleurs. Cette segmentation de l'espace naturel inéluctable doit s'appuyer sur un schéma cohérent de corridors biologiques afin de garantir l'interdépendance des zones protégées et le flux d'espèces (de Buyer 2001).

## V.2 Méthodologie : Limites et propositions

### V.2.1 La richesse spécifique : un bon estimateur de la biodiversité ?

Le danger de tout indice, quel qu'il soit, provient de sa nature encapsulante. Mesurer la biodiversité, à travers des indices, et vouloir les optimiser, ne signifie pas nécessairement la maintenir, ou la voir persister. Dépasser cette ambiguïté, nécessite de se placer implicitement à l'échelle du paysage, et ne considérer que la persistance de la richesse spécifique à cette échelle (persistance taxonomique à l'échelle  $\gamma$ ). Appréhender la richesse spécifique à l'échelle d'un éco-complexe, renvoie implicitement au postulat suivant : « *tout niveau d'intégration du vivant est le résultat historique de processus articulés : il ne peut donc être appréhendé que par l'analyse de son histoire singulière* » (Blandin & Lamotte 1988). La reproductibilité des connaissances acquises se pose alors avec acuité.

La prédiction spatiale présentée dans nos travaux ne tient compte que d'une composante de la diversité spécifique, la richesse spécifique. Pour l'autre composante, l'équitabilité (Legendre & Legendre 1984), il faudrait pouvoir avoir accès à l'abondance de toutes les espèces et de leurs interactions. Cela revient à vouloir modéliser les interactions biotiques entre les espèces de chaque communauté.

Dans l'évaluation des aires et des zones de conservation de la biodiversité, l'accent a toujours été mis sur les taxons menacés, protégés, endémiques. Pour paraphraser Gaston (1996), nous dirons que la biodiversité, « *c'est la biologie du nombre et de la spécificité* ». Ainsi l'évaluation patrimoniale d'un taxon doit passer par la caractérisation de deux attributs que sont sa rareté et son originalité. La rareté est à rattacher à la notion d'endémisme (Drury 1974, Rabinowitz *et al.* 1986, Orians 1993, Gaston 1994). L'originalité est à rattacher au concept de la niche écologique (Grubb 1977, Thioulouse & Chessel 1992).

- dans des écosystèmes de faible extension géographique où la ressource hydrique est importante, les taxons présents sont originaux mais banals au sein de ces milieux. Exemple dans le bassin versant du Petit Buëch, les pelouses mésophiles, les prairies humides et les mégaphorbiaies
- dans les écosystèmes de faible extension géographique, où la ressource hydrique est limitante, les taxons sont originaux et rares. Exemple : les éboulis, les rochers et les falaises continentales
- dans les écosystèmes à grande extension spatiale où la ressource hydrique est importante, les taxons sont banals et communs. Exemple : forêts décidues et mixtes
- dans les écosystèmes à grande extension géographiques où la ressource hydrique est limitante, les taxons sont originaux mais banals. Exemple : les pelouses sèches calcicoles

### V.2.2 Géomatique et échantillonnage

#### V.2.2.1 Qualité des données géoréférencées

Nous sommes conscients que les prédicteurs spatialisés utilisés, dans nos travaux, souffrent d'un manque crucial de validation et d'étalonnage. Nous avons réussi à obtenir des données climatiques indépendantes (Observatoire de l'IRAM sur le plateau de Bure) pour valider les températures moyennes mensuelles issues du modèle AURELHY (Chapitre I.2.1.3). Pour les autres variables climatiques spatialisées, un travail important reste à faire pour valider ces données. Nous avons pris le pari de travailler en les considérant comme « des boîtes noires ». Le résultat des ajustements, de la qualité de prédiction, de la concordance spatiale et la comparaisons des résultats avec d'autres études, montrent que les prédicteurs spatialisés utilisés sont correctes.

#### V.2.2.2 Echantillonnage

La stratégie d'échantillonnage, basée sur SIG, présente certaines limites. Tout d'abord concernant les facteurs de stratification, nous avons choisi un facteur écologique synthétique (DHCU) sensé traduire l'effet d'un gradient de stress hydrique. Le problème est que nous n'avons aucun recul précis de la réponse des communautés et des espèces, à ce facteur. De plus, le découpage des modalités de ce facteur s'est fait d'après l'histogramme de sa distribution dans le site d'étude. *A posteriori*, un découpage intermédiaire s'imposerait dans la modalité

« modéré », car celle-ci a englobé un trop large panel de communautés, tant dans les complexes agro-pastoraux (Tab. XXXIX) que dans les complexes forestiers (Tab. XLVI).

Le tirage aléatoire des placettes, nécessaire pour se placer dans un cadre probabiliste, a occasionné quelques difficultés dans la collecte de l'information. Dans notre contexte montagnard, certaines placettes étaient en effet inaccessibles. Il fallait donc toujours disposer, sur l'ensemble du plan d'échantillonnage, de placettes de secours, issues elle aussi d'un tirage aléatoire. Mais ce dispositif reste coûteux en temps.

Il est apparu souhaitable de collecter de l'information dans des strates non échantillonnées afin de pouvoir améliorer l'interprétation des résultats. Se borner exclusivement au plan d'échantillonnage, peut entraîner des erreurs au niveau de l'interprétation de la dynamique de des communautés. Nous prendrons l'exemple, dans les complexes forestiers, des érablaies-frênaies de pentes relevant du *Tilio-Acerion*. Si nous nous étions borner à notre plan d'échantillonnage, nous aurions pu interpréter les phases pionnières à Erables et Frênes des hêtraies-sapinières (Chapitre II.3) comme des érablaies relevant du *Tilio-Acerion*.

Dans le cadre de l'évaluation patrimoniale (Chapitre IV.4), les données floristiques compilées sont le plus souvent issues d'un matériau disparate, accumulé au fil du temps par des générations de naturalistes, et sans réels soucis futurs d'une gestion optimisée. Les herbiers, florules, flores locales accumulées sur un espace géographique donné sont des sources incommensurables de connaissance. Nous avons montré que l'approche naturaliste et probabiliste se complète. Il fallait la connaissance empirique des naturalistes pour bâtir des théories. Ensuite, la validation de ces théories peut se développer dans un cadre probabiliste établi. Toutefois, par définition, les taxons à haute valeur patrimoniale occupent les premiers niveaux de rareté. Or, un échantillon pris dans une population (au sens statistique) représente mal un événement rare. Celui-ci est tributaire de fluctuations aléatoires, d'où des probabilités de rencontre très faibles. Des difficultés méthodologiques pour évaluer correctement de telles populations sont donc inévitables, puisque l'aléa ne se maîtrise pas.

Le partitionnement de la diversité (Lande 1996, Gimaret-Carpentier *et al.* 1998) entre les différents niveaux d'un plan d'échantillonnage pourrait être reconsidéré à la lumière des travaux de Pélissier *et al.* (2003). Ces auteurs démontrent qu'il existe (Pélissier *et al.* 2003) une stratégie commune entre l'ordination et la mesure des diversités  $\alpha$  et  $\beta$ , en analysant les tableaux floro-faunistiques sous l'angle d'une matrice d'occurrence et en les reliant à des variables environnementales ou à un plan d'expérience. D'autres travaux sont également en cours (Pavoine 2002) sur les propriétés de l'axiomatisation de Rao (Rao 1982) qui se placent comme schéma fondamental dans les études de diversité. L'AMOVA présente l'intérêt d'être basée sur une mesure de diversité intégrant des mesures de distance entre entités et de proposer des procédures d'inférence. Cette méthode donne les propriétés que doit vérifier une mesure pour être qualifiée de mesure de diversité et la façon dont se répartit cette mesure entre les différents niveaux d'un plan d'échantillonnage.

### V.2.2.3 L'autocorrélation spatiale

La valeur explicative d'un modèle ne se résume pas à la valeur du coefficient de corrélation ou de déviance expliquée, et particulièrement, lorsqu'il s'agit de données issues de grid continus (Whittaker *et al.* 2001). Le problème de l'autocorrélation spatiale est alors capital. L'apport de la géostatistique, en écologie, ouvre de nouvelles perspectives dans la mesure de la qualité de prédiction (Aubry 2000).

De plus, beaucoup de phénomènes spatiaux sont continus et souffrent donc de la discrétisation des variables. Pour palier à ce problème, les méthodes d'interpolation linéaire existent mais un certain nombre de contraintes doivent être pris en compte lors de l'estimation de ces champs en dehors des zones échantillonnées (Arnaud & Emery 2000). Ces contraintes pourraient être une alternative à la prise en compte de discontinuités spatiales ou de données statistiques. Par exemple, l'approche *Field-Oriented* fait appel aux techniques d'interpolation et d'extrapolation reposant sur les réseaux neuronaux (Pariente 1994) et se rapproche des modèles dit en « pyramide » (Overton *et al.* 2002).

### V.3 Conclusion générale

Plus que les processus naturels, ce sont, de plus en plus, les activités anthropiques qui conditionnent l'évolution de l'environnement. Au XX<sup>e</sup> siècle, le concept d'anthroposystème a pu prendre le pas sur celui d'écosystème (Lévêque 2000). Il est donc indispensable de s'interroger sur les mécanismes socio-économiques et politiques qui sont à l'origine de ces transformations. Dans cette optique, le droit constituera un bon indicateur des modes d'intervention de l'Homme sur le milieu en fixant le statut des biens et des activités (Ost 1995). Dans la démarche de gestion durable, c'est bien à l'échelle des zones tests qu'il faudra conduire les études prenant en compte à la fois les paramètres du milieu et les données juridiques, en particulier législatives et réglementaires, qui affectent l'organisation socio-économique. Il faut donc coupler les modèles de prédiction obtenus avec des paramètres socio-économiques (Weber *et al.* 2001). C'est dans cette perspective que nous nous sommes inscrits à l'échelle d'un bassin versant, car l'articulation entre les modalités de gestion et les processus écologiques est optimale à cette échelle (Lamotte 1985).

La clé pour comprendre et interpréter le déterminisme et la dynamique de la végétation et de sa richesse spécifique réside dans la connaissance des activités anthropiques anciennes. Nous avons pu montrer le poids relatif de l'anthropisation dans la structure et le fonctionnement des complexes forestiers et agro-pastoraux. Le rôle fonctionnel majeur que joue l'AMOS dans la persistance écologique des communautés est souligné. La mesure rétrospective de l'intensité de perturbation qu'il pouvait représenter a été intégrée par les complexes agro-pastoraux. Les espèces qui ont évolué dans ce régime de perturbations ne sont plus adaptées à la reconquête forestière. Ce poids anthropique est fonction des échelles de temps et d'espaces. Puisque tout système vivant est doté d'une mémoire (Blondel 1995), nous pensons qu'elle se caractérise, pour les écosystèmes, par la continuité historique des processus écologiques permettant la persistance taxonomique.

Les bases théoriques et méthodologiques qui viennent d'être proposées, nous indiquent l'ampleur et l'étendue de la tâche à venir : déterminer et prédire, au sein des habitats, la persistance des populations végétales et leur statut patrimonial dans un environnement fluctuant. La constitution et la mise en commun de bases de données sur les traits de vie, l'acquisition de données sur l'histoire des écosystèmes, la modélisation écologique couplée à des paramètres socio-économiques, devraient permettre de combler rapidement nos lacunes. Mais nous serons encore loin d'avoir « *la main mise sur tous les processus de la Terre* », comme l'estimait Vernadsky (1945). Selon cet auteur, notre conscience collective devrait nous amener vers la compréhension globale des mécanismes de la biosphère et par conséquent, nous serions capables de diriger les résultats de toutes nos actions menées sur celle-ci. Or faute est de constater que l'immensité de notre savoir collectif a produit l'immensité de nos ignorances individuelles. La recherche pluridisciplinaire devient implicite pour tenter de modéliser de façon plus précise et réaliste les écosystèmes historiquement créés, modifiés et gérés par l'Homme. Les choix de gestion et d'aménagement ne peuvent intervenir qu'après avoir défini les seuils au-delà desquels les persistance taxonomique et écologique sont rompues. Ces seuils ne peuvent être établis en soi, car ils sont étroitement dépendants des écosystèmes étudiés. Si nous poursuivons la flèche du temps, avec pour corollaire la baisse, voir l'arrêt de l'exploitation agricole et pastorale ; que se passera-t-il ? Le paysage, puissant révélateur de l'équilibre entre les mutations d'un territoire à un instant donné, doit-il être maintenu sous perfusion pour lui conserver sa forme traditionnelle ?

La tendance à l'abandon des exploitations va, durant les prochaines années, perdurer en raison de la poursuite de la globalisation des marchés agricoles décidés par les grands traités internationaux. La concentration sur une production de qualité, assortie de labels régionaux, l'augmentation de la valeur ajoutée par une transformation des produits et leur commercialisation régionale semble aujourd'hui le point de passage obligé pour la pérennisation de l'activité pastorale montagnarde (Götz *et al.* 2002). Face à la montée en puissance d'un système économique toujours plus « spatialivore », le rôle écologique des écosystèmes montagnards ne risque-t-il pas de s'effacer, pour être supplanté par son rôle social et récréatif. Mais c'est perdre dans ce cas, le patrimoine bioculturel qui s'est accumulé au fil des générations.

Nous ne devons pas renoncer à abandonner cet héritage bioculturel. Au-delà de l'aménagement du territoire, doit alors se profiler, une véritable politique de l'environnement.

L'approche participative est une voie qui mérite d'être suivie pour modéliser cette coévolution entre systèmes économiques et écologiques (Holling 2001, Walker *et al.* 2002). Désormais, l'écologue doit se positionner comme « *un technicien de la Nature* ». Le défi réside, alors, dans la capacité de l'humanité à intervenir sur l'ensemble du vivant, sans en compromettre sa pérennité, rejoignant la vision de (Prigogine & Stengers 1979) qui stipulaient que « *loin de l'exclure du monde qu'elle décrit, la science retrouve comme un problème l'appartenance de l'homme à ce monde* » et de voir dans « *le prisme de la diversité biologique* » un moyen de « *renouveler le débat des relations de l'Homme avec la nature, y compris celui des origines de l'humanité* » (Lévêque & Mounolou 2001).

## Références bibliographiques

- [1] **Aassine S. & M. C. El Ja (2002)**. Vegetation dynamics modelling: a method for coupling local and space dynamics. *Ecological Modelling*, **154**: 237-249.
- [2] **Abgrall (1993)**. Forêts subnaturelles d'altitude, observations entomologiques dans le Bois du Chapitre. Cemagref, Grenoble, 10 p.
- [3] **Acot P. (1988)**. Histoire de l'écologie. Presses Universitaires de France, Paris, 285 p.
- [4] **Aguiar M. R., J. M. Paruelo, O. E. Sala & W. K. Lauenroth (1996)**. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, **7**: 381-390.
- [5] **Alard D., I. Poudevigne, T. Dutoit & T. Decaëns (1998)**. Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation. Le cas des pelouses calcicoles de la basse vallée de la Seine. *Acta Oecologica - Oecologia Generalis*, **19**: 275-284.
- [6] **Alleizette C. d' (1931)**. Compte rendu de l'excursion de la Société Botanique de France au col de Glaize le 21 juillet 1927. *Bulletin de la Société Botanique de France*, **78**: 531-539.
- [7] **Allen T. F. H. (1987)**. Hierarchical complexity in ecology : a non- euclidien conception of the data base. *Vegetatio*, **69**: 7-25.
- [8] **Allen T. F. H. & T. B. Starr (1982)**. Hierarchy perspectives for ecological complexity. University of Chicago, Chicago, 512 p.
- [9] **Al-Mufti M. M., C. L. Sydes, S. B. Furness, J. P. Grime & S. R. Brand (1977)**. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, **65**: 759-791.
- [10] **Anand M. & L. Orloci (1997)**. Chaotic dynamics in a multispecies community. *Environmental and Ecological Statistics*, **4**: 337-344.
- [11] **Anand M. & L. Orloci (2000)**. On hierarchical partitioning of an ecological complexity function. *Ecological Modelling*, **132**:
- [12] **Andersson L. & P. Milberg (1998)**. Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research*, **8**: 29-38.
- [13] **Angermeier P. L. & J. R. Karr (1994)**. Biological integrity versus biological diversity as policy directives. *BioScience*, **44**: 690-700.
- [14] **Araujo M. B., P. H. Williams & A. Turner (2002)**. A sequential approach to minimise threats within selected conservation areas. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 1011-1024.
- [15] **Arnaud M. & X. Emery (2000)**. Estimation et interpolation spatiale: méthodes déterministes et méthodes géostatistiques. Hermès Science Publications, Paris, 221 p.
- [16] **Aspinall R. J., G. Burton & L. Landenburger (2000)**. Mapping and Modeling Wildlife Species Distribution for Biodiversity Management. Geographic Information and Analysis Center, Montana State University, Bozeman, 10 p.
- [17] **Atwater B. R. (1980)**. Germination, dormancy and morphology of the seeds of herbaceous ornamental plants. *Seed Science & Technologies*, **8**: 523-573.
- [18] **Aubertin C., V. Boisvert & F.-D. Vivien (1998)**. La construction sociale de la question de la biodiversité. *Nature Sciences Sociétés*, **6**: 7-19.
- [19] **Aubry P. (2000)**. Le traitement des variables régionalisées en écologie: Apports de la géomatique et de la géostatistique. Thèse de doctorat, Biométrie, Université Claude Bernard I, Lyon, 480 p.
- [20] **Auerbach M. & A. Shmida (1997)**. Spatial scale and determinants of plant species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **2**: 238-242.
- [21] **Auger P., J. Baudry & F. Fournier (1992)**. Hiérarchies et échelles en écologie. In: (Eds.), *Naturalia Publications*, 300.
- [22] **Austin M. P. (1980)**. Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio*, **42**: 11-21.
- [23] **Austrheim G. & O. Eriksson (2001)**. Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains – patterns and processes at different spatial scales. *Ecography*, **24**: 683-695.
- [24] **Bächtold H.-G. (2002)**. Abandon planifié des surfaces - Bases de décisions et instruments. In: Götz, A., Tödter, U., Gleich, M., Revaz, M. & Broggi, M. F. (Eds.), *2e Rapport sur l'état des Alpes. Données, faits, problèmes, esquisses de solutions*, Schaan, Liechtenstein. *CIPRA*, 390-393.
- [25] **Baize D. (2000)**. Guide des analyses courantes en pédologie. INRA, Paris, 257 p.
- [26] **Balent G. (1987)**. Structure, fonctionnement et évolution d'un système pastoral. Le pâturage vu comme un facteur écologique piloté dans les Pyrénées Centrales. Thèse de doctorat, Biologie, Université de Rennes I, Rennes, 146 p.
- [27] **Balseinte R. (1966)**. Climats montagnards et stations climatiques d'altitude en France. Thèse d'état, Géographie, Université de Grenoble, Grenoble, 523 p.

- [28] **Barbaro L. (1999)**. Dynamique agro-écologique des communautés de pelouses sèches calcicoles du Vercors méridional. Application à la gestion conservatoire de la biodiversité par le pastoralisme. Thèse de doctorat, Biologie, Université J. Fourier, Grenoble, 188 p.
- [29] **Barbaro L., E. Corcket, T. Dutoit & P. Cozic (2001)**. Plant diversity and agro-ecological processes in calcareous grasslands of submediterranean French Prealps: consequences for conservation management by low-intensity farming. *Agricultural Ecosystems and Environment*, **in press**:
- [30] **Barbault R. (1995)**. Ecologie des peuplements. Structure et dynamique de la biodiversité. Masson, Paris, 273 p.
- [31] **Barbero M. & P. Quezel (1988)**. L'évolution du couvert forestier dans la région Provence-Alpes-Côtes d'azur en relation avec la déprise agricole. In: C.N.R.S (Eds.), *Biogéographie, Environnement, Aménagement*, pp.199-212. Paris.
- [32] **Bardat J., M. Bioret, M. Botineau, V. Bouillet, R. Delpech, J. Géhu, J. Haury, A. Lacoste, J. C. Rameau, J. M. Royer, G. Roux & J. Touffet (2000)**. Prodrôme des végétations de France. 147 p.
- [33] **Barthes J. P. & J. Bornand (1987)**. Cartographie des sols en moyenne montagne calcaire sèche. In: INRA (Eds.), *Agrométéorologie des régions de moyenne montagne*, vol. 39, pp.95-106. Toulouse.
- [34] **Bary-Lenger A. & J.-P. Nebout (1993)**. Les chênes pédonculé et sessile en France et en Belgique. Du Perron, Allier-Liège, 604 p.
- [35] **Baskin C. C. & J. M. Baskin (1998)**. Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, New-York, 666 p.
- [36] **Bätzing W. & Y. Dickhörner (2002)**. Die Bevölkerungsentwicklung im Alpenraum 1870-1990 aus der Sicht von Längsschnittanalysen aller Alpengemeinden. *Revue de Géographie Alpine*, **89**: 11-20.
- [37] **Bazzaz F. A. (1975)**. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology*, **56**: 485-488.
- [38] **Beerling D. J., B. Huntley & J. P. Bailey (1995)**. Climate and the distribution of *Fallopia japonica*; use of an introduced species to test the predistive capacity of response surfaces. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 269-282.
- [39] **Behre K. E. (1988)**. The role of man in vegetation history. In: Huntley, B. & Webb, T. (Eds.), *Vegetation history, handbook of vegetation science*, Kluwer, Dordrecht. 633-672.
- [40] **Bellehumeur C. & P. Legendre (1998)**. Multiscale sources of variation in ecological variables: modeling spatial dispersion, elaborating sampling designs. *Landscape Ecology*, **13**: 15-25.
- [41] **Benichou P. & O. Le Breton (1987)**. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La météorologie*, **19**: 25-42.
- [42] **Berge G. & G. Hestmark (1997)**. Composition of seed banks of roadsides, stream verges and agricultural fields in southern Norway. *Annals Botanici Fennici*, **34**: 77-90.
- [43] **Bertiller M. B. & D. A. Aloia (1997)**. Seed bank strategies in Patagonian semi-arid grasslands in relation to their management and conservation. *Biodiversity and Conservation*, **6**: 639-650.
- [44] **Bertrand J., P. A. Bosc, J. E. Bruneau, R. Habra, G. Martinoty & D. Navizet (2000)**. Anthroposystème de la montagne de Lure. ENSG, Marne la Vallée, 58 p.
- [45] **Betinas B. (2000)**. Etude historique des pratiques agro-pastorales sur le bassin de Gap-Chaudun aux XIX<sup>e</sup> et XX<sup>e</sup> siècles et propositions de valorisation du site. Institut Universitaire Professionnalisé "Environnement, Technologies et Société", Marseille, mémoire Ingénieur, 42+Annexes p.
- [46] **Blanc L. (2000)**. Données spatio-temporelles en écologie et analyses multitableaux : examen d'une relation. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard I, Lyon, 200 p.
- [47] **Blanchard E. (1995)**. Analyse des modalités de la dynamique linéaire de la végétation du Bois du Chapitre (Hautes-Alpes). Université Marseille III, Saint-Jérôme, Marseille, DEA Ecosystèmes Continentaux Arides Méditerranéen et Montagnard, 44 p.
- [48] **Blanchard R. (1938-1956)**. Les Alpes occidentales. Arthaud, Grenoble, p.
- [49] **Blandin P. & M. Lamotte (1988)**. Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe. *Bulletin d'écologie*, **19**: 547-555.
- [50] **Blonde J. L. & S. Bruckert (1989)**. Correlation entre flux hydrique, pluviométrie, enracinement des prairies et importance du stock humique des sols calcimagnésiques des plateaux jurassiens. *Annales Scientifiques*, **3**: 249-259.
- [51] **Blondel J. (1995)**. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson, Paris, 297 p.
- [52] **Blondel J. & J. Aranson (1995)**. Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin. In: Davis, G. & Richardson, D. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function in Mediterranean-type ecosystems*, Springer-Verlag, Heidelberg. *Ecological studies*, **109**: 43-119.
- [53] **Bobbink R., L. Bik & J. H. Willems (1988)**. Effects of nitrogen fertilization on vegetatio structure and dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands. *Acta Botanica Neerlandica*, **37**: 231-242.
- [54] **Bobbink R. & J. H. Willems (1987)**. Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: a threat to a species-rich ecosystem. *Biological Conservation*, **40**: 301-314.

- [55] **Bormann F. H. & G. E. Likens (1994)**. Pattern and Process in a Forested Ecosystem. Springer-Verlag, New-York, 253 p.
- [56] **Bornard A., A. Dorée, M. Dubost & J. P. Jouglet (1982)**. Effet du pâturage par des ovins et des bovins sur un végétation d'altitude composée de Fétuque spadicée et de myrtilles. In: (Eds.), *Réseau coopératif européen sur les pâturages et la production fourragère*, vol. pp.56. CEMAGREF, Reading.
- [57] **Bossuyt B. & M. Hermy (2001)**. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography*, **24**: 225-238.
- [58] **Bossuyt B., M. Heyn & M. Hermy (2002)**. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. *Plant Ecology*, **162**: 33-48.
- [59] **Bossuyt B., O. Honnay, K. Van Stichelen, M. Hermy & J. Van Assche (2001)**. The effect of a complex land use history on the restoration possibilities of heathland in central Belgium. *Belgian Journal of Botany*, **134**: 29-40.
- [60] **Botkin D. B. (1975)**. Functional groups of organisms in model ecosystems. In: Levin, S. A. (Eds.), *Ecosystem analysis and prediction*, vol. pp.98-102. Phil. Soc. Ind. Appl. Math. . Philadelphia.
- [61] **Bottner P. (1971)**. La pédogénèse sur roches mères calcaires dans une séquence bioclimatique méditerranéo-alpine du Sud de la France. Thèse de Doctorat, Université Montpellier, p.
- [62] **Bourbouze A. (1986)**. Les interactions de l'animal et de la végétation dans les friches et les landes. *Fourrages*, **Hors-série:"L'animal au pâturage dans les friches et les landes"**: 11-26.
- [63] **Brachet S. (1999)**. La dispersion. Déterminisme et conséquences. Approche théorique et expérimentale chez le Frêne. Thèse de doctorat, Sciences forestières, E.N.G.R.E.F., Paris, Orsay, 152 p.
- [64] **Braun-Blanquet J. (1926)**. Une reconnaissance phytosociologique dans le Briançonnais. *Bulletin de la Société Botanique de France*, **73**: 77-102.
- [65] **Braun-Blanquet J. (1932)**. Plant sociology, the study of plant communities. McGraw-Hill Book Company, New York, 439 p.
- [66] **Brau-Nogué H., L. Dobremez, P. Cozic, J. Thiébaud & C. Ernoult (2001)**. Impact de la prime au maintien des systèmes d'élevage extensifs sur les exploitations et leurs pratiques fourragères. *Fourrage*, **165**: 23-43.
- [67] **Bravard J. P., C. Amoros & G. Pautou (1986)**. Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system. *Oikos*, **47**: 92-111.
- [68] **Brown D. G. (1994)**. Predicting vegetation types at treeline using topography and biophysical disturbance variables. *Journal of Vegetation Science*, **5**: 641-656.
- [69] **Bruckert S. & M. Gaiffe (1990)**. Les systèmes de subsurface sols-roches, modèles de pédogénèse Exemples des domaines karstique et non karstique de Franche-Comté. Univer. de Franche-Comté, Lab. de pédologie Science du sol, 319-332 p.
- [70] **Brzeziecki B., F. Kienast & O. Wildi (1993)**. A simulated map of the potential forest vegetation of Switzerland. *Journal of Vegetation Science*, **4**: 499-508.
- [71] **Brzeziecki B., F. Kienast & O. Wildi (1995)**. Modelling potential impacts of climate change on the spatial distribution of zonal forest communities in Switzerland. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 257-258.
- [72] **Buffière D., P. Le Caro, J. Faerber & J. P. Metailie (1991)**. Le feu et la friche dans les Pyrénées. In: Dubois, J. J. (Eds.), *Phytodynamique et biogéographie historique des forêts*, vol. 20, pp.151-162. Bailleur.
- [73] **Bull E. L., C. G. Parks & T. R. Torgersen (1997)**. Trees and logs important to wildlife in the interior Columbia river basin. In: (Eds.), vol. 391, USDA Forest Service Pacific NW Region, Portland.
- [74] **Bullock J. M. (1996)**. Plants. In: Sutherland, W. J. (Eds.), *Ecological census techniques: a handbook*, Cambridge University Press, Cambridge. 11-138.
- [75] **Bunnell F. L. & D. J. Huggard (1999)**. Biodiversity across spatial and temporal scales: problems and opportunities. *Forest Ecology and Management*, **115**: 113-126.
- [76] **Burel F. & J. Baudry (1999)**. Ecologie du paysage: Concepts, méthodes et applications. Tec&Doc, Paris, 359 p.
- [77] **Burel F., J. Baudry, P. Clergeau, P. Constant & M. C. Eybert (1992)**. Approche spatiale des phénomènes écologiques : échelles et hiérarchie. *Ecologie*, **23**: 93-101.
- [78] **Cain D., K. Riitters & K. Orvis (1997)**. A multi-scale analysis of landscape statistics. *Landscape Ecology*, **12**: 199-212.
- [79] **Caley M. & D. Schluter (1997)**. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, **78**: 70-80.
- [80] **Callaway R. (1995)**. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, **61**: 306-349.
- [81] **Callaway R. M. & L. R. Walker (1997)**. Competition and facilitation : a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**: 1958-1965.
- [82] **Calvo L., R. Tarrega & E. De Luis (2002)**. The dynamics of mediterranean shrubs species over 12 years following perturbations. *Plant Ecology*, **160**: 25-42.



- [83] **Caner L. (1994)**. Caractérisation des humus de différentes phases du cycle sylvigénétique d'une hêtraie-sapinière non exploitée des Hautes-Alpes : Le Bois du Chapitre (05). Mémoire E.N.S.A.I.A., 35 p.
- [84] **Canullo R. (1991)**. L'évolution de la végétation vers la forêt: études des populations. In: Dubois, J. J. (Eds.), *Phytodynamique et biogéographie historique des forêts*, vol. 20, pp.121-140. Bailleul.
- [85] **Carcaillet C. (1998)**. A spatially precise study of Holocene fire history climate and human impact within the Maurienne valley, North French Alps [Review]. *Journal of Ecology*, **86**: 384-396.
- [86] **Carpenter G., A. N. Gillison & J. Winter (1993)**. DOMAIN : a flexible modelling procedure for mapping potential distribution of plants and animals. *Biodiversity and Conservation*, **2**: 667-680.
- [87] **Caswell H. & A. M. John (1992)**. From the individual to the population in demographic models. In: DeAngelis, D. L. & Gross, L. J. (Eds.), *Individual-based models and approaches in ecology*, Chapman & Hall, New-York. 36-61.
- [88] **Cauderon P., F. Fridlansky & J.-C. Mounolou (1995)**. Biodiversité et Environnement. Rapport n°33 de l'Académie des Sciences, Tec & Doc, Paris, 88 p.
- [89] **Cawsey E. M., M. P. Austin & B. L. Baker (2002)**. Regional vegetation mapping in Australia: a case study in the practical use of statistical modelling. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 2239-2274.
- [90] **Chas E. (1994)**. Atlas de la flore des Hautes-Alpes. Louis Jean, Gap, 816 p.
- [91] **Chessel D. & P. Mercier (1993)**. Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In: Lebreton, J. D. & Asselain, B. (Eds.), *Biométrie et environnement*, **1**, pp.15-43. Paris.
- [92] **Chevallier J. J. & S. Daudelin (1996)**. La géomatique pour l'aide à la décision en gestion des ressources naturelles: exemple de la protection des paysages forestiers. *Revue internationale de Géomatique*, **6**: 11-25.
- [93] **Chiarucci A., S. Maccherini & V. De Dominicis (2001)**. Evaluation and monitoring of the flora in a nature reserve by estimation methods. *Biological Conservation*, **101**: 305-314.
- [94] **Choisnel E. (1986)**. Aspects topoclimatiques : une méthodologie d'étude en région de moyenne montagne. In: INRA (Eds.), *Agrométéorologie des régions de moyenne montagne*, **39**, pp.177-195. INRA, Toulouse.
- [95] **Choisnel E. (1992)**. Climat : notions de climatologie, climat régional, topoclimat, microclimat. *Techniques Agricoles*, **1050**:
- [96] **Choisnel E. & V. Jacq (1998)**. Le cycle de l'eau : variabilité des échanges hydriques en France. *La météorologie*, **8**: 36-53.
- [97] **Christensen N. L. & R. K. Peet (1984)**. Convergence during secondary forest succession. *Journal of Ecology*, **72**: 25-36.
- [98] **Chytry M., I. Sedlakova & L. Tichy (2001)**. Species richness and species turnover in a successional heathland. *Applied Vegetation Science*, **4**: 89-96.
- [99] **Colasanti R. L., R. Hunt & A. P. Askew (2001)**. A self-assembling model of resource dynamics and plant growth incorporating plant functional types. *Functional ecology*, **15**: 676-687.
- [100] **Collins S. L., S. M. Glenn & D. W. Roberts (1993)**. The hierarchical continuum concept. *Journal of Vegetation Science*, **4**: 149-156.
- [101] **Côme D. (1970)**. Les obstacles à la germination. Masson, Paris, 133 p.
- [102] **Côme D. (1975)**. Rôle de l'eau, de l'oxygène et de la température dans la germination. In: Côme, D. (Eds.), *La germination des semences*, pp.11-26. Gauthier-Villars, Paris.
- [103] **Connell H. J. & W. P. Sousa (1983)**. On the evidence needed to judge ecological stability of persistence. *The American Naturalist*, **121**: 789-825.
- [104] **Connell J. H. (1978)**. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, **199**: 1302-1309.
- [105] **Connell J. H. & R. O. Slatyer (1977)**. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, **111**: 1119-1144.
- [106] **Constanza R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin & P. Sutton (1997)**. The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital. *Nature*, **387**: 253-260.
- [107] **Coquillard P. & D. R. C. Hill (1997)**. Modélisation et simulation d'écosystèmes. Masson, Paris, 273 p.
- [108] **Corcket E. (2000)**. Catalogue des types de stations forestières du Diois et des Baronnies dromoises. Université Joseph Fourier ; Centre régional de la propriété forestière Rhône-Alpes, 376 p p.
- [109] **Cornwell W. K. & P. J. Grubb (2003)**. Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos*, **100**: 417-428.
- [110] **Corvol-Dessert A. (1993)**. Forêt et société. In: (Eds.), *La forêt, les savoirs et le citoyen.*, vol. pp.41-61. Eizner, N. Meiller, D., Le Creusot.
- [111] **Couderc J. M. (1991)**. Archéologie du paysage et dynamique forestière. In: Dubois, J. J. (Eds.), *Phytodynamique et biogéographie historique des forêts*, vol. 20, pp.142-148. Bailleul.
- [112] **Cousins S. A. O. (2001)**. Analysis of land-cover transitions based on 17th and 18th century cadastral maps and aerial photographs. *Landscape Ecology*, **16**: 41-54.

- [113] **Cousins S. A. O. & O. Eriksson (2002)**. The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. *Landscape Ecology*, **17**: 517-529.
- [114] **Cousins S. H. (1991)**. Species diversity measurement : choosing the right index. *Tree*, **6**: 190-192.
- [115] **Cui J. & L. Chen (1999)**. The effects of habitat fragmentation and ecological invasion on population sizes. *Computers and Mathematics with Applications*, **38**: 1-11.
- [116] **Daget P. & P. Godron (1982)**. Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés. Masson, Paris, 163 p.
- [117] **Dagnelie P. (1975)**. Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux, 463 p.
- [118] **Daly C., R. P. Neilson & D. L. Phillips (1994)**. A statistical-topographic model for mapping climatological precipitation over mountainous terrain. *J. Appl. Meteorol*, **33**: 140-158.
- [119] **Darracq S. (1992)**. La dynamique du tapis végétal dans les bassins-versants du sasse et du grand-vallon (Alpes de Haute-Provence, France). Recherche méthodologique et application. Thèse de doctorat, Sciences forestières, ENGREF, Nancy, 374 p.
- [120] **Davies A. & S. Waite (1998)**. The persistence of calcareous grassland species in the soil seed bank under developing and established scrub. *Plant Ecology*, **136**: 27-39.
- [121] **Davis F. W. & S. Goetz (1990)**. Modeling vegetation pattern using digital terrain data. *Landscape Ecology*, **4**: 69-80.
- [122] **de Buyer X. (2001)**. Le schéma de services collectifs des espaces naturels et ruraux ; une chance pour la biodiversité. *Revue Forestière Française*, **53**: 37-40.
- [123] **DeAngelis D. L. & K. A. Rose (1992)**. Which individual-based approach is most appropriate for a given problem? In: DeAngelis, D. L. & Gross, L. J. (Eds.), *Individual-based models and approaches in ecology*, Chapman & Hall, New-York. 67-87.
- [124] **Debelmas J. (1974)**. Les chaînes plissées du cycle alpin et leur avant pays. 544 p.
- [125] **Debelmas J. (1983)**. Alpes du Dauphiné. Paris, p.
- [126] **Debussche M., J. Escarré, J. Lepart, J. Houssard & S. Lavorel (1996)**. Changes in Mediterranean plant succession: old-fields revisited. *Journal of Vegetation Science*, **7**: 519-526.
- [127] **Debussche M. & P. Isenmann (1994)**. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos*, **69**: 414-426.
- [128] **Debussche M. & J. Lepart (1992)**. Establishment of woody plants in mediterranean old fields : opportunity in space and time. *Landscape Ecology*, **6**: 133-145.
- [129] **Deconchat M. (1999)**. Exploitation forestière et biodiversité. Exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne. Thèse de doctorat, Univ.Paul Sabatier, Toulouse III, 179 p.
- [130] **Delcros P. (1992)**. Ecologie du paysage et dynamique végétales post-culturale en zone de montagne. Thèse de doctorat, Cemagref, Grenoble, 334 p.
- [131] **Delpech R. (1985)**. Vocabulaire de typologie de stations forestières. I.D.F, Paris, 210 p.
- [132] **Dieckmann U., T. Herben & R. Law (1997)**. Spatio-Temporal Processes in Plant Communities. International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Interim report, 25 p.
- [133] **Doak D. F., D. Bigger, E. K. Harding, M. A. Marvier, R. E. O'Malley & D. Thomson (1998)**. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*, **151**: 264-276.
- [134] **Douguedroit A. (1976)**. Les paysages forestiers de Haute-Provence et des Alpes-Maritimes. Géographie, écologie, histoire. Edisud, Aix-en-Provence, 550 p.
- [135] **Drouin J.-M. (1991)**. Réinventer la nature. L'écologie et son histoire. Desclée de Brouwer, Paris, 207 p.
- [136] **Drury W. H. (1974)**. Rare species. *Biological Conservation*, **6**: 162-169.
- [137] **Dubois J. J. (1991)**. L'approche de la "biogéographie historique": concepts, méthodes, limites à l'interface de la phytodynamique et de l'histoire forestière. In: Dubois, J. J. (Eds.), *Phytodynamique et biogéographie historique des forêts*, vol. 20, pp.7-13. Cramer, Stuttgart.
- [138] **Dukes J. S. (2001)**. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, **126**: 563-568.
- [139] **Dupré C. & M. Diekmann (2001)**. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography*, **24**: 275-286.
- [140] **Dutoit D. (1995)**. Successions végétales secondaires des pelouses calcicoles de Haute-Normandie : approche multi-niveaux et gestion conservatoire. Thèse de doctorat, Biologie, Université de Rouen, Rouen, 220 p.
- [141] **Dutoit T. & D. Alard (1996)**. Biodiversité actuelle et potentielle des écosystèmes prairiaux calcicoles : influence de la gestion sur les phytocénoses et les banques de graines. *Acta Botanica Gallica*, **143**: 431-440.
- [142] **Easterling W. E., J. R. Brandle, C. J. Hays, Q. F. Guo & D. S. Guertin (2001)**. Simulating the impact of human land use change on forest composition in the Great Plains agroecosystems with the Seedscape model. *Ecological Modelling*, **140**: 163-176.

- [143] **Ebener de Bramois S. (1999)**. Utilisation d'un SIG en mode raster pour la spatialisation du bilan hydrique à l'échelle mensuelle. Application au bassin versant de l'Allondon (France, Suisse). Thèse de doctorat, Sciences de la Terre, Université de Genève, Genève, 267 p.
- [144] **Ellenberg H., H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner & D. Paulißen (1992)**. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, **18**: 1-248.
- [145] **Elliott K. J., L. R. Boring, W. T. Swank & B. R. Haines (1997)**. Successional changes in plant species diversity and composition after clearcutting a southern Appalachian watershed. *Forest Ecology and Management*, **92**: 67-85.
- [146] **Ellis R. H., T. D. Hong & E. H. Roberts (1985a)**. Handbook of seed technology for genebanks, I : principles and methodology. International Board for Plant Genetic Resources, Rome, 210 p.
- [147] **Ellis R. H., T. D. Hong & E. H. Roberts (1985b)**. Handbook of seed technology for genebanks, II : Compendium of specific germination, information and test recommendations. International Board for Plant Genetic Resources, Rome, 211-662 p.
- [148] **Eriksson O. (1993)**. The species pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, **68**: 371-374.
- [149] **Erkkila H. M. J. B. (1998)**. Seed banks of grazed and ungrazed Baltic seashore meadows. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 395-408.
- [150] **Escalle F. (1992)**. De Bure à Chaudun en passant par Rabou. Louis Jean, Gap, 339 p.
- [151] **Falinski J. B. (1988)**. Succession, regeneration and fluctuation in the Bialowieza forest (NE Poland). *Vegetatio*, **77**: 115-128.
- [152] **Faure A. (1998)**. Noms de lieux et noms de familles des Hautes-Alpes. Espaci Occitan, Gap, 412 p.
- [153] **Ferrandis P., J. M. Herranz & J. J. Martinez-Sanchez (1999a)**. Effects of fire on hard-coated Cistaceae seed banks and its influence on technique for quantifying seed banks. *Plant Ecology*, **144**: 103-114.
- [154] **Ferrandis P., J. M. Herranz & J. J. Martinez-Sanchez (1999b)**. Fire impact on a maquis soil seed bank in cabaneros national park (central Spain). *Israel Journal of Plant Science*, **47**: 17-26.
- [155] **Ferrandis P., J. M. Herranz & J. J. Martinez-Sanchez (2001a)**. Influence of a low-intensity fire on a *Pinus halepensis* Mill. forest seed bank and its consequences on the early stages of plant succession. *Israel Journal of Plant Science*, **49**: 105-114.
- [156] **Ferrandis P., J. M. Herranz & J. J. Martinez-Sanchez (2001b)**. Response to fire of a predominantly transient seed bank in a Mediterranean weedy pasture (eastern-central Spain). *Ecoscience*, **8**: 211-219.
- [157] **Fielding A. H. & J. F. Bell (1997)**. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, **24**: 38-49.
- [158] **Fily M. & G. Balent (1991)**. Les interactions entre la végétation herbacée et les grands vertébrés herbivores : le pâturage considéré comme un facteur évolutif pour les plantes. *INRA, Etudes et Recherches sur les Systèmes agraires et le Développement.*, **24**: 1-42.
- [159] **Fischer H. S. (1990)**. Simulating the distribution of plant communities in an alpine landscape. *Coenoses*, **5**: 37-43.
- [160] **Fischer M. & D. Matthies (1998)**. Experimental demography of the rare *Gentianella germanica*: seed bank formation and microsite effects on seedling establishment. *Ecography*, **21**: 269-278.
- [161] **Fisher H. S. & H. Gilgen (2002)**. DACHRad – Berechnung der direkten Sonneneinstrahlung Deutschland, Österreich und der Schweiz. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*, **9**: 68-83.
- [162] **Flahault (1897)**. La distribution géographique des végétaux dans la région méditerranéenne française. p.
- [163] **Flinck K. E., J. Fryer, L. Garraud, B. Hylmö & J. Zeller (1998)**. *Cotoneaster rabouensis*, espèce nouvelle de l'ouest des Alpes, et révision du genre *Cotoneaster* dans les Alpes françaises. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **67**: 272-282.
- [164] **Foster B. L. (2001)**. Constraints on colonization and species richness along a grassland productivity gradient: the role of propagule availability. *Ecology Letters*, **4**: 530-535.
- [165] **Foucault A. & J. F. Raoult (1995)**. Dictionnaire de géologie. Masson, Paris, 324 p.
- [166] **Francis R. & D. J. Read (1995)**. Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. *Canadian Journal of Botany*, **73**: 1301-1309.
- [167] **Frank D. A. & S. J. McNaughton (1991)**. Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos.*, **62**:
- [168] **Franklin J. (1995)**. Predictive vegetation mapping : geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress Physical Geography*, **19**: 474-499.
- [169] **Frohn R. C. (1998)**. Remote sensing for landscape ecology: new metric indicators for monitoring, modeling, and assessment of ecosystem. Lewis, Boca Raton, 99 p.
- [170] **Frontier S. (1983)**. Stratégie d'échantillonnage en écologie. Masson, Paris, 494 p.
- [171]
- [172] **Fuhlendorf S. D., D. D. Briske & F. E. Smeins (2001)**. Herbaceous vegetation change in variable rangeland environments: The relative contribution of grazing and climatic variability. *Applied Vegetation Science*, **4**: 177-188.

- [173] **Funes G., S. Basconcelo, S. Díaz & M. Cabido (1999)**. Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Science Research*, **9**: 341-345.
- [174] **Gachet S., E. Véla & T. Tatoni (2002)**. BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Journal of Nature Conservation*, **in press**:
- [175] **Gaiffe M. & S. Bruckert (1990)**. Le sol, milieu nourricier : origine, fonctionnement, qualité, application aux écosystèmes forestiers comtois. Comparaison des relations sol-végétaux en forêt de la Joux et en forêt de Chaux. In: (Eds.), *Journée scientifique et techniques sur l'arbre, la forêt et le bois*, Besançon. 9.
- [176] **Gams H. (1932)**. Die klimatische Begrenzung von Pflanzenarealen und die Verteilung der hygryschon Kontinentalität. *Z. Ges. Erdk.*, 56-68.
- [177] **Gange A. C. & V. K. Brown (2002)**. Soil food web components affect plant community structure during early succession. *Ecological Research*, **17**: 217-227.
- [178] **Gaston K. J. (1994)**. Rarety. Chapman & Hall, New-York, p.
- [179] **Gaultier C. (1989)**. Relations entre les pelouses eurosibériennes et groupements méditerranéens. Etude régionale (Diois) et synthèse sur le pourtour méditerranéen nord-occidental. Thèse de Doctorat, Orsay, Paris VI, Paris, 230 p.
- [180] **Gégout J.-C. (2001)**. Création d'une base de données phytoécologiques pour déterminer l'autécologie des espèces de la Flore Forestière de France. *Revue Forestière Française*, **53**: 397-403.
- [181] **Gégout J. C. & B. Jabiol (2001)**. Analyses de sols en forêt : les choix du phytoécologue dans le cadre des typologies de stations ou des études scientifiques. *Revue Forestière Française*, **53**: 568-580.
- [182] **Gidon M. & G. Monjuvent (1969)**. Essai de coordination des formations quaternaires de la moyenne Durance et du Haut-Drac (Hautes-Alpes). *Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire*, **2**: 145-161.
- [183] **Gimaret-Carpentier C., R. Pélissier, J. P. Pascal & F. Houllier (1998)**. Sampling strategies for assessment of tree species diversity. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 161-172.
- [184] **Gimbert S. (2001)**. Les forêts de la haute-vallée du Petit Buëch aux 16<sup>e</sup>, 17<sup>e</sup> et 18<sup>e</sup> siècles. Mise en perspectives de la question forestière sous l'ancien régime. ONF, Gap, Rapport intermédiaire GIP ECOFOR "Biodiversité et Gestion forestière", 87 p.
- [185] **Giovannini G., R. Vallejo, S. Lucchesi, S. Bautista, S. Ciompi & J. Llovet (2001)**. Effects of land use and eventual fire on soil erodibility in dry Mediterranean conditions. *Forest Ecology & Management*, **147**: 15-23.
- [186] **Girel J. & O. Manneville (1998)**. Present species richness of plant communities in alpine stream corridors in relation to historical river management. *Biological Conservation*, **85**: 21-33.
- [187] **Godron M. & J. Poissonet (1965)**. Quatre thèmes complémentaires pour la cartographie de la végétation et du milieu. *Bulletin de la Société Languedocienne de Géographie*, **6**: 329-356.
- [188] **Goedickemeier I., O. Wildi & F. Kienast (1997)**. Sampling vegetation survey: some properties of a GIS-based stratification compared to other statistical sampling methods. *Coenoses*, **12**: 43-50.
- [189] **Götz A., U. Tödter, M. Gleich, M. Revaz & M. F. Broggi (2002)**. 2e Rapport sur l'état des Alpes. Données, faits, problèmes, esquisses de solutions. Schaan, Leichtenstein, 440 p.
- [190] **Gough L., J. B. Grace & K. L. Taylor (1994)**. The relationship between species richness and community biomass : the importance of environmental variables. *Oikos*, **70**: 271-279.
- [191] **Grace J. B. (1999)**. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **2**: 1-28.
- [192] **Grace J. B. (2001)**. The roles of community biomass and species pools in the regulation of plant diversity. *Oikos*, **92**: 193-207.
- [193] **Grandin U. (1998)**. Long-term studies of succession. Colonisation and seed banks. Ph D Thesis, Biology, University of Uppsala, Uppsala, Sweden, 180 p.
- [194] **Grime J. P. (1973)**. Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, **1**: 151-167.
- [195] **Grime J. P. (1979)**. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, New York, 222 p.
- [196] **Grime J. P. & S. H. Hillier (2000)**. The contribution of seedling regeneration to the structure and dynamics of plant communities, ecosystems and larger units of the landscape. In: Fenner, M. (Eds.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp.361-374. CAB International, New York, USA.
- [197] **Grime J. P., J. G. Hodgson & R. Hunt (1988)**. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. Unwin Hyman, London, 742 p.
- [198] **Gronewold A. & M. Sonnenshein (1998)**. Event-based modelling of ecological systems with asynchronous cellular automata. *Ecological Modelling*, **108**: 37-52.
- [199] **Groombridge B. & M. D. Jenkins (2002)**. World Atlas of Biodiversity. Earth's Living Resources in the 21st Century. California, ???, 352 p.
- [200] **Gross K. L., M. R. Willig, L. Gough, R. Inouye & S. B. Cox (2000)**. Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos*, **89**: 417-427.

- [201] **Grossi J. L. (1995)**. Caractérisation écologique et statut dynamique des écosystèmes post-cultureux dans différentes situations bioclimatiques - interets des descripteurs liés à l'humus. Thèse de doctorat, Biologie, Université Joseph Fourier, I, Grenoble, 173 p.
- [202] **Grubb P. J. (1977)**. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, **52**: 107-145.
- [203] **Grytnes J. A. (2000)**. Fine-scale vascular plant species richness in different alpine vegetation types: relationship with biomass and cover. *Journal of Vegetation Science*, **11**: 87-92.
- [204] **Guisan A. (1997)**. Distributions de taxons végétaux dans un environnement alpin: application de modélisations statistiques dans un système d'information géographique. Thèse de doctorat, Université de Genève, Suisse, p.
- [205] **Guisan A. (2001)**. Semi-quantitative models for predicting the spatial distribution of plant species. In: Scott, J. M., Heglund, P. J., Samson, F., Haufler, J., Morrison, M., Raphael, M. & Wall, B. (Eds.), *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*, Island Press, Covelo, California.
- [206] **Guisan A., J. P. Theurillat & F. Kienast (1998)**. Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 65-74.
- [207] **Guisan A. & N. E. Zimmermann (2000)**. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**: 147-186.
- [208] **Guo Q. & W. L. Berry (1998)**. Species richness and biomass: Dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology*, **79**: 2555-2559.
- [209] **Guo Q. & P. W. Rundel (1997)**. Measuring dominance and diversity in ecological communities : choosing the right variables. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 405-408.
- [210] **Hanlon T. J., C. E. Williams & W. J. Moriarity (1998)**. Species composition of soil seed banks of Allegheny Plateau riparian forests. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **125**: 199-215.
- [211] **Hanski I. K. (1991)**. Metapopulations dynamics: empirical and theoretical investigations. In: (Eds.), *Biol. J. Linn. Soc.*, Academic Press, London. **42**:
- [212] **Harmon M. E., J. F. Franklin, F. J. Swanson, P. Sollins, S. V. Gregory, J. D. Lattin, N. H. Anderson, S. P. Cline, N. G. Aumen, J. R. Sedell, G. W. Lienkaemper, K. Cromack & K. W. Cummins (1986)**. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, **15**: 133-302.
- [213] **Harper J. L. (1977)**. The population biology of plants. Academic Press, London, p.
- [214] **Harper J. L. & D. L. Hawksworth (1995)**. Preface. In: Hawksworth, D. L. (Eds.), *Biodiversity. Measurement and Estimation*, London. *Chapman & Hall*, 1-12.
- [215] **Harrell F. E. (2000)**. Ordinal Logistic Regression. In: Harrell, F. E. (Eds.), *Regression modeling strategies*, pp.331-373. Springer-Verlag, Berlin.
- [216] **Hastie T. J. & D. Pregibon (1993)**. Generalized Linear Models. In: Chambers, J. M. & Hastie, T. J. (Eds.), *Statistical models in S*, pp.195-247. *Chapman & Hall*, London.
- [217] **Hector A., A. J. Beale, A. Minns, S. J. Otway & J. H. Lawton (2000)**. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos*, **90**: 357-371.
- [218] **Hector A., B. Schmid, M. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Höberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. D. Schulze, A.-S. D. Siamantziouras, E. M. Sephn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi & J. H. Lawton (1999)**. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**: 1123-1127.
- [219] **Heikkinen R. K. (1996)**. Predicting patterns of vascular plant species richness with composite variables : a meso-scale study in Finnish Lapland. *Vegetatio*, **126**: 151-165.
- [220] **Heikkinen R. K. & S. Neuvonen (1997)**. Species richness of vascular plants in the subarctic landscape of northern Finland- Modelling relationships to the environment. *Biodiversity and Conservation*, **6**: 1181-1201.
- [221] **Herben T. (2000)**. Correlation between richness per unit area and species pool can not be used to demonstrate the species pool effect. *Journal of Vegetation Science*, **11**: 123-126.
- [222] **Hermy M. (1994)**. Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. In: Boyle, T. J. B. & Boyle, C. E. B. (Eds.), *Biodiversity, Temperate ecosystem, and Global Change*, **120**, pp.123-144. Springer-Verlag, Berlin.
- [223] **Higgins S. I. & M. L. Cain (2002)**. Spatially realistic plant metapopulation models and the colonization-competition trade-off. *Journal of Ecology*, **90**: 616-626.
- [224] **Hilhorst H. W. M. & C. M. Karssen (2000)**. Effect of chemical environment on seed germination. In: Fenner, M. (Eds.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp.293-310. CAB International, New York, USA.
- [225] **Hill M. O. (1991)**. Patterns of species distribution in Britain elucidated by canonical correspondence analysis. *Journal of Biogeography*, **18**: 247-255.

- [226] **Hodgson J. G., K. Thompson & A. Bogaard (1998)**. Does biodiversity determine ecosystem function? The Ecotron experiment reconsidered. *Functional ecology*, **12**: 843.
- [227] **Holling C. S. (1992)**. Cross-scale morphology, geometry and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs*, **62**: 447-502.
- [228] **Holling C. S. (2001)**. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems*, **4**: 390-405.
- [229] **Hooper D. U. & P. M. Vitousek (1997)**. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1302-1305.
- [230] **Hooper D. U. & P. M. Vitousek (1998)**. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, **68**: 121-149.
- [231] **Hubert D. & M. Grandjanny (1989)**. Pour une gestion écologique des pelouses pâturées caussenardes. *Annales du Parc National des Cévennes*, **4**: 191-229.
- [232] **Huhta A. P. & P. Rautio (1998)**. Evaluating the impacts of mowing: a case study comparing managed and abandoned meadow patches. *Annales Botanici Fennici*, **35**: 85-99.
- [233] **Huisman J. & F. J. Weissing (2001)**. Fundamental unpredictability in multispecies competition. *American Naturalist*, **157**: 488-494.
- [234] **Hunter M. J. (2000)**. Maintaining biodiversity in forest ecosystem. In: Hunter, M. J. (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge. 698.
- [235] **Huntley B., P. M. Berry, W. Cramer & A. P. McDonald (1995)**. Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography*, **22**: 967-1001.
- [236] **Hurst A. & E. John (1999)**. The biotic and abiotic changes associated with *Brachypodium pinnatum* dominance in chalk grassland in south-east England. *Biological Conservation*, **88**: 75-84.
- [237] **Huston M. (1979)**. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, **113**: 81-101.
- [238] **Huston M. A., L. W. Aarssen, M. P. Austin, B. S. Cade, J. D. Fridley, E. Garnier, J. P. Grime, J. Hodgson, W. K. Lauenroth, K. Thompson, J. H. Vandermeer & D. A. Wardle (2000)**. No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, **289**: 1255-1256.
- [239] **Huston M. A. & D. L. De Angelis (1994)**. Competition and coexistence : the effects of resource transport and supply rates. *The American Naturalist*, **144**: 954-977.
- [240] **IFEN (2002)**. L'Environnement en France - Edition 2002. Ifen/La Découverte, Paris, 606 p.
- [241] **Iverson L. R. & A. M. Prasad (2001)**. Potential changes in tree species richness and forest community types following climate change. *Ecosystems*, **4**: 186-199.
- [242] **Jabiou B., A. Brêthes, J.-F. Ponge, F. Toutain & J. J. Brun (1995)**. L'humus sous toutes ses formes. Engref, Nancy, 63 p.
- [243] **Jankowska-Blaszczuk M. & P. J. Grubb (1997)**. Soil seed banks in primary and secondary deciduous forest in Białowieża, Poland. *Seed Science Research*, **7**: 281-292.
- [244] **Jollivet M. (1992)**. Sciences de la nature, sciences de la société. Les passeurs de frontières. CNRS, Paris, 589 p.
- [245] **Josselin D., B. Orsier & C. Janin (1995)**. La modélisation de la déprise agricole en zone de montagne : approche inductive, déductive ou hybride? *Revue de Géomatique*, **5**: 329-344.
- [246] **Jouglet J. P. (1999)**. Les végétations des alpages des Alpes françaises du Sud : Guide technique pour la reconnaissance et la gestion des milieux pâturés d'altitude. BIALEC, Paris, 205 p.
- [247] **Jouglet J. P., A. Bornard & M. Dubost (1992)**. Eléments de pastoralisme montagnard. C.E.M.A.G.R.E.F., Grenoble, 165 p.
- [248] **Kerguelen M. & H. Brisse (1994)**. Index synonymique de la flore de France. Museum National d'Histoire Naturel, Secrétariat de la faune et de la flore, Paris, 345 p.
- [249] **Kienast F., O. Wildi & B. Brzeziecki (1998)**. Potential impacts of climate change on species richness in mountain forests - An ecological risk assessment. *Biological Conservation*, **83**: :291-305.
- [250] **Kimmins J. P. (1996)**. Importance of soil and role of ecosystem disturbance for sustained productivity of cool temperate and boreal forests. *Soil Science Society of American Journal*, **60**: 1643-1654.
- [251] **Kitajima K. & M. Fenner (2000)**. Ecology of seedling regeneration. In: Fenner, M. (Eds.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp.311-360. CAB International, New York, USA.
- [252] **Kitazawa T. & M. Ohsawa (2002)**. Patterns of species diversity in rural herbaceous communities under different management regimes, Chiba, central Japan. *Biological Conservation*, **104**: 239-249.
- [253] **Klemm de C. (1995)**. Aperçu sur les mesures réglementaires de conservation de la flore en Méditerranée. In: Quezel, P. (Eds.), *Connaissance et conservation de la flore des îles de la Méditerranée*, Ecologia mediterranea, Marseille. **XXI**: 313-323.
- [254] **Koerner W. (1999)**. Impacts des anciennes utilisations agricoles sur la fertilité du milieu forestier actuel. Thèse de Doctorat, Géographie, Université Paris VII, Paris, 236 p.

- [255] Körner C. (1993). Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. *In*: Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function*, Springer-Verlag, Heidelberg. *Ecological studies*, **99**: 117-137.
- [256] Kraemer H. C. (1988). Assessment of 2 x 2 associations: generalization of signal-detection methodology. *American Statistical Association*, **42**: 37-49.
- [257] Krahulec F., H. Skalova, T. Herben, V. Hadincova, R. Wildova & S. Pechackova (2001). Vegetation changes following sheep grazing in abandoned mountain meadows. *Applied Vegetation Science*, **4**: 97-102.
- [258] Kruess A. & T. Tschardt (2002). Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation*, **106**: 293-302.
- [259] Kuhnholz-Lordat G. (1958). L'écran vert. p.
- [260] Lamoignon A. (2000). Reconstitution historique et analyse de la gestion forestière du bassin versant de Rabou-Chaudun aux 19ème et 20ème siècles (Hautes-Alpes). INA-PG, Paris, Mémoire INA-PG, 74 p.
- [261] Lamotte M. (1985). Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire. Paris, 160 p.
- [262] Lande R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, **76**: 5-13.
- [263] Landolt E. (1977). Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. ETH, Zürich, 208 p.
- [264] Larrère C. & R. Larrère (1997). Du bon usage de la nature. Pour une philosophie de l'environnement. Aubier, Paris, 355 p.
- [265] Lauver C. (1997). Mapping species diversity patterns in the Kansas shortgrass region by integrating remote sensing and vegetation analysis. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 387-394.
- [266] Lavergne S. (2003). Les espèces végétales rares ont-elles des caractéristiques écologiques et biologiques qui leur sont propres ? Applications à la conservation de la flore en Languedoc-Roussillon. Thèse de doctorat, Biologie des Populations et Ecologie, ENSAM, Montpellier, 117 p.
- [267] Lavorel S. & P. Chesson (1995). How species with different regeneration niches coexist in patchy habitats with local disturbances. *Oikos*, **74**: 103-114.
- [268] Lavorel S. & E. Garnier (2002). Using plant traits to simultaneously predict the effects of environmental changes on plant community composition and ecosystem functioning. *unpublished*.
- [269] Lavorel S. & J. D. Lebreton (1992). Evidence for lottery recruitment in Mediterranean old fields. *Journal of Vegetation Science*, **3**: 91-100.
- [270] Lavorel S., J. D. Lebreton, M. Debussche & J. Lepart (1991). Nested spatial patterns in seed bank and vegetation of Mediterranean old-fields. *Journal of Vegetation Science*, **2**: 367-376.
- [271] Lavorel S., S. McIntyre, J. Landsberg & T. D. A. Forbes (1997). Plant functional classifications - from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**: 474-478.
- [272] Lavorel S., B. Touzard, J. D. Lebreton & B. Clement (1998). Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Journal of Ecology*, **3**: 227-240.
- [273] Lawton J. H. & V. K. Brown (1993). Redundancy in ecosystems. *In*: Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function*, Springer-Verlag, Heidelberg. *Ecological studies*, **99**: 255-270.
- [274] Le Tacon F., M. A. Selosse & F. Gosselin (2000). Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. *Revue Forestière Française*, **6**: 477-496.
- [275] Leck M., V. Parker & R. Simpson (1989). Ecology of Soil Seed Banks. Academic Press, London, p.
- [276] Leckie S., M. Vellend, G. Bell, J. Waterway & M. J. Lechowicz (2000). The seed bank in an old-growth, temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Botany*, **78**: 181-192.
- [277] Lees B. G. & K. Ritman (1991). Decision-tree and rule-induction approach to integration of remotely sensed and GIS data in mapping vegetation or hilly environments. *Environmental Management*, **15**: 823-831.
- [278] Legendre L. & P. Legendre (1984). Diversité spécifique : mesures synthétiques. *In*: Masson (Eds.), *Ecologie numérique, traitement multiple des données écologiques.*, **1**, pp.187-204.
- [279] Lehmann A., J. R. Leathwick & J. M. Overton (2002a). Assessing New Zealand fern diversity from spatial predictions of species assemblages. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 2217-2238.
- [280] Lehmann A., J. M. Overton & M. P. Austin (2002b). Regression models for spatial prediction: their role for biodiversity and conservation. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 2085-2092.
- [281] Leishman M. R., I. J. Wright, A. T. Moles & M. Westoby (2000). The evolutionary ecology of seed size. *In*: Fenner, M. (Eds.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp.31-58. CAB International, New York, USA.
- [282] Leiva M. J., F. S. Chapin & R. F. Ales (1997). Differences in species composition and diversity among mediterranean grasslands with different history - The case of California and Spain. *Ecography*, **20**: 97-106.
- [283] Lenihan J. M. (1993). Ecological response surfaces for North American tree species and their use in forest classification. *Journal of Vegetation Science*, **4**: 667-680.
- [284] Lenoble F. & C. Broyer (1945). Sur la distribution du *Buxus sempervirens* L. en France. *Bulletin Société Botanique Française*, **92**: 118-131.

- [285] **Lepart J. (1997)**. La crise environnementale et les théories de l'équilibre en écologie. *In*: Larrère, C. & Larrère, R. (Eds.), *La crise environnementale*, **80**, pp.131-144. INRA, Paris.
- [286] **Lepart J. & J. Escarre (1983)**. La succession végétale, mécanisme et modèles : analyse bibliographique. *Bulletin d'Ecologie*, **14**: 133-178.
- [287] **LeSouef J. Y. (1997)**. Les plantes menacées de France. *In*: LeSouef, J. Y. (Eds.), *Les plantes menacées de France*, vol. 19, pp.616. Bulletin Société Botanique Centre Ouest, Brest.
- [288] **Lévêque C. (2000)**. Les Zones Ateliers, des dispositifs pour la recherche sur l'environnement et les anthroposystèmes. *Natures Sciences Sociétés*, **8**: 44-52.
- [289] **Lévêque C. & J.-C. Mounolou (2001)**. Biodiversité. Dynamique biologique et conservation. Dunod, Paris, 248 p.
- [290] **Levins S. A. (1992)**. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**: 1943-1967.
- [291] **Lichter J. (1998)**. Primary succession and forest development on coastal Lake Michigan sand dunes. *Ecological Monographs*, **68**: 487-510.
- [292] **Liu Q. (1995)**. A model for species diversity monitoring at community level and its application. *Environmental Monitoring and Assessment*, **34**: 271-287.
- [293] **Livingston R. B. & M. L. Allesio (1968)**. Buried viable seed in successional field and forest stands, Harvard Forest, Massachusetts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **95**: 58-69.
- [294] **Lomnicki A. (1992)**. Population ecology from the individual perspective. *In*: DeAngelis, D. L. & Gross, L. J. (Eds.), *Individual-based models and approaches in ecology*, Chapman & Hall, New-York. 3-17.
- [295] **Lopez-Saez J. A., M. Dubar & S. Nicol-Pichard (2001)**. Le contexte naturel de la période atlantique (7.800-5.000 BP) en Provence orientale (France) et le début de l'agriculture : essai d'interprétation. *In*: Blanco, F. & Fernandez Gonzalez, M. A. (Eds.), *Palinologia : diversidad y aplicaciones*, pp.179-188.
- [296] **Lunt I. (1997)**. Germinable soil seed banks of anthropogenic native grasslands and grassy forest remnants in temperate south-eastern Australia. *Plant Ecology*, **131**: 21-34.
- [297] **Lyons K. G. & M. W. Schwartz (2001)**. Rare species loss alters ecosystem function - invasion resistance. *Ecology Letters*, **4**: 358-365.
- [298] **Mac Arthur R. H. & E. O. Wilson (1963)**. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, **17**: 373-387.
- [299] **Mallen M. (2000)**. La vie pastorale à Chaudun au XIX<sup>ème</sup> siècle. C.E.M.A.G.R.E.F., ONF, Grenoble, Rapport GIP ECOFOR "Biodiversité et gestion forestière", 43 p.
- [300] **Malyshev L., P. L. Nimis & G. Bolognini (1994)**. Essays on the modelling of spatial floristic diversity in Europe: British Isles, West Germany and eastern Europe. *Flora*, **189**: 79-88.
- [301] **Manel S., J. M. Dias & S. J. Ormerod (1999)**. Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: a case study with a Himalayan river bird. *Ecological Modelling*, **120**: 337-347.
- [302] **Manel S., H. C. Williams & S. J. Ormerod (2001)**. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, **38**: 921-931.
- [303] **Marage D. (1999)**. Evaluation et dynamique de la diversité du tapis herbacé. Sylvigénèse *versus* sylviculture. Exemple des hêtraies-sapinières du bassin versant de Gap-Chaudun (Hautes-Alpes). Université Claude Bernard, Lyon I, Lyon, Rapport technique, DEA Analyse et Modélisation des systèmes biologiques, 31 p.
- [304] **Marage D. (2000)**. Structure et fonctionnement du peuplement ligneux dans le *Trochiscantho-Abietetum*. Essai de caractérisation des phases sylvigénétiques et sylviculturales. Application dans le bassin versant de Gap-Chaudun (05). ENGREF, Nancy, Rapport final, Convention ONF/ENGREF, 19 p.
- [305] **MathSoft (1999)**. S-Plus 2000, Guide to Statistics. MathSoft, Inc., Washington, 638 p.
- [306] **Matsinos Y. G. & A. Y. Troumbis (2002)**. Modeling competition, dispersal and effects of disturbance in the dynamics of a grassland community using a cellular automaton model. *Ecological Modelling*, **149**: 71-83.
- [307] **Mauchamp A., S. Rambal & J. Lepart (1994)**. Simulating the dynamics of a vegetation mosaic : a spatialized functional model. *Ecological Modelling*, **71**: 107-130.
- [308] **May R. M. (1975)**. Patterns of species, abundance and diversity. *In*: Cody, M. L. & Diamond, J. M. (Eds.), *Ecology and evolution of communities*, pp.81-119. Harvard University Press, London.
- [309] **Mazerolle M. J. & M. A. Villard (1999)**. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance : a review. *Ecoscience*, **6**: 117-124.
- [310] **Mc Cook L. J. (1994)**. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio*, **110**: 115-147.
- [311] **McCullagh P. & J. A. Nelder (1989)**. Generalized linear models. Chapman & Hall, London, 511 p.
- [312] **McGraw J. B., M. C. Vavrek & C. C. Bennington (1991)**. Ecological genetic variation in seed banks. I. Establishment of a time transect. *Journal of Ecology*, **79**: 617-625.
- [313] **McNaughton S. J. (1993)**. Biodiversity and function of grazing ecosystems. *In*: Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function*, Springer-Verlag, Heidelberg. *Ecological studies*, **99**: 361-384.



- [314] **Meier A. J., S. P. Bratton & D. C. Duffy (1995)**. Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. *Ecological Applications*, **5**: 935-946.
- [315] **Meissner R. A. & J. M. Facelli (1999)**. Effects of sheep exclusion on the soil seed bank and annual vegetation in chenopod shrublands of South Australia. *Journal of Arid Environments*, **42**: 117-128.
- [316] **Merle H. (1999)**. Etude de la structure et de la dynamique des forêts du Bassin de Gap-Chaudun. CEMAGREF-ENGREF, Nancy, Mémoire FIF-ENGREF, 90 p.
- [317] **Michalet R. (1991)**. Nouvelle synthèse bioclimatique des milieux méditerranéens. Application au Maroc septentrional. *Revue Ecologie Alpine*, **1**: 45-60.
- [318] **Miller R. I. (1986)**. Predicting rare plant distribution patterns in the southern Appalachians of the south-eastern U.S.A. *Journal of Biogeography*, **13**: 293-311.
- [319] **Monserud R. A. & R. Leemans (1992)**. Comparing global vegetation maps with the kappa statistic. *Ecological Modelling*, **62**: 275-293.
- [320] **Montegut J. (1971)**. Atlas des semences des mauvaises herbes. ENSH, Versailles, 45 p.
- [321] **Mooney H. A., J. Cushman, E. Medina, E. O. Sala & E.-D. Schulze (1996)**. Functional roles of biodiversity: a global perspective. In: Mooney, H. A., Cushman, J., Medina, E., Sala, E. O. & Schulze, E.-D. (Eds.), *Functional roles of biodiversity: a global perspective*, SCOPE, Wiley & Sons, Chichester. **55**: 493.
- [322] **Mooney H. A. & M. Godron (1983)**. Disturbance and ecosystems. Components of response. In: Mooney, H. A. & Godron, M. (Eds.), *Ecological Studies*, Springer-Verlag, Berlin. **44**: 292.
- [323] **Mortier F. (1990)**. Sylvigénèse et structures spatiales en forêts tempérées. Synthèse bibliographique et étude de cas: forêt primaire naturelle de plaine, forêt secondaire non exploitée de montagne. Université Henri Poincaré, Nancy, D.E.A. Biologie végétale et forestière, 99 p.
- [324] **Morton R. D. & R. Law (1997)**. Regional species pools and the assembly of local ecological communities. *Journal of Theoretical Biology*, **187**: 321-331.
- [325] **Motzkin G., P. Wilson, D. Foster & A. Allen (1999)**. Vegetation patterns in heterogeneous landscapes : the importance of history and environment. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 903-920.
- [326] **Mouillot F., S. Rambal & S. Lavorel (2001)**. A generic process-based Simulator for mediterranean landscapes (SIERRA): design and validation exercises. *Forest Ecology and Management*, **147**: 75-97.
- [327] **Mouquet N., J. L. Moore & M. Loreau (2002)**. Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters*, **5**: 56-65.
- [328] **Muraz J., S. Durrieu, S. Labbé, V. Andréassian & M. Tangara (1999)**. Comment valoriser les photos aériennes dans les SIG? *Ingénieries- EAT*, **20**: 39-58.
- [329] **Murdoch A. J. & R. H. Ellis (2000)**. Dormancy, viability and longevity. In: Fenner, M. (Eds.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp.183-214. CAB International, New York, USA.
- [330] **Naeem S., L. Thompson, S. Lawler, J. Lawton & R. Woodfin (1994)**. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**: 734-737.
- [331] **Nai-Bregaglio M., E. Pucheta & M. Cabido (2002)**. Grazing effects on the floristic and structural diversity in mountain grasslands from central Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, **75**: 613-623.
- [332] **Newman E. I. (1973)**. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, **244**: 310-311.
- [333] **Nicholls A. O. (1989)**. How to make biological models go further with Generalized Linear Models. *Biological Conservation*, **50**: 51-75.
- [334] **Nicholson S. A. & C. D. Monk (1974)**. Plant species diversity in old field succession on the Georgia Piedmont. *Ecology*, **55**: 1075-1085.
- [335] **Nilsen L., T. Brossard & D. Joly (1998)**. Mapping plant communities in a local arctic landscape applying scanned aerial photo and digital elevation model in a geographical information system. *International Journal of Remote Sensing*, **20**: 463-480.
- [336] **Norden B. & T. Appelqvist (2001)**. Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, **10**: 779-791.
- [337] **Nougarède O. (1994)**. L'équilibre agrosylvopastoral, premier essai de réconciliation entre l'agriculture et la forêt. *Revue Forestière Française*, **46**: 165-178.
- [338] **Novakova J. (1997)**. Agricultural impact on nonlinear vegetation formations: species richness-stand trophy relations. *Ekologia*, **16**: 233-241.
- [339] **Oba G., O. R. Vetaas & N. C. Stenseth (2001)**. Relationships between biomass and plant species richness in arid-zone grazing lands. *Journal of Applied Ecology*, **38**: 836-845.
- [340] **Oberlinkels M., G. Cadel, G. Pautou & B. Lachet (1990)**. Zonation biogéographique des Alpes dauphinoises à partir de l'étude comparative des sapinières à *Abies alba* et des pessières à *Picea abies*. *Annales Sciences Forestières*, **47**: 461-481.
- [341] **O'Brien E. M., R. Field & R. J. Whittaker (2000)**. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: Water-energy dynamics, residual variation and topography. *Oikos*, **89**: 588-600.
- [342] **O'Brien E. M., R. J. Whittaker & R. Field (1998)**. Climate and woody plant diversity in southern Africa: relationships at species, genus and family levels. *Ecography*, **21**: 495-509.

- [343] **Odum E. P., J. T. Finn & E. H. Franz (1979)**. Perturbation theory and the subsidy-stress gradient. *BioScience*, **29**: 349-352.
- [344] **Oksanen J. (1996)**. Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *The journal of ecology*, vol. **84**,: pp. 293.
- [345] **Olivier L., J.-P. Galland & M. H. (1995)**. Livre rouge de la flore menacée de France. Tome I: espèces prioritaires. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 486 p.
- [346] **ONF/CERPAM (2000)**. Etude du document d'objectifs du site Natura 2000 PR 15 "Dévoluy-Durbon-Charance-Champsaur". DIREN PACA, Gap, p.
- [347] **Orians G. H. (1993)**. Endangered at what level? *Ecological Applications*, **3**: 206-208.
- [348] **Ortega M., C. Levassor & B. Peco (1997)**. Seasonal dynamics of Mediterranean pasture seed banks along environmental gradients. *Journal of Biogeography*, **24**: 177-195.
- [349] **Ost F. (1995)**. La Nature hors la loi. La découverte, Paris, 346 p.
- [350] **Ostendorf B. & J. F. Reynolds (1993)**. Relationship between a terrain-based hydrologic model and patch-scale vegetation patterns in an arctic tundra landscape. *Landscape Ecology*, **8**: 229-237.
- [351] **Overton J. M., L. Stephen, J. R. Leathwick & A. Lehmann (2002)**. Information pyramids for informed biodiversity conservation. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 2093-2116.
- [352] **Ozenda P. (1985)**. La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. Masson, Paris, 330 p.
- [353] **Pachepsky E., J. W. Crawford, J. L. Bown & G. Squire (2001)**. Towards a general theory of biodiversity. *Nature*, **410**: 923-926.
- [354] **Palmer M. (1994)**. Variation in species richness : toward a unification of hypotheses. *Folia Geobot. Phytotax.*, **29**: 511-530.
- [355] **Pariente D. (1994)**. Modélisation orientée objet et manipulation de champs spatiaux continus. *Revue internationale de Géomatique*, **4**: 353-367.
- [356] **Pavoine S. (2002)**. L'analyse moléculaire de variance pour décrire la biodiversité. Université Claude Bernard LYON 1, Lyon, 30 p.
- [357] **Pearce J. & S. Ferrier (2000)**. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, **133**: 225-245.
- [358] **Pech P., L. Simon & M. Tabeaud (1995)**. Définition conceptuelle d'une montagne en milieu méditerranéen : l'exemple de la montagne de Lure. *Montagnes Méditerranéenne*, **2**: 53-58.
- [359] **Pélissier R., P. Couteron, S. Dray & D. Sabatier (2003)**. Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology*, **84**: 242-251.
- [360] **Pereira J. M. C. & R. M. Itami (1991)**. GIS-based habitat modelling using logistic multiple regression: A study of the Mt. Graham Red Squirrel. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, **57**: 1475-1486.
- [361] **Perevolotsky A. & N. a. G. Seligman (1998)**. Role of Grazing in Mediterranean Rangeland Ecosystems. *BioScience*, **48**: 1007-1017.
- [362] **Peterken G. F. (1996)**. Natural woodland, Ecology and conservation in Northern temperate regions. Cambridge University Press, Cambridge, 522 p.
- [363] **Peterken G. F. & M. Game (1984)**. Historical factors affecting the number and the distribution of vascular plant species in the woodland of central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, **72**: 155-182.
- [364] **Peters D. P. C. (2002)**. Plant species dominance at a grassland-shrubland ecotone: an individual-based gap dynamics model of herbaceous and woody species. *Ecological Modelling*, **152**: 5-32.
- [365] **Petetin A. (1994)**. Relations climat-sol-végétation dans le Trieves-Beaumont, zone de transition des Alpes occidentales. Applications: Typologie forestière et productivité du sapin. Thèse de doctorat, Biologie, Université Joseph Fourier I, Grenoble, 135 p.
- [366] **Petit C. C. & E. F. Lambin (2002)**. Impact of data integration technique on historical land-use/land-cover change: Comparing historical maps with remote sensing data in the Belgian Ardennes. *Landscape Ecology*, **17**: 117-132.
- [367] **Pickett S. T. A., S. L. Collins & J. J. Armesto (1987)**. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, **69**: 109-114.
- [368] **Pickett S. T. A., J. Kolosa, J. J. Armesto & L. Collins (1989)**. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, **54**: 129-136.
- [369] **Pigeon V. (1990)**. Catalogue des stations forestières des Pays du Buech. p.
- [370] **Pignatti S. (1982)**. Flora d'Italia. Edagricole, Bologna, 2302 p.
- [371] **Pimm S. (1984)**. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, **307**: 321-326.
- [372] **Powledge F. (2002)**. A Look Back at the International Biodiversity Observation Year. *BioScience*, **52**: 1070-1079.
- [373] **Prevosto B. (1999)**. Analyse fonctionnelle des boisements spontanés et modélisation de leur développement. Application aux peuplements de *Betula pendula* (roth.) et *Pinus sylvestris* (L.) en moyenne

- montagne volcanique (la chaîne du Puys, Massif central). Thèse de doctorat, Université Joseph Fourier, Grenoble, 198 p.
- [374] **Prigogine I. & I. Stengers (1979)**. La nouvelle alliance. Métamorphose de la science. Gallimard, Paris, 302 p.
- [375] **Quezel P. (1995)**. La flore du bassin méditerranéen : origine, mise en place, endémisme. In: Quezel, P. (Eds.), *Connaissance et conservation de la flore des îles de la Méditerranée*, Ecologia mediterranea, Marseille. **XXI**: 19-39.
- [376] **Rabinowitz D., S. Cairns & T. Dillon (1986)**. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: Soulé, M. E. (Eds.), *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*, pp.182-204. Sinauer, Sunderland, USA.
- [377] **Rameau J. C. (1992)**. Dynamique de la végétation à l'étage montagnard dans les Alpes du sud. Première approche des hêtraie-sapinières. Les applications possibles au niveau de la gestion. *Revue Forestière Française*, **44**: 393-413.
- [378] **Rameau J. C., M. Bissardon & L. Guibal (1997)**. CORINE Biotopes, types d'habitats français. ENGREF, Nancy, 259 p.
- [379] **Rameau J. C., J. J. Brun, C. Chauvin, P. Chondroyannis, C. Crassous, P. Delcros, G. Lempérière, D. Marage & S. Michel (2002)**. Biodiversité et gestion forestière dans le bassin versant du Petit Buëch. Rapport final GIP ECOFOR " Gestion forestière et biodiversité ". Nancy, p.
- [380] **Rameau J. C. & H. Chevallier (2001a)**. Cahiers d'habitats. Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Habitats forestiers Tome I vol2. La documentation française, Paris, 423 p.
- [381] **Rameau J. C. & H. Chevallier (2001b)**. Cahiers d'habitats. Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Habitats forestiers Tome I, vol 1. La documentation française, Paris, 339 p.
- [382] **Rameau J. C., D. Mansion & G. Dumé (1993)**. Flore forestière française. Institut pour le Développement Forestier, Dijon, 2421 p.
- [383] **Randall A. (1986)**. Human preferences, economics, and the preservation of species. In: Norton, B. (Eds.), *The preservation of species*, Princeton University Press, Princeton.
- [384] **Ranger J. & M. Bonneau (1984)**. Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols. Le cycle biologique en forêt. *Revue Forestière Française*, **36**: 93-112.
- [385] **Rao C. R. (1982)**. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, **1**: 24-43.
- [386] **Rapport D. J. (1995)**. Ecosystem health: an emerging integrative science. In: Rapport, D. J., Gaudet, C. L. & Calow, P. (Eds.), *Evaluating and monitoring the health of large-scale ecosystems*, pp.5-31. Springer-Verlag, Berlin.
- [387] **Read D. J. (1991)**. The mycorrhizal fungal community with special reference to nutrient mobilisation. In: (Eds.), pp.631-652.
- [388] **Read D. J. (1993)**. Plant-Microbe mutualisms and community structure. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function*, Springer-Verlag, Heidelberg. *Ecological studies*, **99**: 181-209.
- [389] **Read D. J. (1997)**. The roles of mycorrhizas in ecosystems. In: Smith, S. E. & Read, D. J. (Eds.), *Mycorrhizal symbiosis*, Academic Press, London, U.K. **Second edition**: 409-452.
- [390] **Reille M., V. Andrieu & J. L. Beaulieu de (1996)**. Les grands traits de l'histoire de la végétation des montagnes méditerranéennes occidentales. *Ecologie*, **27**: 153-169.
- [391] **Réparaz de A. (2000)**. Les campagnes de l'ancienne Haute-Provence vues par les géographes du passé 1880-1950. Les Alpes de Lumière, Mane, 180 p.
- [392] **Richerson P. J. & K. L. Lum (1980)**. Patterns of plant species diversity in California : relation to weather and topography. *The American Naturalist*, **116**: 504-536.
- [393] **Riser J. (1999)**. La montagne méditerranéenne : paléoenvironnements, morphogenèse, aménagements. In: Riser, J. (Eds.), *La montagne méditerranéenne : paléoenvironnements, morphogenèse, aménagements*, vol. pp.195. Univ. de Provence, Aix-en-Provence.
- [394] **Ritchie M. E. & H. Olf (1999)**. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, **400**: 557-560.
- [395] **Ritter J. & C. Allier (1984)**. Remarques sur la dynamique d'un écosystème original de l'étage alpin: le plateau de Bure (Hautes Alpes). In: (Eds.), *Ecologie et biogéographie des milieux montagnards et de haute altitude*, vol. 3-4, pp.131-136. Gabas.
- [396] **Roberts H. A. (1981)**. Seed bank in soil. In: Coaker, T. H. (Eds.), *Advances in Applied Biology*, Academic Press, London. **6**: 1-55.
- [397] **Roberts N., M. E. Meadows & J. R. Dodson (2001)**. The Holocene history of Mediterranean-type environments in the eastern hemisphere. Arnold, London, 767 p.
- [398] **Rogers W. E. & D. C. Hartnett (2001)**. Vegetation responses to different spatial patterns of soil disturbance in burned and unburned tallgrass prairie. *Plant Ecology*, **155**: 99-109.

- [399] **Roland C. (1995)**. How preserving subalpine grass-lands overgrown with mountains pine in the Vercors. *Acta Botanica Gallica.*, **142**: 793-794.
- [400] **Romao C. (1997)**. Manuel d'interprétation des habitats de l'union européenne. Version EUR 15. Commission européenne DG XI, Bruxelles, 109 p.
- [401] **Rose F. (1976)**. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands. In: Brown, D. H., Hawksworth, D. L. & Bailey, R. H. (Eds.), *Lichenology : progress and problems*, pp.279-307. Academic Press, London.
- [402] **Rose F. (1992)**. Temperate forest management: its effects on bryophyte and lichen floras and habitats. In: Bates, J. W. & Farmer, A. (Eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*, pp.211-233. Clarendon Press, Oxford.
- [403] **Rosenzweig M. L. (1995)**. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, 436 p.
- [404] **Rossi R. E., D. J. Mulla, A. G. Journel & E. H. Franz (1992)**. Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological ,spatial dependence. *Ecological Monographs*, **62**: 277-314.
- [405] **Roupinel G. (1932)**. Histoire de la campagne française. Plon, Paris, 394 p.
- [406] **Roy P. S. & S. Tomar (2000)**. Biodiversity characterization at landscape level using geospatial modelling technique. *Biological Conservation*, **95**:
- [407] **Russi L., P. S. Cocks & E. H. Roberts (1992)**. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *The Journal of applied ecology.*, **29**: 763-771.
- [408] **Safford H. D., M. Rejmanek & E. Hadac (2001)**. Species pools and the "hump-back" model of plant species diversity: an empirical analysis at a relevant spatial scale. *Oikos*, **95**: 282-290.
- [409] **Said S. (2000)**. Modélisation spatio-temporelle de la dynamique de la végétation dans l'aire naturelle du pin laricio de Corse. Thèse de doctorat, Biologie des populations et écologie, Université de Corse, Corte, 240 p.
- [410] **Said S. & J. C. Gégout (2000)**. Using the age of the oldest woody specimen for studying post-pasture successions in Corsica (Mediterranean island). *Acta Oecologica - Oecologia Generalis*, **21**: 193-201.
- [411] **Sala O. E., W. K. Lauenroth, S. J. McNaughton, G. Rusch & X. Zhang (1996)**. Biodiversity and ecosystem functioning in Grasslands. In: Mooney, H. A., Cushman, E., Medina, E., Sala, O. E. & Schulze, E. D. (Eds.), *Functional roles of biodiversity: A global perspective*, **SCOPE 55**, pp.129-149. Wiley & Sons, Chichester.
- [412] **Samuelsson J., L. Gustafsson & T. Ingelög (1994)**. Dying and dead trees : a review of their importance for biodiversity. Swedish Threatened Species Unit., Uppsala, 109 p.
- [413] **Sandoz J. C. (1993)**. Caractérisation et organisation spatiale des structures d'une hêtraie-sapinière non exploitée des Hautes-Alpes : Le Bois du Chapitre (05). Mémoire de 3ème année E.N.S.A.I.A., 30 p.
- [414] **Schaeffer R. (1966)**. La forêt, le cendrilla de l'agriculture. *Bulletin de la Société Forestière de Franche-Comté*, **33**: 126-128.
- [415] **Schaffers A. P. (2002)**. Soil, biomass, and management of semi-natural vegetation – Part II. Factors controlling species diversity. *Plant Ecology*, **158**: 247-268.
- [416] **Schulze E. D., F. A. Bazzaz, K. J. Nadelhoffer, T. Koike & S. Takatsuki (1996)**. Biodiversity and ecosystem function of temperate deciduous broad-leaved forests. In: Mooney, H. A., Cushman, E., Medina, E., Sala, O. E. & Schulze, E. D. (Eds.), *Functional roles of biodiversity: A global perspective*, Wiley & Sons, Chichester. **SCOPE 55**: 71-98.
- [417] **Sciama D. (1999)**. Dynamique de la végétation forestière dans les terrains en déprise agricole en Petite Montagne jurassienne. Thèse de Doctorat, Sciences Forestières, ENGREF, Nancy, 261 p.
- [418] **Serres M. (1992)**. Le contrat naturel. Champs Flammarion, Paris, 191 p.
- [419] **Shugart H. H. (1984)**. A theory of forests dynamics. Springer-Verlag, New-York, 278 p.
- [420] **Sklar F. H. & R. Costanza (1991)**. The development of dynamic spatial models for landscape ecology: a review and prognosis. In: Turner, M. G. & Gardner, R. H. (Eds.), *Quantitative Methods in Landscape Ecology*, Springer-Verlag, New-York. *Ecological Studies*, **82**: 239-288.
- [421] **Smith R. S., R. S. Shiel, D. Millward, P. Corkhill & R. A. Sanderson (2002)**. Soil seed banks and the effects of meadow management on vegetation change in a 10-year meadow field trial. *Journal of Applied Ecology*, **39**: 279-293.
- [422] **Soutrenon A. (1994)**. Etudes des forêts subnaturelles alpines, observations pathologiques effectuées en forêt domaniale de Gap-Chaudun (05) et en forêt de Sixt (74). Cemagref, Grenoble, 6 p.
- [423] **Steffan-Dewenter I. & T. Tscharrntke (2002)**. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands - a mini review. *Biological Conservation*, **104**: 275-284.
- [424] **Stiles E. W. (2000)**. Animals as seed dispersers. In: Fenner, M. (Eds.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp.111-124. CAB International, New York, USA.
- [425] **Swindel B. F., J. E. Smith & R. C. Abt (1991)**. Methodology for predicting species diversity in managed forests. *Forest Ecology and Management*, **40**: 75-85.
- [426] **Tabeaud M., F. Bessat, P. Pech & L. Simon (1988)**. Les variabilités séculaires des précipitations sur la montagne de Lure (Sud-est de la France). In: (Eds.), *Congrès internationale de climatologie*, vol. Tunis.

- [427] **Tansley A. G. (1935)**. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, **16**: 284-307.
- [428] **Tatoni T. (1992)**. Evolution post-pastorale des agrosystèmes de terrasses en Provence calcaire. Phytoécologie et impacts humains. Thèse de doctorat, Université Saint Jérôme I, Marseille, 157 p.
- [429] **Tatoni T. & P. Roche (1994)**. Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. *Journal of Vegetation Science*, **5**: 295-302.
- [430] **Teira A. G. & B. Peco (2003)**. Modelling oldfield species richness in a mountain area. *Plant Ecology*, **166**: 249-261.
- [431] **Templeton A. R. & D. A. Levin (1979)**. Evolutionary consequences of seed banks. *The American Naturalist*, **114**: 232-249.
- [432] **Theodose T. A. & W. D. Bowman (1997)**. Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities. *Ecology*, **78**: 1861-1872.
- [433] **Thinon (1995)**. Pré-rapport des travaux d'analyse pédoanthracologique. Etudes forêts subnaturelles alpines. Université Saint Jérôme, Marseille, 4 p.
- [434] **Thioulouse J. & D. Chessel (1992)**. A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology*, **73**: 670-680.
- [435] **Thioulouse J., D. Chessel, S. Dolédec & J. M. Olivier (1997)**. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, **7**: 75-83.
- [436] **Thompson K. (2000)**. The functional ecology of soil seed banks. In: Fenner, M. (Eds.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp.215-236. CAB International, New York, USA.
- [437] **Thompson K., J. P. Bakker & R. M. Bekker (1997)**. The soil seed banks of north west Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press, Cambridge, 276 p.
- [438] **Thompson K., J. P. Bakker, R. M. Bekker & J. G. Hodgson (1998)**. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology*, **86**: 163-169.
- [439] **Thurmann (1849)**. Essai de phytostatique appliquée à la chaîne du Jura. Berne, p.
- [440] **Tilman D. (1985)**. The resource ratio hypothesis of succession. *The American Naturalist*, **125**: 827-852.
- [441] **Tilman D. (1988)**. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, 360 p.
- [442] **Tilman D. (1990)**. Constraints and tradeoffs : toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, **58**: 3-15.
- [443] **Tilman D. (1993)**. Community diversity and succession: the roles of competition, dispersal, and habitat modification. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function*, Springer-Verlag, Heidelberg. *Ecological studies*, **99**: 327-346.
- [444] **Tilman D. (1994)**. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **7**: 2-16.
- [445] **Tilman D. (1997)**. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, **78**: 81-92.
- [446] **Tilman D. (1999)**. Diversity and production in European grassland. *Science*, **286**: 1099-1100.
- [447] **Tilman D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann (1997a)**. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1300-1302.
- [448] **Tilman D., C. L. Lehman & K. T. Thomson (1997b)**. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **94**: 1857.
- [449] **Trabaud L., J. J. Martinez Sanchez, P. Ferrandis, A. I. Gonzalezchoa & J. M. Herranz (1997)**. Above-ground vegetation and soil seed bank - The contribution to the cyclical stability of a mixed pine forest of *Pinus halepensis* and *Pinus pinaster*. *Canadian Journal of Botany*, **75**: 1012-1021.
- [450] **Turmel J.-M. (1948)**. Répartition géographique des *Eryngium*. I.-Ancien monde. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, **20**: 395-401.
- [451] **Turner S. J., R. V. O'Neill, W. Conley, M. R. Conley & H. C. Humphries (1990)**. Pattern and scale : Statistics for landscape ecology. In: Turner, M. G. & Gardner, R. H. (Eds.), *Quantitative Methods in Landscape Ecology. The analysis and interpretation of landscape heterogeneity*, New-York. Springer-Verlag, **82**: 22-51.
- [452] **Ursic K. A., N. C. Kenkel & D. W. Larson (1997)**. Revegetation dynamics of cliff faces in abandoned limestone quarries. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 289-303.
- [453] **Vabre J. & E. M. Perez-Chacon (1985)**. Friches et enfrichement de la moyenne montagne ariégeoise (Pyrénées françaises). Une dynamique socio-écologique : l'exemple du brachypode (*Brachypodium pinnatum* P. Beauv.). Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Biologie, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 321 p.
- [454] **Valadas B. (1991)**. Paysage, milieu physique et anthropisme. *Bulletin de l'association géographique française*, 45-56.
- [455] **Vallauri D. (1997)**. Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F. Arnold ssp. *nigra* dans le secteur haut-provençal. Trajectoires dynamiques, avancement du processus de restauration et diagnostic sur l'intégrité fonctionnelle des écosystèmes recréés. Thèse de Doctorat, Ecologie, Université Marseille III, Saint-Jérôme, Marseille, 300 p.

- [456] **Van der Heijden M. G. A., T. Boller, A. Wiemken & I. R. Sanders (1998a)**. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, **79**: 2082-2091.
- [457] **Van der Heijden M. G. A., J. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken & I. Sanders (1998b)**. Mycorrhizal fungal diversity determines plant diversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, **396**: 69-72.
- [458] **Van der Heijden M. G. A., A. Wiemken & I. R. Sanders (2003)**. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist*, **157**: 569-578.
- [459] **Vanpeene Bruhier S. (1998)**. Transformation des paysages et dynamiques de la biodiversité végétale. Les écotones, un concept clé pour l'étude des végétations post-culturelles. Thèse de doctorat, Sciences de l'environnement, ENGREF, Paris, 312 p.
- [460] **Varese P. (1993)**. Les types de stations forestières et la dynamique de la végétation au Bois du Chapitre (F.D. de Gap-Chaudun - 05). E.N.G.R.E.F, Nancy, Préétude Catalogue de Stations Forestières, 21 p.
- [461] **Vasquez-Yanes C. & A. Orozco-Segovia (1998)**. Physiological ecology of mediterranean seeds: Links with Ex Situ conservation of plants. In: (Eds.), Springer-Verlag, Heidelberg. *Ecological Studies*, 265-272.
- [462] **Verdin P., J.-F. Berger & J.-A. Lopez-Saez (2001)**. Contribution of phytolith analysis to the understanding of historical agrosystems in the Rhône mid-valley (southern France). In: Meunier, J. D. & Colin, F. (Eds.), *Phytoliths : applications in earth sciences and human history*,
- [463] **Vernadsky V. I. (1945)**. The biosphere and the noosphere. *American Scientist*, **33**: 1-12.
- [464] **Veyret P. (1954)**. A la recherche d'un équilibre montagnard. *Revue Forestière Française*, **12**: 725-735.
- [465] **Vidal P. (1979)**. La végétation du périmètre de Gap-Chaudun. Université Marseille III, Saint Jérôme, Marseille, p.
- [466] **Vidal P. (1982)**. Les pelouses de la Drôme. Caractéristiques floristiques. Relations avec les facteurs géopédologiques et physiographiques. Essai de zonage en vue de leur aménagement. Thèse de 3ème cycle, Biologie, Université d'Aix-Marseille, Marseille, 78 p.
- [467] **Vitousek P. M. (1990)**. Biological invasions and ecosystem processes : towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, **57**: 7-13.
- [468] **Volk G. (1998)**. RADCALC : <http://bzgserver.boku.ac.at/volk/radcalc1/index.htm>.
- [469] **Walker B., S. Carpenter, J. Anderies, N. Abel, C. G., J. M., L. Lebel, J. Norberg, D. G. Peterson & R. Pritchard (2002)**. Resilience management in social-ecological systems: a working hypothesis for a participatory approach. *Conservation Ecology*, **6**: 14.
- [470] **Walker S. H. & D. B. Ducan (1967)**. Estimation of the probability of an event as a function of several independent variables. *Biometrika*, **54**: 167-178.
- [471] **Wardle D. A. & G. M. Barker (1997)**. Competition and herbivory in establishing grassland communities: implications for plant biomass, species diversity and soil microbial activity. *Oikos*, **80**:
- [472] **Watkinson A. R. & S. J. Ormerod (2001)**. Grasslands, grazing and biodiversity: editors' introduction. *Journal of Applied Ecology*, **38**: 233-237.
- [473] **Watkinson A. R., A. E. Riding & N. R. Cowie (2001)**. A community and population perspective of the possible role of grazing in determining the ground flora of ancient woodlands. *Forestry*, **74**: 231-239.
- [474] **Weber A., N. Fohrer & D. Moller (2001)**. Long-term land use changes in a mesoscale watershed due to socio-economic factors - effects on landscape structures and functions. *Ecological Modelling*, **140**: 125-140.
- [475] **Weihner E., G. D. P. Clarke & P. A. Keddy (1998)**. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, **81**: 309-322.
- [476] **Weihner E. & P. A. Keddy (1995)**. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos*, **73**: 323-335.
- [477] **Western D. (1992)**. The biodiversity crisis : a challenge for biology. *Oikos*, **63**: 29-38.
- [478] **Westman W. E. (1981)**. Diversity relations and succession in Californian coastal sage scrub. *Ecology*, **62**: 170-184.
- [479] **White P. S. & R. I. Miller (1988)**. Topographic models of vascular plant richness in the southern Appalachian high peaks. *Journal of Ecology*, **76**: 192-199.
- [480] **Whittaker R. J., K. J. Willis & R. Field (2001)**. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**: 453-470.
- [481] **Wiens J. A. (1993)**. Ecological mechanism and landscape ecology. *Oikos*, **66**: 369-380.
- [482] **Willems J. H. (2001)**. Problems, Approaches, and Results in Restoration of Dutch Calcareous Grassland During the Last 30 Years. *Restoration Ecology*, **9**: 147-154.
- [483] **Wilson G. W. T. & D. C. Hartnett (1997)**. Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tallgrass prairie microcosms. *American Journal of Botany*, **84**: 478-482.
- [484] **Wilson S. D. & P. A. Keddy (1988)**. Species richness, survivorship, and biomass accumulation along an environmental gradient. *Oikos*, **53**: 375.
- [485] **Wilson S. D. & D. Tilman (2002)**. Quadratic variation in old-field species richness along gradients of disturbance and nitrogen. *Ecology*, **83**: 492-504.

- [486] **Wohlgemuth T. (1998)**. Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. *Biodiversity & Conservation*, **7**: 159-177.
- [487] **Woodward F. I. (1993)**. How many species are required for a functional ecosystem? In: Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function*, Springer-Verlag, Heidelberg. *Ecological studies*, **99**: 271-292.
- [488] **Wright D. H. (1983)**. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, **41**: 496-506.
- [489] **Wulf M. (1997)**. Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 635-642.
- [490] **Wyller N. & R. Spichiger (1994)**. Modélisation de la distribution potentielle des taxons menacés d'extinction - Application des Systèmes d'Information Géographique. *Saussurea*, **25**: 135-142.
- [491] **Yee T. W. & N. D. Mitchell (1991)**. Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science*, **2**: 587-602.
- [492] **Zaccagnini M. E., S. Cloquell, E. Fernandez, C. González, G. Lichtenstein, A. Novaro, J. Panigati, Luis , J. Rabinovich & D. Tomasini (2001)**. Analytic Framework for Assessing Factors Influence Sustainability of Uses of Wild Living Natural Resources. IUCN, Washington, Technical Advisory Committee of the IUCN Species Survival Commission, 29 p.
- [493] **Zimmermann N. E. & F. Kienast (1999)**. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: species versus community approach. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 469-482.
- [494] **Zobel K. & J. Liira (1997)**. A scale-independent approach to richness vs biomass relationship in ground-layer plant communities. *Oikos*, **80**: 325-332.
- [495] **Zobel M., M. Suurkask, M. Rosen & M. Pärtel (1996)**. The dynamics of species richness in an experimentally restored calcareous grassland. *Journal of Vegetation Science*, **7**: 203-210.
- [496] **Zobel M., E. Van der Maarel & C. Dupré (1998)**. Species pool : the concept, its application and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science* **1**: 55-66.

## Liste des Figures

Figure 1 : Caractérisation des propriétés et attributs de l'écocomplexe du bassin versant du Petit Buëch (05) selon une approche hiérarchique .....	12
Figure 2 : Localisation géographique du bassin versant du Petit-Buëch .....	29
Figure 3 : Carte des précipitations moyennes annuelles (mm) issue du modèle AURELHY Météo-France (1961-1990).....	31
Figure 4 : Position du bassin versant du Petit Buëch et de quelques postes météorologiques des Hautes Alpes selon les zones définies par l'angle de Gams (valeurs extraites de (Petetin 1994)).....	33
Figure 5 : Carte des températures moyennes annuelles (°C) issue du modèle AURELHY de Météo-France (1961-1990).....	34
Figure 6 : Relation entre les températures moyennes mensuelles (°C) extraite du modèle AURELHY et les valeurs relevées au poste de la station de l'IRAM (Hautes-Alpes). Ajustement à un modèle linéaire simple.	35
Figure 7 : Carte du rayonnement solaire global (Kwh.m <sup>-2</sup> ) dans le bassin versant du Petit-Buëch.....	36
Figure 8 : Diagramme ombrothermique de Gaussen (à gauche) et bilan hydrique (à droite) pour le bassin versant du Petit Buëch <sup>1</sup> , St Etienne en Dévoluy <sup>2</sup> et Gap <sup>2</sup> (Données Météo-France, <sup>1</sup> période 1961-1990 ; <sup>2</sup> période 1985-1997).....	37
Figure 9 : Echelle lithostratigraphique du bassin versant supérieur du Petit-Buëch (échelle stratigraphique d'après Foucault et Raoult, 1995).....	39
Figure 10 : Carte géologique simplifiée du bassin versant du Petit-Buëch (05).....	39
Figure 11 : Importance relative des époques géologiques et des lithofaciès associés dans le bassin versant du Petit-Buëch.....	40
Figure 12 : Carte des grands types d'habitats dans le bassin versant du Petit Buëch (05).....	46
Figure 13 : Principales chronoséquences par étages bioclimatiques dans le bassin versant du Petit Buëch.	47
Figure 14 : Evolution de la population sur les territoires communaux de Chaudun et Rabou de 1730 à nos jours. ....	48
Figure 15 : Stratégie d'échantillonnage bâtie sous SIG. Exemple d'un échantillonnage stratifié .....	55
Figure 16 : Répartition par surface des différentes conditions expérimentales.....	56
Figure 17 : Classe de dégradation du bois sur pied (d'après (Bull et al. 1997)).....	57
Figure 18 : Exemple de courbe ROC .....	64
Figure 19 : Stratégie d'analyse des données, de modélisation et de prédiction spatiale.....	66
Figure 20 : Evolution en surface (hectare) des différents stades dynamiques entre 1948 et 1993 dans le bassin versant du Petit-Buëch (Hautes-Alpes) .....	71
Figure 21 : Cartes diachroniques des unités paysagères du bassin versant du Petit-Buëch en 1948 (a), 1971 (b) et 1993 (c).....	72
Figure 22 : Evolution des taux de progression issus des matrices de transition de 1948/1971 et 1971/1993.. .....	73
Figure 23 : Carte de la dynamique de recolonisation dans le bassin versant du Petit Buëch pour la période 1948-1993 .....	74
Figure 24 : Evolution des surfaces en feuillus (a) et en résineux (b) depuis 1948.....	75
Figure 25 : Valeurs indicatrices de Landolt pondérées pour l'humidité (a) et la température (b) sur le plan factoriel 1-2 des relevés de l'AFC.....	81
Figure 26 : Ordination des espèces dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC (cos <sup>2</sup> >0.3) .....	82
Figure 27 : Ordination des espèces dans le plan factoriel 1-3 de l'AFC (espèces dont le cos <sup>2</sup> > 0.1).....	84
Figure 28 : Ordination des relevés dans le plan factoriel 1-2 (a) et 1-3 (b) en relation avec l'AMOS .....	85
Figure 29 : Classification des relevés des complexes agro-pastoraux d'après CAH.....	86
Figure 30 : Courbes réponses des termes de l'équation des pelouses du Seslerienion caeruleae (Corine Biotopes : 36.431) .....	89
Figure 31 : Courbe ROC des pelouses du Seslerienion caeruleae.....	89



Figure 32 : Courbes réponses des termes de l'équation des pelouses de l'Agrostio-Seslerienion (Corine Biotopes : 36.4111) .....	90
Figure 33 : Courbe ROC des pelouses de l'Agrostio-Seslerienion .....	90
Figure 34 : Courbes réponses des termes de l'équation les pelouses recolonisées par le Berberidenion (Corine Biotope : 31.8123/34.71 ; 31.8123/32.62) .....	92
Figure 35 : Courbe ROC pour les pelouses recolonisées par le Berberidenion .....	92
Figure 36 : Courbes réponses des termes de l'équation des garrigues à Genêt cendré du Lavandulo-Genistion, Corine Biotope : 32.62) .....	93
Figure 37 : Courbe ROC pour les garrigues à Genêt cendré du Lavandulo-Genistion .....	94
Figure 38 : Courbes réponses des termes de l'équation des pelouses de l'Ononidion striatae (Corine Biotopes : 34.71) .....	95
Figure 39 : Courbe ROC pour les pelouses de l'Ononidion striatae .....	95
Figure 40 : Courbe ROC des pelouses de l'Ononidion cenisiae .....	96
Figure 41 : Courbes réponses des termes de l'équation des pelouses de l'Ononidion cenisiae (Corine Biotopes : 36.432b) .....	97
Figure 42 : Relation entre les coordonnées factorielles de l'axe 1 et le recouvrement de la strate arborescente (Recou.arbo), les radiations solaires globales du mois de mars (rad3) et les précipitations du mois de juin (prec6) .....	102
Figure 43 : Valeurs indicatrices pondérées de Landolt par relevé pour l'humidité (a) et la lumière (b) sur le plan factoriel 1-2 de l'AFC des complexes forestiers .....	103
Figure 44 : Ordination des espèces des complexes forestiers dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC (a, en gras : espèces dont le $\cos^2 > 0.3$ ) et ordination des relevés d'après CAH dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC (b) ... ..	104
Figure 45 : Amplitude écologique des espèces des complexes forestiers dans le plan factoriel 1-2 après Reciprocal scaling .....	105
Figure 46 : Classification ascendante hiérarchique des complexes forestiers dans le bassin versant du Petit Buëch .....	107
Figure 47 : Courbe ROC pour les forêts relevant du Geranio nodosi-Fagenion (Corine Biotope : 43.174) ... ..	108
Figure 48 : Courbes de réponses des termes de l'équation pour les forêts relevant du Geranio nodosi-Fagenion (Corine Biotope : 43.174) .....	108
Figure 49 : Courbe ROC pour les forêts du Cephalanthero-Fagion .....	109
Figure 50 : Courbes réponses des termes de l'équation pour les forêts relevant du Cephalanthero-Fagion (Corine Biotope : 41.16) .....	109
Figure 51 : Evolution de la richesse herbacée par stade dynamique (DYNA) selon le déficit hydrique cumulé (DHCU) et la pression pastorale (PATU) .....	116
Figure 52 : Ordination des relevés dans le plan factoriel 1-2 (a) et 1-3 (b) d'après une PCO (matrice de distance de Sorensen) .....	118
Figure 53 : Evolution moyenne du type biologique en fonction du stade dynamique (DYNA) et du déficit hydrique cumulé (DHCU) .....	120
Figure 54 : Evolution moyenne du mode de dissémination en fonction du stade dynamique (DYNA) et du déficit hydrique cumulé (DHCU) et du pâturage (PATU) pour l'endozoochorie .....	121
Figure 55 : Evolution moyenne des stratégies adaptatives sensu Grime en fonction du stade dynamique (DYNA) et du déficit hydrique cumulé (DHCU) pour les stratégies C et CS .....	122
Figure 56 : Relation entre richesse herbacée locale moyenne (diversité $\alpha$ ) et régionale (diversité $\gamma$ ) dans l'écomplexe du bassin versant du Petit Buëch .....	126
Figure 57 : Relation générale log-linéaire de la biomasse herbacée selon les stades successionnels étalonnés sur l'âge du plus vieux ligneux .....	132

Figure 58 : Relation générale entre la richesse herbacée et la biomasse et selon chaque stade successional (échelle logarithmique pour la richesse).....	134
Figure 59 : Relation entre la richesse herbacée au m <sup>2</sup> des pelouses et l'indice de concavité/convexité (a) et la teneur en Magnésium du sol (b).....	136
Figure 60 : La productivité (a) et la richesse spécifique (b) déclinent avec la dominance de <i>Brachypodium pinnatum</i> dans les pelouses et fruticées de montagnes sous influence méditerranéenne.....	137
Figure 61 : Richesse taxonomique de la végétation par quadrat selon le stade dynamique et la charge pastorale. (moyenne ± SE). .....	147
Figure 62 : Evolution de la richesse taxonomique par quadrat selon le stade dynamique au sein de la végétation et de la banque de graines du sol (méthode indirecte, germination totale)(moyenne ± SE).....	148
Figure 63 : Richesse taxonomique de la banque de graine par quadrat (méthode indirecte, germination totale) selon le stade dynamique et la charge pastorale (moyenne ± SE). .....	148
Figure 64 : Densité de la banque de graine (graines.m <sup>-2</sup> ) selon le stade dynamique et la charge pastorale (méthode indirecte, germination totale) (moyenne ± SE).....	152
Figure 65 : Densité de la banque de graine (graines.m <sup>-2</sup> ) selon le stade dynamique et la charge pastorale (méthode directe, nombre de graine totale) (moyenne ± SE). .....	153
Figure 66 : Densité de la banque de graine (graines.m <sup>-2</sup> ) selon le stade dynamique et la charge pastorale (méthode directe, nombre de graine viable) (moyenne ± SE). .....	153
Figure 67 : Indice de similarité de Sørensen entre végétation et banque de graines du sol selon le stade dynamique et la pression pastorale au cours d'une succession dans les Alpes du Sud (moyenne ± SE). ....	157
Figure 68 : Localisation du bassin versant du Petit-Buëch et répartition d' <i>Eryngium spinalba</i> Vill. (CBNA Gap-Charance, données postérieures à 1980).....	166
Figure 69 : Carte de distribution potentielle d' <i>Eryngium spinalba</i> Vill. issue d'un modèle de régression logistique multiple, dans le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes), (a) sans tenir compte de la continuité historique (b) en tenant compte de la continuité historique (les points représentent les données du CBNA) .....	169
Figure 70 : Carte de distribution potentielle de l'abondance d' <i>Eryngium spinalba</i> Vill. dans les pelouses du bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes).....	171
Figure 71 : Décalage du preferendum écologique d' <i>E. spinalba</i> Vill pour le pH eau en fonction du stade dynamique.....	173
Figure 72 : Bilan hydrique (mm) du mois de juillet dans le bassin versant du Petit Buëch (05).....	175
Figure 73 : Carte de distribution spatiale des forêts relevant du <i>Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae</i> (Corine Biotope : 43.174) dans le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes). (a) carte observée (b) carte simulée par régression logistique multiple. Courbe de niveau au pas de 100 m.....	178
Figure 74 : Carte de distribution spatiale des pelouses relevant du <i>Agrostio-Seslerienion</i> (Corine Biotopes : 36.4111) dans le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes). (a) carte observée (b) carte simulée par régression logistique multiple. ....	179
Figure 75 : Carte des principales communautés végétales du bassin versant du Petit Buëch (a) carte observée (source ONF) (b) carte des valeurs bien prédites d'après les modèles de régression logistique multiple.....	180
Figure 76 : Carte de la richesse herbacée dans le bassin versant du Petit Buëch estimée d'après les modèles de régressions multiples poissonniens.....	183
Figure 77 : Ordination des modalités des traits biologiques dans l'Analyse des Correspondances Multiples sur le plan factoriel 1 et 2.....	192
Figure 78 : Ordination des modalités des traits biologiques dans l'Analyse des Correspondances Multiples sur le plan factoriel 1 et 2 et projection comme variables supplémentaires de la valeur patrimoniale, du preferendum et de l'amplitude écologique (en rouge).....	194
Figure 79 : Représentation spatiale de la hiérarchie des enjeux de conservation par grands types d'habitats dans le bassin versant du Petit Buëch (05).....	196

---

<i>Figure 80 : Projection en individus supplémentaires des espèces nouvellement inventoriées.....</i>	<i>197</i>
<i>Figure 81 : Carte de la richesse herbacée (a) et des communautés (b), prédites par GLM multiple, dans le bassin versant du Petit Buëch : importance de la connectivité et de la fragmentation des habitats.....</i>	<i>204</i>

## Liste des tableaux

Tableau I. Hauteur des précipitations mensuelles moyennes pour les postes de Gap <sup>1</sup> , Saint Etienne en Dévoluy <sup>1</sup> en comparaison avec celles du bassin versant du Petit Buëch <sup>2</sup> ( <sup>1</sup> période 1985-1997, <sup>2</sup> période 1961-1990).	31
Tableau II. Totaux pluviométriques saisonniers (mm) et variations intersaisonniers ( <sup>1</sup> période 1985-1997, <sup>2</sup> période 1961-1990).	32
Tableau III. Indice hydrique de continentalité moyen de Gams corrigé (Michalet 1991) pour les postes de Gap, Saint Etienne en Dévoluy en comparaison avec celui du bassin versant du Petit Buëch.	33
Tableau IV. Température mensuelle moyenne (°C) des postes de Gap, Saint Etienne en Dévoluy et de l'IRAM en comparaison avec celle du bassin versant du Petit Buëch ( <sup>1</sup> période 1985-1997, <sup>2</sup> période 1961-1990, <sup>3</sup> période 1988-2000).	34
Tableau V. Indices climatiques synthétiques représentatifs du bassin versant du Petit Buëch (Hautes Alpes)	38
Tableau VI. Perméabilité des substrats géologiques et des formations superficielles dans le bassin versant du Petit Buëch (K en darcy m.s <sup>-1</sup> ).	42
Tableau VII. Caractéristiques des systèmes de subsurface du bassin versant du Petit Buëch.	42
Tableau VIII. Organisation spatiale et type de sols dans le bassin versant du Petit Buëch.	43
Tableau IX. Principaux syntaxons phytosociologiques du bassin versant du Petit Buëch regroupés par complexes d'habitats (code Corine Biotopes)	45
Tableau X. Evolution de la charge pastorale sur le territoire communal de Chaudun, puis de Gap	49
Tableau XI. Effectif pâturant dans le bassin versant du Petit Buëch en 1999.	49
Tableau XII. Population, agriculture dans le Gapençais, Dévoluy et Champsaur-Valgaudemar	49
Tableau XIII. Distinction des différents stades obtenus par photointerprétation des orthophotographies.	52
Tableau XIV. Modalités des facteurs historico-écologiques du plan d'échantillonnage.	53
Tableau XV. Nombre de répétitions et taille des échantillons théoriques souhaitables.	53
Tableau XVI. Table de critère pour la définition du facteur DYNA	54
Tableau XVII. Matrice du plan d'échantillonnage selon les facteurs historico-écologiques (codification d'après Tab. XIV)	58
Tableau XVIII. Liste des variables à expliquer (Y) selon leurs qualités	59
Tableau XIX. Liste des prédicteurs (X) selon leurs qualités	60
Tableau XX. Matrice de confusion dérivée d'un modèle de régression logistique (a = valeurs positives vraies ; b = positives fausses ; c = négatives fausses ; d = négatives vraies).	63
Tableau XXI. Mesures de la qualité de prédiction d'un modèle de régression logistique (d'après Fielding & Bell 1997)	64
Tableau XXII. Distinction des différents stades obtenus par photointerprétation des orthophotographies	69
Tableau XXIII. Matrice de transition triangulaire de 1948/1971(a) et de 1971/1993(b)	73
Tableau XXIV. Evolution de la charge pastorale (UGB.ha <sup>-1</sup> ) et du déficit hydrique cumulé (mm) selon la dynamique de recolonisation (moyenne ajustée ± SE) pour la période 1948-1993 (n= 18059)	74
Tableau XXV. Variation de la dynamique de recolonisation entre 1948 et 1993 selon l'ancien mode d'occupation au sol(AMOS) et le déficit hydrique cumulé (DHCU)	75
Tableau XXVI. Evolution de la charge pastorale sur le territoire communal de Chaudun, puis de Gap	77
Tableau XXVII. Matrice du plan d'échantillonnage selon les facteurs historico-écologiques dans les complexes agro-pastoraux (codification d'après Tab. XIV)	79
Tableau XXVIII. Résultats de la régression multiple pas à pas entre coordonnées des relevés de l'axe 1 de l'AFC et les variables écologiques.	81
Tableau XXIX. Résultats de la régression multiple pas à pas entre coordonnées des relevés de l'axe 2 de l'AFC et les variables écologiques.	83

Tableau XXX. Résultats de la régression multiple pas à pas entre coordonnées des relevés de l'axe 3 de l'AFC et les variables écologiques.....	83
Tableau XXXI. Résultats de l'ANOVA à un facteur entre l'AMOS et les coordonnées factorielles des relevés dans les complexes agro-pastoraux . (* $P \leq 0.05$ , ** $P \leq 0.01$ , *** $P \leq 0.001$ ) .....	84
Tableau XXXII. Relation entre l'AMOS et les facteurs historico-écologiques dans les complexes agro-pastoraux (% du nombre de relevés ; labours : jaune, pâturage : marron, landes : rose, rochers : gris).....	86
Tableau XXXIII. Coefficients de régression, t-values et p-values du test du $\chi^2$ de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des pelouses du Seslerienion caeruleae (Corine Biotopes : 36.431); d.f. = degré de liberté .....	88
Tableau XXXIV. Coefficients de régression, t-values et p-values du test du $\chi^2$ de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des pelouses de l'Agrostio-Seslerienion (Corine Biotopes : 36.4111); d.f. = degré de liberté .....	90
Tableau XXXV. Coefficients de régression, t-values et p-values du test du $\chi^2$ de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des pelouses recolonisées par le Berberidenion (Corine Biotopes : 31.8123/34.71 et 31.8123/32.62); d.f. = degré de liberté .....	91
Tableau XXXVI. Coefficients de régression, t-values et p-values du test du $\chi^2$ de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des garrigues à Genêt cendré du Lavandulo-Genision(Corine Biotopes : 32.62); d.f. = degré de liberté .....	93
Tableau XXXVII. Coefficients de régression, t-values et p-values du test du $\chi^2$ de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique des pelouses de l'Ononidion striatae (Corine Biotopes : 34.71); d.f. = degré de liberté.....	94
Tableau XXXVIII. Coefficients de régression, t-values et p-values du test du $\chi^2$ de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des pelouses de l'Ononidion cenisiae (Corine Biotopes : 36.432b); d.f. = degré de liberté .....	96
Tableau XXXIX. Répartition des différentes communautés des complexes agro-pastoraux selon les facteurs historico-écologiques (% du nombre de relevés).....	98
Tableau XL. Matrice du plan d'échantillonnage selon les facteurs historico-écologiques dans les complexes forestiers (codification d'après Tab. XIV) .....	100
Tableau XLI. Résultats de la régression multiple pas à pas entre coordonnées des relevés des complexes forestiers de l'axe 1 de l'AFC et les variables écologiques.....	101
Tableau XLII. Résultats de la régression multiple pas à pas entre coordonnées des relevés des complexes forestiers de l'axe 2 de l'AFC et les variables écologiques.....	102
Tableau XLIII. Coefficients de régression, t-values et p-values du test du $\chi^2$ de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des forêts relevant du Geranio nodosi-Fagenion; d.f. = degré de liberté .....	108
Tableau XLIV. Coefficients de régression, t-values et p-values du test du $\chi^2$ de la réduction de déviance issue d'un modèle de régression logistique multiple des forêts relevant du Cephalanthero-Fagion ; d.f. = degré de liberté .....	109
Tableau XLV. Répartition de l'AMOS selon les facteurs historico-écologiques dans les complexes forestiers (% du nombre de relevés).....	110
Tableau XLVI. Répartition des principales formations végétales selon les facteurs historico-écologiques dans les complexes forestiers (% du nombre de relevés) .....	110
Tableau XLVII. Liste des espèces inféodées aux forêts anciennes du bassin versant du Petit Buëch (fréquence > 3% ; Test $\chi^2$ , $P < 0.05$ ).....	111
Tableau XLVIII. Nombre de répétitions par combinaisons de facteurs pour l'évaluation de la richesse floristique $\beta$ et $\gamma$ .....	114
Tableau XLIX. Recodage de la matrice selon le déficit hydrique cumulé (DHCU), le stade dynamique (DYNA) et le pâturage (PATU) .....	117

Tableau L. Variation du pool taxonomique total (a) et herbacé (b) au cours de la succession (DYNA) selon le niveau de stress hydrique (DHCU) et de perturbation (PATU) .....	119
Tableau LI. Résultats de l'ANOVA à un facteur du stade dynamique, de la pression pastorale, du déficit hydrique cumulé, et de la perméabilité du substrat sur le type biologique. ns = non significatif, * $P \leq 0.05$ , ** $P \leq 0.01$ , *** $P \leq 0.001$ .....	120
Tableau LII. Résultats de l'ANOVA à un facteur entre le stade dynamique, la pression pastorale, le déficit hydrique cumulé, la perméabilité du substrat et mode de dissémination. ns = non significatif, * $P \leq 0.05$ , ** $P \leq 0.01$ , *** $P \leq 0.001$ .....	121
Tableau LIII. Résultats de l'ANOVA à un facteur entre le stade dynamique, la pression pastorale, le déficit hydrique cumulé, la perméabilité du substrat et les stratégies adaptatives sensu Grime. (ns = non significatif, * $P \leq 0.05$ , ** $P \leq 0.01$ , *** $P \leq 0.001$ ) .....	122
Tableau LIV. Distinction des différents stades physiologiques à partir des orthophotographies .....	130
Tableau LV. Table de critère pour la définition de la continuité historique .....	130
Tableau LVI. Comparaisons entre l'âge du plus vieux ligneux, la richesse et la biomasse herbacée selon les stades successionnels .....	132
Tableau LVII. Table de déviance issue d'un modèle de régression poissonnienne multiple entre la biomasse herbacée, l'âge du plus vieux ligneux et la teneur en azote total du sol (n=32) .....	133
Tableau LVIII. Table de déviance issue d'un modèle de régression poissonnienne entre la richesse et la biomasse herbacée. (a) générale (b) pelouse (c) fruticée (d) forêt récente (e) forêt ancienne .....	135
Tableau LIX. Table de déviance issue des modèles de régression poissonnienne multiple pour la richesse herbacée des pelouses (a) et des fruticées (b) .....	136
Tableau LX. Coefficients de régression, erreurs-standards et valeurs du t issus d'un modèle de régression poissonnienne entre la biomasse (a), la richesse herbacée (b) et le couvert du Brachypode penné. ....	136
Tableau LXI. Distinction des différents stades physiologiques à partir des orthophotographies .....	143
Tableau LXII. Table de critère pour la définition de la continuité historique .....	143
Tableau LXIII. Modalités des traits biologiques (base de données d'après (Molinier & Muller 1936, Landolt 1977, Pignatti 1982, Harley & Harley 1987, Grime et al. 1988, Rameau et al. 1993, Thompson et al. 1997, Gachet et al. 2002). ....	145
Tableau LXIV. Répartition taxonomique par nombre de germinations (à l'issue du protocole germinatif) selon les facteurs historico-écologiques (* = taxon présent dans la végétation). ....	149
Tableau LXV. Apport de la banque de graine au pool taxonomique total et variation de sa richesse au cours d'une succession dans les Alpes du Sud .....	152
Tableau LXVI. Expression de la banque de graines du sol selon les traits biologiques en fonction des traitements germinatifs appliqués (% , code des modalités en Tab.LXIII) .....	155
Tableau LXVII. Corrélation entre matrices de distances écologiques, distances spatiales et matrice de similarité de la végétation (VG), de la banque de graines (BK) dans une succession des Alpes du Sud (Test de Mantel : $P < 0.001$ ***, $P < 0.01$ **, $P < 0.05$ *, NS : non significatif) .....	156
Tableau LXVIII. Indice de similarité de Sørensen selon l'ancien mode d'occupation du sol et le stade dynamique actuel dans une succession des Alpes du Sud .....	156
Tableau LXIX. Comparaisons des valeurs indicatrices moyennes pondérées d'héliophilie et de nitrophilie (Landolt 1977) pour la végétation (VG) et la banque de graines du sol (BK) selon le stade dynamique au cours d'une succession dans les Alpes du Sud (Moyenne et S.E., n= 8) .....	158
Tableau LXX. Distinction des différents stades physiologiques à partir des orthophotographies .....	166
Tableau LXXI. Table de critère pour la définition de la continuité historique .....	167
Tableau LXXII. Coefficients de régression, valeurs du t et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression logistique multiple pour l'occurrence d'E.spinalba. (ugb = charge pastorale, alt = altitude, sa = exposition, rad3 = radiation solaire globale du mois de mars) .....	170

Tableau LXXIII. Coefficients de régression, valeurs du t et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression logistique multiple pour l'occurrence d' <i>E.spinalba</i> dans les pelouses. ( <i>ugb</i> = charge pastorale, <i>alt</i> = altitude, <i>sa</i> = exposition).....	170
Tableau LXXIV. Coefficients de régression, valeurs du t et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression logistique multiple ordinal pour l'abondance d' <i>E.spinalba</i> . <i>ugb</i> = charge pastorale, <i>alt</i> = altitude, <i>sa</i> = exposition, .....	171
Tableau LXXV. Distinction des différents stades physiologiques à partir des orthophotographies.....	176
Tableau LXXVI. Table de critère pour la définition de la continuité historique.....	176
Tableau LXXVII. Qualité et performance des modèles de régression logistique multiple pour les principaux habitats naturels du bassin versant du Petit Buëch (05) et concordance spatiale ( $\kappa$ -values) entre carte observée et carte simulée .....	178
Tableau LXXVIII. Coefficients de régression, valeurs du t et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression poissonienne multiple de la richesse herbacée des pelouses. ( <i>ugb</i> = charge pastorale, <i>pet4</i> = évapotranspiration potentielle du mois d'avril).....	182
Tableau LXXIX. Coefficients de régression, valeurs du t et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression poissonienne multiple de la richesse herbacée des fruticées. ( <i>prec9</i> = précipitations moyennes du mois de septembre, <i>cu</i> = indice de concavité/convexité).....	182
Tableau LXXX. Coefficients de régression, valeurs du t et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression poissonienne multiple de la richesse herbacée des forêts récentes. ( <i>rad11</i> = radiations solaires du mois de novembre, <i>prec9</i> = précipitations moyennes de septembre, <i>geol</i> = perméabilité du substrat en $\text{darcy.m.s}^{-1}$ ) .....	182
Tableau LXXXI. Coefficients de régression, valeurs du t et leurs seuils de significations associés à la table de déviance d'un modèle de régression poissonienne multiple de la richesse herbacée des forêts anciennes. ( <i>ugb</i> = charge pastorale, <i>ampli</i> = amplitude thermique, <i>slope</i> = pente, <i>bh3</i> = bilan hydrique de mars).....	182
Tableau LXXXII. Apport des variables non spatialisées à la qualité des modèles de prédiction de la richesse herbacée dans le bassin versant du Petit Buëch.....	185
Tableau LXXXIII. Modalités des traits biologiques .....	188
Tableau LXXXIV. Spectre chorologique de la flore "ordinaire" et patrimoniale du bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes).....	190
Tableau LXXXV. Rapports de corrélation entre traits biologiques et coordonnées des espèces .....	191
Tableau LXXXVI. Principaux groupes biologiques issus de l'ACM de la matrice des traits biologiques	193
Tableau LXXXVII. Hiérarchisation des enjeux de conservation par grands types d'habitats dans le bassin versant du Petit Buëch.....	195

---

## Liste des annexes

*Annexe A : Liste des taxons répertoriés dans le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes)*

*Annexe B : Liste des taxons et de leurs traits de vies*

*Annexe C : Synthèse climatique du bassin versant du Petit Buëch dans le contexte climatique des Alpes*

*Annexe D : Synthèse climatique du bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes)*

*Annexe E : Contexte géologique du bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes)*

*Annexe F : Occupation au sol et activités anthropiques dans le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes)*

*Annexe G : Stratégie d'échantillonnage*



## Annexe A :

### Liste des taxons répertoriés dans le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes)

#### Nomenclature d'après Kérguelen (1994)

Libelle	Famille
<i>Abies alba</i> Miller	Pinaceae
<i>Acer campestre</i> L.	Aceraceae
<i>Acer monspessulanum</i> L.	Aceraceae
<i>Acer opalus</i> Miller	Aceraceae
<i>Acer platanoides</i> L.	Aceraceae
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	Aceraceae
<i>Achillea macrophylla</i> L.	Asteraceae
<i>Achillea millefolium</i> L.	Asteraceae
<i>Achillea millefolium</i> L. subsp. <i>millefolium</i>	Asteraceae
<i>Achillea odorata</i> L.	Asteraceae
<i>Achnatheron calamagrostis</i> (L.) P. Beauv.	Poaceae
<i>Acinos alpinus</i> (L.) Moench	Lamiaceae
<i>Acinos alpinus</i> (L.) Moench subsp. <i>alpinus</i>	Lamiaceae
<i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy	Lamiaceae
<i>Aconitum anthora</i> L.	Ranunculaceae
<i>Aconitum lycoctonum</i> L. subsp. <i>vulparia</i> (Reichenb. ex Sprengel) Nyman	Ranunculaceae
<i>Aconitum variegatum</i> L. subsp. <i>paniculatum</i> (Arcangeli) Greuter & Burdet	Ranunculaceae
<i>Actaea spicata</i> L.	Ranunculaceae
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	Adoxaceae
<i>Aegilops ovata</i> L.	Poaceae
<i>Aegilops triuncialis</i> L.	Poaceae
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	Apiaceae
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	Rosaceae
<i>Agrostis alpina</i> Scop.	Poaceae
<i>Agrostis capillaris</i> L.	Poaceae
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Poaceae
<i>Ajuga pyramidalis</i> L.	Lamiaceae
<i>Ajuga reptans</i> L.	Lamiaceae
<i>Alchemilla alpina</i> L.	Rosaceae
<i>Alchemilla cinerea</i> Buser	Rosaceae
<i>Alchemilla filicaulis</i> Buser subsp. <i>vestita</i> (Buser) M.E. Bradshaw	Rosaceae
<i>Alchemilla glabra</i> Neygenf., non Poiret	Rosaceae
<i>Alchemilla flabellata</i> Buser	Rosaceae
<i>Alchemilla glaucescens</i> Wallr.	Rosaceae
<i>Alchemilla plicatula</i> Gandoger	Rosaceae
<i>Alchemilla xanthochlora</i> Rothm.	Rosaceae
<i>Alliaria petiolata</i> (M. Bieb.) Cavara & Grande	Brassicaceae
<i>Allium flavum</i> L.	Alliaceae
<i>Allium lusitanicum</i> Lam.	Alliaceae
<i>Allium narcissiflorum</i> Vill.	Alliaceae
<i>Allium sphaerocephalon</i> L.	Alliaceae
<i>Allium ursinum</i> L.	Alliaceae
<i>Alnus alnobetula</i> (Ehrh.) C. Koch subsp. <i>alnobetula</i>	Betulaceae
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	Betulaceae
<i>Alyssum alyssoides</i> (L.) L.	Brassicaceae
<i>Alyssum simplex</i> Rudolphi in Schrader	Brassicaceae
<i>Amelanchier ovalis</i> Medik.	Rosaceae

<i>Androsace chaixii</i> Gren. & Godron	Primulaceae
<i>Androsace pubescens</i> DC.	Primulaceae
<i>Androsace vitaliana</i> (L.) Lapeyr.	Primulaceae
<i>Angelica sylvestris</i> L.	Apiaceae
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertner	Asteraceae
<i>Anthericum liliago</i> L.	Anthericaceae
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Poaceae
<i>Anthriscus nitida</i> (Wahlenb.) Garcke	Apiaceae
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	Apiaceae
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. subsp. <i>sylvestris</i>	Apiaceae
<i>Anthyllis montana</i> L.	Fabaceae
<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	Fabaceae
<i>Anthyllis vulneraria</i> L. subsp. <i>alpestris</i> (Kit.) Ascherson & Graebner	Fabaceae
<i>Anthyllis vulneraria</i> L. subsp. <i>polyphylla</i> (DC.) Nyman	Fabaceae
<i>Anthyllis vulneraria</i> L. subsp. <i>valesiaca</i> (G. Beck) Guyot	Fabaceae
<i>Antirrhinum latifolium</i> Miller	Scrophulariaceae
<i>Aquilegia alpina</i> L.	Ranunculaceae
<i>Aquilegia bertolonii</i> Schott	Ranunculaceae
<i>Aquilegia vulgaris</i> L.	Ranunculaceae
<i>Arabis alpina</i> L.	Brassicaceae
<i>Arabis auriculata</i> Lam.	Brassicaceae
<i>Arabis bellidifolia</i> Crantz subsp. <i>stellulata</i> (Bertol.) Greuter & Burdet	Brassicaceae
<i>Arabis ciliata</i> Clairv.	Brassicaceae
<i>Arabis hirsuta</i> (L.) Scop.	Brassicaceae
<i>Arabis sagittata</i> (Bertol.) DC.	Brassicaceae
<i>Arabis serpyllifolia</i> Vill. subsp. <i>serpyllifolia</i>	Brassicaceae
<i>Arabis turrita</i> L.	Brassicaceae
<i>Arctium nemorosum</i> Lej.	Asteraceae
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Sprengel subsp. <i>crassifolius</i> (Br.-Bl.) L. Villar	Ericaceae
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Armeria alpina</i> Willd.	Plumbaginaceae
<i>Arnica montana</i> L.	Asteraceae
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P. Beauv. ex J. & C. Presl	Poaceae
<i>Artemisia absinthium</i> L.	Asteraceae
<i>Artemisia alba</i> Turra	Asteraceae
<i>Artemisia chamaemelifolia</i> Vill. subsp. <i>chamaemelifolia</i>	Asteraceae
<i>Artemisia genipi</i> Weber	Asteraceae
<i>Artemisia umbelliformis</i> Lam. subsp. <i>umbelliformis</i>	Asteraceae
<i>Aruncus dioicus</i> (Walter) Fernald	Rosaceae
<i>Asparagus tenuifolius</i> Lam.	Asparagaceae
<i>Asperula cynanchica</i> L.	Rubiaceae
<i>Asperula rupicola</i> Jordan	Rubiaceae
<i>Asperula taurina</i> L. subsp. <i>taurina</i>	Rubiaceae
<i>Asphodelus albus</i> Miller subsp. <i>villarsii</i> (Billot) I.B.K. Richardson & Smyt	Asphodelaceae
<i>Asplenium ceterach</i> L.	Aspleniaceae
<i>Asplenium fontanum</i> (L.) Bernh.	Aspleniaceae
<i>Asplenium ruta-muraria</i> L. subsp. <i>ruta-muraria</i>	Aspleniaceae
<i>Asplenium trichomanes</i> L.	Aspleniaceae
<i>Asplenium ramosum</i> L. [1753]	Aspleniaceae
<i>Aster alpinus</i> L.	Asteraceae
<i>Aster bellidiastrum</i> (L.) Scop.	Asteraceae
<i>Astragalus australis</i> (L.) Lam.	Fabaceae
<i>Astragalus danicus</i> Retz.	Fabaceae
<i>Astragalus depressus</i> L. subsp. <i>depressus</i>	Fabaceae
<i>Astragalus hypoglottis</i> L.	Fabaceae
<i>Astragalus monspessulanus</i> L.	Fabaceae
<i>Astragalus sempervirens</i> Lam. subsp. <i>sempervirens</i>	Fabaceae
<i>Astrantia major</i> L.	Apiaceae

<i>Athamanta cretensis</i> L.	Apiaceae
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	Woodsiaceae
<i>Atropa belladonna</i> L.	Solanaceae
<i>Avenula pratensis</i> (L.) Dumort.	Poaceae
<i>Avenula pubescens</i> (Hudson) Dumort.	Poaceae
<i>Avenula versicolor</i> (Vill.) Lajnz subsp. <i>praetutiana</i> (Parl. ex Arcangeli) Holub	Poaceae
<i>Barbarea verna</i> (Miller) Ascherson	Brassicaceae
<i>Bartsia alpina</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Berardia subacaulis</i> Vill.	Asteraceae
<i>Berberis vulgaris</i> L.	Berberidaceae
<i>Betula alba</i> L.	Betulaceae
<i>Betula pendula</i> Roth	Betulaceae
<i>Biscutella cichoriifolia</i> Loisel	Brassicaceae
<i>Bombycilaena erecta</i> (L.) Smolj.	Asteraceae
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Swartz	Ophioglossaceae
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. Beauv.	Poaceae
<i>Bromus ramosus</i> Hudson	Poaceae
<i>Brachypodium rupestre</i> (Host) Roemer & Schultes	Poaceae
<i>Briza media</i> L.	Poaceae
<i>Briza media</i> L. subsp. <i>media</i>	Poaceae
<i>Bromus benekenii</i> (Lange) Trimen	Poaceae
<i>Bromus erectus</i> Hudson	Poaceae
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	Poaceae
<i>Bromus hordeaceus</i> L. subsp. <i>hordeaceus</i>	Poaceae
<i>Bromus inermis</i> Leyss.	Poaceae
<i>Bromus pannonicus</i> Kumm. & Sendtn. subsp. <i>monocladus</i> (Domin) P.M. Sm.	Poaceae
<i>Bulbocodium vernum</i> L.	Colchicaceae
<i>Bunium bulbocastanum</i> L.	Apiaceae
<i>Buphthalmum salicifolium</i> L.	Asteraceae
<i>Bupleurum falcatum</i> L.	Apiaceae
<i>Bupleurum falcatum</i> L. subsp. <i>falcatum</i>	Apiaceae
<i>Bupleurum longifolium</i> L.	Apiaceae
<i>Bupleurum petraeum</i> L.	Apiaceae
<i>Bupleurum ranunculoides</i> L.	Apiaceae
<i>Cacalia alliariae</i> Gouan	Asteraceae
<i>Cacalia alpina</i> L.	Asteraceae
<i>Calamagrostis varia</i> (Schrader) Host	Poaceae
<i>Calamagrostis varia</i> (Schrader) Host subsp. <i>varia</i>	Poaceae
<i>Calamintha grandiflora</i> (L.) Moench	Lamiaceae
<i>Campanula alpestris</i> All.	Campanulaceae
<i>Campanula cochleariifolia</i> Lam.	Campanulaceae
<i>Campanula glomerata</i> L. subsp. <i>cervicarioides</i> (R. & S.) P. Fournier	Campanulaceae
<i>Campanula latifolia</i> L.	Campanulaceae
<i>Campanula medium</i> L.	Campanulaceae
<i>Campanula persicifolia</i> L.	Campanulaceae
<i>Campanula rapunculoides</i> L.	Campanulaceae
<i>Campanula rhomboidalis</i> L.	Campanulaceae
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	Campanulaceae
<i>Campanula scheuchzeri</i> Vill.	Campanulaceae
<i>Campanula spicata</i> L.	Campanulaceae
<i>Campanula trachelium</i> L.	Campanulaceae
<i>Cardamine flexuosa</i> With.	Brassicaceae
<i>Cardamine heptaphylla</i> (Vill.) O.E. Schulz	Brassicaceae
<i>Cardamine pentaphyllos</i> (L.) Crantz	Brassicaceae
<i>Carduncellus monspeliensis</i> All.	Asteraceae
<i>Carduus aurosicus</i> Chaix	Asteraceae
<i>Carduus carlinifolius</i> Lam.	Asteraceae
<i>Carduus defloratus</i> L.	Asteraceae

<i>Carduus personatus</i> (L.) Jacq. subsp. <i>personata</i>	Asteraceae
<i>Carex alba</i> Scop.	Cyperaceae
<i>Carex digitata</i> L.	Cyperaceae
<i>Carex ferruginea</i> Scop.	Cyperaceae
<i>Carex ferruginea</i> Scop. subsp. <i>tenax</i> (Christ) K. Richter	Cyperaceae
<i>Carex flacca</i> Schreber	Cyperaceae
<i>Carex halleriana</i> Asso	Cyperaceae
<i>Carex humilis</i> Leysser	Cyperaceae
<i>Carex liparocarpos</i> Gaudin subsp. <i>liparocarpos</i>	Cyperaceae
<i>Carex ornithopoda</i> Willd	Cyperaceae
<i>Carex pairae</i> F.W. Schultz	Cyperaceae
<i>Carex sempervirens</i> Vill.	Cyperaceae
<i>Carlina acanthifolia</i> All.	Asteraceae
<i>Carlina acaulis</i> L.	Asteraceae
<i>Carlina acaulis</i> L. subsp. <i>caulescens</i> (Lam.) Schübl. & Martens	Asteraceae
<i>Carlina vulgaris</i> L.	Asteraceae
<i>Carum carvi</i> L.	Apiaceae
<i>Catananche caerulea</i> L.	Asteraceae
<i>Centaurea alpestris</i> Hegetschw.	Asteraceae
<i>Centaurea bracteata</i> Scop.	Asteraceae
<i>Centaurea leucophaea</i> Jordan	Asteraceae
<i>Centaurea montana</i> L.	Asteraceae
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	Asteraceae
<i>Centaurea triumfetti</i> All. subsp. <i>triumfetti</i>	Asteraceae
<i>Centaurea uniflora</i> Turra	Asteraceae
<i>Centaurea uniflora</i> Turra subsp. <i>nervosa</i> (Willd.) Bonnier & Layens	Asteraceae
<i>Centaurea uniflora</i> Turra subsp. <i>uniflora</i>	Asteraceae
<i>Centranthus angustifolius</i> (Miller) DC.	Valerianaceae
<i>Cephalanthera damasonium</i> (Miller) Druce	Orchidaceae
<i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch	Orchidaceae
<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) L.C.M. Richard	Orchidaceae
<i>Cephalaria alpina</i> (L.) Roemer & Schultes	Dipsacaceae
<i>Cerastium arvense</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Cerastium arvense</i> L. subsp. <i>arvense</i>	Caryophyllaceae
<i>Cerastium arvense</i> L. subsp. <i>strictum</i> (Koch) Gremler	Caryophyllaceae
<i>Cerastium fontanum</i> Baumg.	Caryophyllaceae
<i>Cerastium latifolium</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Cerinthe glabra</i> Miller	Boraginaceae
<i>Cerinthe minor</i> L.	Boraginaceae
<i>Cerinthe minor</i> L. subsp. <i>auriculata</i> (Ten.) Rouy	Boraginaceae
<i>Cervaria rivini</i> Gaetner	Apiaceae
<i>Chaerophyllum aureum</i> L.	Apiaceae
<i>Chaerophyllum hirsutum</i> L.	Apiaceae
<i>Chaerophyllum villarsii</i> Koch	Apiaceae
<i>Chenopodium bonus-henricus</i> L.	Chenopodiaceae
<i>Cicerbita alpina</i> (L.) Wallr.	Asteraceae
<i>Cirsium acaule</i> Scop.	Asteraceae
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	Asteraceae
<i>Cirsium eriophorum</i> (L.) Scop.	Asteraceae
<i>Cirsium ferox</i> (L.) DC.	Asteraceae
<i>Cirsium tuberosum</i> (L.) All.	Asteraceae
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Asteraceae
<i>Clematis alpina</i> (L.) Miller	Ranunculaceae
<i>Clematis vitalba</i> L.	Ranunculaceae
<i>Clinopodium vulgare</i> L.	Lamiaceae
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartman	Orchidaceae
<i>Convallaria majalis</i> L.	Convallariaceae
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Convolvulaceae

<i>Corallorrhiza corallorrhiza</i> (L.) Karsten	Orchidaceae
<i>Coristospermum ferulaceum</i> (All.) Reduron, Charpin & Pim.	Apiaceae
<i>Cornus mas</i> L.	Cornaceae
<i>Coronilla minima</i> L.	Fabaceae
<i>Corydalis intermedia</i> (L.) Mérat	Papaveraceae
<i>Corydalis solida</i> (L.) Clairv.	Papaveraceae
<i>Corylus avellana</i> L.	Corylaceae
<i>Cotoneaster delphinensis</i> Chatenier	Rosaceae
<i>Cotoneaster integerrimus</i> Medik.	Rosaceae
<i>Cotoneaster jurana</i> Gandoger	Rosaceae
<i>Cotoneaster nebrodensis</i> (Guss.) C.Koch	Rosaceae
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	Rosaceae
<i>Crepis albida</i> Vill.	Asteraceae
<i>Crepis bocconi</i> P.D. Sell	Asteraceae
<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	Asteraceae
<i>Crepis pygmaea</i> L. subsp. <i>pygmaea</i>	Asteraceae
<i>Crepis pyrenaica</i> (L.) W. Greuter	Asteraceae
<i>Crocus versicolor</i> Ker-Gawler	Iridaceae
<i>Cruciata laevipes</i> Opiz	Rubiaceae
<i>Crupina vulgaris</i> Cass.	Asteraceae
<i>Cynoglossum dioscoridis</i> Vill.	Boraginaceae
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	Boraginaceae
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	Cypripediaceae
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	Woodsiaceae
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i> (L.) O.F. L ng	Fabaceae
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Poaceae
<i>Dactylis glomerata</i> L. subsp. <i>glomerata</i>	Poaceae
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soç subsp. <i>fuchsii</i>	Orchidaceae
<i>Dactylorhiza latifolia</i> (L.) Soç	Orchidaceae
<i>Daphne alpina</i> L.	Thymelaeaceae
<i>Daphne cneorum</i> L.	Thymelaeaceae
<i>Daphne mezereum</i> L.	Thymelaeaceae
<i>Daucus carota</i> L.	Apiaceae
<i>Delphinium fissum</i> Waldst. & Kit. subsp. <i>fissum</i>	Ranunculaceae
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	Poaceae
<i>Deschampsia media</i> (Gouan) Roemer & Schultes	Poaceae
<i>Dianthus deltoides</i> L. subsp. <i>deltoides</i>	Caryophyllaceae
<i>Dianthus hyssopifolius</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Dianthus sylvestris</i> Wulfen	Caryophyllaceae
<i>Dianthus sylvestris</i> Wulfen subsp. <i>longicaulis</i> (Ten.) Greuter & Burdet var. <i>godronianus</i> (Jordan) Kerguélén	Caryophyllaceae
<i>Digitalis grandiflora</i> Miller	Scrophulariaceae
<i>Digitalis lutea</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Dipsacus fullonum</i> L.	Dipsaceae
<i>Draba aizoides</i> L.	Brassicaceae
<i>Dryas octopetala</i> L.	Rosaceae
<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray	Dryopteridaceae
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	Dryopteridaceae
<i>Dryopteris remota</i> (Döll) Druce	Dryopteridaceae
<i>Echinops ritro</i> L.	Asteraceae
<i>Echium vulgare</i> L.	Boraginaceae
<i>Elytrigia intermedia</i> (Host) Nevski	Poaceae
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	Oenotheraceae
<i>Epilobium montanum</i> L.	Oenotheraceae
<i>Epilobium palustre</i> L.	Oenotheraceae
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm.) Besser	Orchidaceae
<i>Epipactis distans</i> Arvet-Touvet	Orchidaceae
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	Orchidaceae

<i>Epipactis leptochila</i> (Godfery) Godfery	Orchidaceae
<i>Epipactis microphylla</i> (Ehrh.) Swartz	Orchidaceae
<i>Epipactis muelleri</i> Godfery	Orchidaceae
<i>Epipogium aphyllum</i> Swartz	Orchidaceae
<i>Erigeron acer</i> L. subsp. <i>acer</i>	Asteraceae
<i>Erigeron atticus</i> Vill.	Asteraceae
<i>Erigeron glabratus</i> Bluff & Fingerh.	Asteraceae
<i>Erigeron uniflorus</i> L.	Asteraceae
<i>Eryngium campestre</i> L.	Apiaceae
<i>Eryngium spinalba</i> Vill.	Apiaceae
<i>Erysimum montosicola</i> Jordan	Brassicaceae
<i>Erysimum ochroleucum</i> (Schleicher) DC.	Brassicaceae
<i>Erysimum ruscinonense</i> Jordan emend. Polatschek [1979]	Brassicaceae
<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia dulcis</i> L. sensu auct. Fl. Fr.	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia taurinensis</i> All.	Euphorbiaceae
<i>Euphrasia hirtella</i> Jordan ex Reuter	Scrophulariaceae
<i>Euphrasia salisburgensis</i> Funck	Scrophulariaceae
<i>Evonymus latifolius</i> (L.) Miller	Celastraceae
<i>Fagus sylvatica</i> L.	Fagaceae
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A.Löve	Polygonaceae
<i>Festuca alpina</i> Suter subsp. <i>riverae</i> Chas, Kerguélen & Plonka	Poaceae
<i>Festuca altissima</i> All.	Poaceae
<i>Festuca cinerea</i> Vill.	Poaceae
<i>Festuca halleri</i> All.	Poaceae
<i>Festuca laevigata</i> Gaudin	Poaceae
<i>Festuca nigrescens</i> Lam.	Poaceae
<i>Festuca paniculata</i> (L.) Schinz & Thell.	Poaceae
<i>Festuca paniculata</i> (L.) Schinz & Thell. subsp. <i>paniculata</i>	Poaceae
<i>Festuca paniculata</i> (L.) Schinz & Thell. subsp. <i>spadicea</i> (L.) Litard.	Poaceae
<i>Festuca pratensis</i> Hudson	Poaceae
<i>Festuca puccinellii</i> Parl.	Poaceae
<i>Festuca quadriflora</i> Honckeny	Poaceae
<i>Festuca rubra</i> L.	Poaceae
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	Poaceae
<i>Festuca violacea</i> Gaudin	Poaceae
<i>Festuca violacea</i> Gaudin subsp. <i>violacea</i>	Poaceae
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	Rosaceae
<i>Fourraea alpina</i> (L.) Greuter & Burdet	Brassicaceae
<i>Fragaria vesca</i> L.	Rosaceae
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	Oleaceae
<i>Fritillaria tubiformis</i> Gren. & Godron	Liliaceae
<i>Gagea bohemica</i> (Zauschner) Schultes & Schultes fil.	Liliaceae
<i>Gagea fragifera</i> (Vill.) E. Bayer & G. López	Liliaceae
<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Gawler subsp. <i>lutea</i>	Liliaceae
<i>Gagea villosa</i> (M. Bieb.) Sweet	Liliaceae
<i>Galeopsis angustifolia</i> Hoffm.	Lamiaceae
<i>Galeopsis ladanum</i> L.	Lamiaceae
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	Lamiaceae
<i>Galium anisophyllum</i> Vill.	Rubiaceae
<i>Galium aparine</i> L.	Rubiaceae
<i>Galium aristatum</i> L.	Rubiaceae
<i>Galium boreale</i> L.	Rubiaceae
<i>Galium corrudifolium</i> Vill.	Rubiaceae
<i>Galium glaucum</i> L.	Rubiaceae
<i>Galium laevigatum</i> L.	Rubiaceae
<i>Galium lucidum</i> All.	Rubiaceae

<i>Galium mollugo</i> L.	Rubiaceae
<i>Galium mollugo</i> L. subsp. <i>erectum</i> Syme	Rubiaceae
<i>Galium obliquum</i> Vill.	Rubiaceae
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	Rubiaceae
<i>Galium pseudohelveticum</i> Ehrend.	Rubiaceae
<i>Galium pusillum</i> L.	Rubiaceae
<i>Galium rotundifolium</i> L.	Rubiaceae
<i>Galium saxosum</i> (Chaix) Breistr.	Rubiaceae
<i>Galium spurium</i> L. subsp. <i>tenerum</i> (Schleich. ex Gaudin) Kerguélen	Rubiaceae
<i>Galium timeroyi</i> Jordan	Rubiaceae
<i>Galium verum</i> L.	Rubiaceae
<i>Galium verum</i> L. subsp. <i>verum</i>	Rubiaceae
<i>Genista cinerea</i> (Vill.) DC.	Fabaceae
<i>Genista cinerea</i> (Vill.) DC. subsp. <i>cinerea</i>	Fabaceae
<i>Genista pilosa</i> L.	Fabaceae
<i>Gentiana acaulis</i> L.	Gentianaceae
<i>Gentiana angustifolia</i> Vill.	Gentianaceae
<i>Gentiana cruciata</i> L.	Gentianaceae
<i>Gentiana delphinensis</i> (Beauverd) Holub	Gentianaceae
<i>Gentiana lutea</i> L.	Gentianaceae
<i>Gentiana punctata</i> L.	Gentianaceae
<i>Gentiana verna</i> L.	Gentianaceae
<i>Gentianella campestris</i> (L.) Börner	Gentianaceae
<i>Gentianella campestris</i> (L.) Börner subsp. <i>campestris</i>	Gentianaceae
<i>Gentianella ciliata</i> (L.) Borckh.	Gentianaceae
<i>Geranium nodosum</i> L.	Geraniaceae
<i>Geranium phaeum</i> L.	Geraniaceae
<i>Geranium pyrenaicum</i> Burm. fil.	Geraniaceae
<i>Geranium rivulare</i> Vill.	Geraniaceae
<i>Geranium robertianum</i> L.	Geraniaceae
<i>Geranium sanguineum</i> L.	Geraniaceae
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	Geraniaceae
<i>Geum montanum</i> L.	Rosaceae
<i>Geum rivale</i> L.	Rosaceae
<i>Geum urbanum</i> L.	Rosaceae
<i>Globularia bisnagarica</i> L.	Globulariaceae
<i>Globularia cordifolia</i> L.	Globulariaceae
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.	Orchidaceae
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br. in Aiton fil.	Orchidaceae
<i>Gypsophila repens</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Hedera helix</i> L.	Araliaceae
<i>Hedysarum boutignyanum</i> (Camus) Alleiz.	Fabaceae
<i>Helianthemum apenninum</i> (L.) Miller	Cistaceae
<i>Helianthemum grandiflorum</i> (Scop.) DC. in Lam. & DC.	Cistaceae
<i>Helianthemum grandiflorum</i> (Scop.) DC. in Lam. & DC. subsp. <i>glabrum</i> (Koch) Raynaud	Cistaceae
<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Miller	Cistaceae
<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Miller subsp. <i>nummularium</i>	Cistaceae
<i>Helianthemum oelandicum</i> (L.) DC.	Cistaceae
<i>Helianthemum oelandicum</i> (L.) DC. subsp. <i>italicum</i> (L.) Cesati	Cistaceae
<i>Helictotrichon sedenense</i> (DC.) Holub	Poaceae
<i>Helictotrichon sedenense</i> (DC.) Holub subsp. <i>sedenense</i>	Poaceae
<i>Helictotrichon sempervirens</i> (Vill.) Pilger	Poaceae
<i>Helictotrichon setaceum</i> (Vill.) Henrard	Poaceae
<i>Helleborus foetidus</i> L.	Ranunculaceae
<i>Helleborus viridis</i> L.	Ranunculaceae
<i>Hepatica nobilis</i> Schreber	Ranunculaceae
<i>Heracleum pumilum</i> Vill.	Apiaceae
<i>Heracleum sphondylium</i> L.	Apiaceae

<i>Heracleum sphondylium</i> L. subsp. <i>elegans</i> (Crantz) Schübler & Martens	Apiaceae
<i>Herniaria incana</i> Lam.	Illecebraceae
<i>Hieracium amplexicaule</i> L. gr.	Asteraceae
<i>Hieracium aphyllum</i> Naegeli & Peter gr.	Asteraceae
<i>Hieracium bifidum</i> Kit. gr.	Asteraceae
<i>Hieracium caesioides</i> Arvet-Touvet gr.	Asteraceae
<i>Hieracium caesium</i> (Fries) Fries	Asteraceae
<i>Hieracium cephalotes</i> Arvet-Touvet gr.	Asteraceae
<i>Hieracium chondrillifolium</i> Fries gr.	Asteraceae
<i>Hieracium cydonifolium</i> Vill. gr.	Asteraceae
<i>Hieracium cymosum</i> L.	Asteraceae
<i>Hieracium dasytrichum</i> Arvet-Touvet gr.	Asteraceae
<i>Hieracium dentatum</i> Hoppe	Asteraceae
<i>Hieracium epimedium</i> Fries gr.	Asteraceae
<i>Hieracium flagelliferum</i> Ravaud gr.	Asteraceae
<i>Hieracium glaciale</i> Reyn.	Asteraceae
<i>Hieracium glaucinum</i> Jordan gr.	Asteraceae
<i>Hieracium humile</i> Jacq. gr.	Asteraceae
<i>Hieracium juranum</i> Fries gr.	Asteraceae
<i>Hieracium vulgatum</i> Fries gr.	Asteraceae
<i>Hieracium lactucella</i> Wallr.	Asteraceae
<i>Hieracium lanatum</i> Vill. subsp. <i>liottardi</i> Arvet-Touvet	Asteraceae
<i>Hieracium lawsonii</i> Vill. gr.	Asteraceae
<i>Hieracium leiopogon</i> Gren. ex Verlot gr.	Asteraceae
<i>Hieracium murorum</i> L.	Asteraceae
<i>Hieracium niphostribes</i> Peter	Asteraceae
<i>Hieracium peleterianum</i> Mérat	Asteraceae
<i>Hieracium pellitum</i> Fries gr.	Asteraceae
<i>Hieracium piliferum</i> Hoppe gr.	Asteraceae
<i>Hieracium pilosella</i> L.	Asteraceae
<i>Hieracium piloselloides</i> Vill.	Asteraceae
<i>Hieracium plantagineum</i> (Arvet-Touvet) Arvet-Touvet gr.	Asteraceae
<i>Hieracium prenanthoides</i> Vill. gr.	Asteraceae
<i>Hieracium pulmonarioides</i> Vill. gr. <i>amplexicaule</i>	Asteraceae
<i>Hieracium scorzonerifolium</i> Vill. gr.	Asteraceae
<i>Hieracium verbascifolium</i> Vill. gr.	Asteraceae
<i>Hieracium tomentosum</i> L. [1755]	Asteraceae
<i>Hieracium valdepilosum</i> Vill. gr.	Asteraceae
<i>Hieracium villosum</i> Jacq. gr.	Asteraceae
<i>Hieracium x-sciadophorum</i> Naegeli & Peter	Asteraceae
<i>Hippocrepis comosa</i> L.	Fabaceae
<i>Hippocrepis emerus</i> (L.) P. Lassen	Fabaceae
<i>Hippophaë rhamnoides</i> L. subsp. <i>fluviatilis</i> van Soest	Elaeagnaceae
<i>Homogyne alpina</i> (L.) Cass.	Asteraceae
<i>Hordelymus europaeus</i> (L.) C.O. Harz	Poaceae
<i>Hypericum hyssopifolium</i> Chaix	Hypericaceae
<i>Hypericum montanum</i> L.	Hypericaceae
<i>Hypericum perforatum</i> L.	Hypericaceae
<i>Hypericum richeri</i> Vill.	Hypericaceae
<i>Hypochaeris maculata</i> L.	Asteraceae
<i>Hyssopus officinalis</i> L.	Lamiaceae
<i>Iberis aurosica</i> Chaix subsp. <i>aurosica</i>	Brassicaceae
<i>Iberis stricta</i> Jordan subsp. <i>stricta</i>	Brassicaceae
<i>Ilex aquifolium</i> L.	Aquifoliaceae
<i>Inula bifrons</i> (L.) L.	Asteraceae
<i>Inula montana</i> L.	Asteraceae
<i>Jasminum fruticans</i> L.	Oleaceae
<i>Juncus effusus</i> L.	Juncaceae



<i>Juncus inflexus</i> L.	Juncaceae
<i>Juniperus communis</i> L.	Cupressaceae
<i>Juniperus sabina</i> L.	Cupressaceae
<i>Juniperus sibirica</i> Loddiges in Burgsd.	Cupressaceae
<i>Juniperus thurifera</i> L.	Cupressaceae
<i>Katapsuxis silaifolium</i> (Jacq.) Raf.	Apiaceae
<i>Kerneria saxatilis</i> (L.) Sweet	Brassicaceae
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coulter	Dipsacaceae
<i>Knautia dipsacifolia</i> Kreutzer	Dipsacaceae
<i>Knautia mollis</i> Jordan	Dipsacaceae
<i>Knautia subcanescens</i> Jordan	Dipsacaceae
<i>Kobresia myosuroides</i> (Vill.) Fiori	Cyperaceae
<i>Poa glauca</i> Vahl	Poaceae
<i>Koeleria pyramidata</i> (Lam.) P. Beauv.	Poaceae
<i>Koeleria vallesiana</i> (Honckeny) Gaudin	Poaceae
<i>Laburnum alpinum</i> (Miller) Berchtold & J. Presl	Fabaceae
<i>Laburnum anagyroides</i> Medik.	Fabaceae
<i>Lactuca perennis</i> L.	Asteraceae
<i>Lactuca quercina</i> L.	Asteraceae
<i>Lamium maculatum</i> L.	Lamiaceae
<i>Lapsana communis</i> L. subsp. <i>communis</i>	Asteraceae
<i>Larix decidua</i> Miller	Pinaceae
<i>Laserpitium gallicum</i> L.	Apiaceae
<i>Laserpitium latifolium</i> L.	Apiaceae
<i>Laserpitium siler</i> L.	Apiaceae
<i>Lathraea squamaria</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Lathyrus latifolius</i> L.	Fabaceae
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Fabaceae
<i>Lathyrus setifolius</i> L.	Fabaceae
<i>Lathyrus sylvestris</i> L.	Fabaceae
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	Fabaceae
<i>Lavandula angustifolia</i> Miller	Lamiaceae
<i>Lavandula angustifolia</i> Miller subsp. <i>angustifolia</i>	Lamiaceae
<i>Leontodon crispus</i> Vill.	Asteraceae
<i>Leontodon hirtus</i> L.	Asteraceae
<i>Leontodon hispidus</i> L.	Asteraceae
<i>Leontodon hispidus</i> L. subsp. <i>alpinus</i> (Jacq.) Finch & P.D. Sell	Asteraceae
<i>Leontodon hispidus</i> L. subsp. <i>hispidus</i>	Asteraceae
<i>Leontodon hyoseroides</i> Welw. ex Reichenb.	Asteraceae
<i>Leontopodium alpinum</i> Cass.	Asteraceae
<i>Lepidium villarsii</i> Gren. & Godron subsp. <i>villarsii</i>	Brassicaceae
<i>Leucanthemopsis alpina</i> (L.) Heywood	Asteraceae
<i>Leucanthemum adustum</i> (Koch) Gremler	Asteraceae
<i>Leucanthemum atratum</i> (Jacq.) DC.	Asteraceae
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	Asteraceae
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Oleaceae
<i>Lilium bulbiferum</i> L. var. <i>croceum</i> (Chaix) Pers.	Liliaceae
<i>Lilium martagon</i> L.	Liliaceae
<i>Linaria supina</i> (L.) Chaz.	Scrophulariaceae
<i>Linum alpinum</i> Jacq.	Linaceae
<i>Linum catharticum</i> L.	Linaceae
<i>Linum narbonense</i> L.	Linaceae
<i>Linum suffruticosum</i> L. subsp. <i>appressum</i> (A. Caballero) Rivas Martínez	Linaceae
<i>Linum tenuifolium</i> L.	Linaceae
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	Orchidaceae
<i>Lithospermum arvense</i> L.	Boraginaceae
<i>Lithospermum permixtum</i> Jordan in F.W. Schultz	Boraginaceae
<i>Lomelosia graminifolia</i> (L.) Greuter & Burdet subsp. <i>graminifolia</i>	Dipsacaceae

<i>Lonicera alpigena</i> L.	Caprifoliaceae
<i>Lonicera nigra</i> L.	Caprifoliaceae
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	Caprifoliaceae
<i>Lotus alpinus</i> (DC.) Schleicher ex Ramond	Fabaceae
<i>Lotus corniculatus</i> L.	Fabaceae
<i>Lotus delortii</i> Timb.-Lagr. Ex F.W. Schultz	Fabaceae
<i>Luzula campestris</i> (Ehrh.) Lej.	Juncaceae
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	Juncaceae
<i>Luzula nivea</i> (L.) DC.	Juncaceae
<i>Luzula nutans</i> (Vill.) Duval-Jouve	Juncaceae
<i>Luzula sylvatica</i> (Hudson) Gaudin	Juncaceae
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	Convallariaceae
<i>Malus domestica</i> Borckh.	Rosaceae
<i>Malus sylvestris</i> Miller	Rosaceae
<i>Medicago falcata</i> L.	Fabaceae
<i>Medicago lupulina</i> L.	Fabaceae
<i>Melampyrum velebeticum</i> Borb s	Scrophulariaceae
<i>Melica ciliata</i> L.	Poaceae
<i>Melica nutans</i> L.	Poaceae
<i>Melica uniflora</i> Retz.	Poaceae
<i>Melittis melissophyllum</i> L.	Lamiaceae
<i>Mercurialis perennis</i> L.	Euphorbiaceae
<i>Milium effusum</i> L.	Poaceae
<i>Minuartia rostrata</i> (Pers.) Reichenb.	Caryophyllaceae
<i>Minuartia rubra</i> (Scop.) McNeill	Caryophyllaceae
<i>Minuartia verna</i> (L.) Hiern	Caryophyllaceae
<i>Moehringia muscosa</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	Caryophyllaceae
<i>Molinea caerulea</i> (L.) Moesnh	Poaceae
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray	Ericaceae
<i>Monotropa hypopitys</i> L.	Ericaceae
<i>Muscari neglectum</i> Guss. ex Ten.	Liliaceae
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.	Asteraceae
<i>Myosotis alpestris</i> F.W. Schmidt	Boraginaceae
<i>Myosotis arvensis</i> Hill	Boraginaceae
<i>Myosotis decumbens</i> Host	Boraginaceae
<i>Myosotis sylvatica</i> Hoffm.	Boraginaceae
<i>Narcissus poeticus</i> L.	Amaryllidaceae
<i>Nardus stricta</i> L.	Poaceae
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) L.C.M. Richard	Orchidaceae
<i>Nepeta nepetella</i> L.	Lamiaceae
<i>Nepeta nuda</i> L.	Lamiaceae
<i>Nigritella nigra</i> (L.) Reichenb. fil.	Orchidaceae
<i>Nigritella rhellicani</i> Teppner & Klein [1990]	Orchidaceae
<i>Noccaea alpestris</i> (Jacq.) Kerguélen	Brassicaceae
<i>Noccaea brachypetala</i> (Jordan) F.K. Meyer	Brassicaceae
<i>Omalotheca sylvatica</i> (L.) Schultz Bip. & F.W. Schultz	Asteraceae
<i>Onobrychis montana</i> DC.	Fabaceae
<i>Onobrychis saxatilis</i> (L.) Lam.	Fabaceae
<i>Onobrychis supina</i> (Chaix) DC.	Fabaceae
<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	Fabaceae
<i>Ononis cristata</i> Miller	Fabaceae
<i>Ononis fruticosa</i> L.	Fabaceae
<i>Ononis natrix</i> L.	Fabaceae
<i>Ononis natrix</i> L. subsp. <i>natrix</i>	Fabaceae
<i>Ononis pusilla</i> L.	Fabaceae
<i>Ononis rotundifolia</i> L.	Fabaceae
<i>Ononis spinosa</i> L.	Fabaceae

<i>Ononis spinosa</i> L. subsp. <i>maritima</i> (Dumort. ex Piré) P. Fourn. var. <i>maritima</i>	Fabaceae
<i>Ononis striata</i> Gouan	Fabaceae
<i>Ophrys fuciflora</i> (F.W. Schmidt) Moench	Orchidaceae
<i>Ophrys fuciflora</i> (F.W. Schmidt) Moench subsp. <i>fuciflora</i>	Orchidaceae
<i>Ophrys insectifera</i> L.	Orchidaceae
<i>Orchis mascula</i> (L.) L.	Orchidaceae
<i>Orchis pallens</i> L.	Orchidaceae
<i>Orchis ustulata</i> L.	Orchidaceae
<i>Origanum vulgare</i> L.	Lamiaceae
<i>Ornithogalum umbellatum</i> L.	Hyacinthaceae
<i>Orobanche caryophyllacea</i> Sm.	Scrophulariaceae
<i>Orobanche gracilis</i> Sm.	Scrophulariaceae
<i>Orobanche major</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Orobanche reticulata</i> Wallr.	Scrophulariaceae
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	Ericaceae
<i>Oxalis acetosella</i> L.	Oxalidaceae
<i>Oxytropis amethystea</i> Arvet-Touvet	Fabaceae
<i>Oxytropis campestris</i> (L.) DC.	Fabaceae
<i>Oxytropis helvetica</i> Scheele	Fabaceae
<i>Oxytropis pilosa</i> (L.) DC.	Fabaceae
<i>Papaver alpinum</i> L.	Papaveraceae
<i>Papaver aurantiacum</i> Loisel. [1809]	Papaveraceae
<i>Papaver dubium</i> L.	Papaveraceae
<i>Paradisea liliastrum</i> (L.) Bertol.	Asphodelaceae
<i>Paris quadrifolia</i> L.	Trilliaceae
<i>Paronychia kapela</i> (Hacq.) Kerner	Illecebraceae
<i>Paronychia kapela</i> (Hacq.) Kerner subsp. <i>kapela</i>	Illecebraceae
<i>Paronychia kapela</i> (Hacq.) Kerner subsp. <i>serpyllifolia</i> (Chaix) Graebner	Illecebraceae
<i>Pedicularis comosa</i> L. subsp. <i>comosa</i>	Scrophulariaceae
<i>Pedicularis foliosa</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Pedicularis gyroflexa</i> Vill. in Chaix	Scrophulariaceae
<i>Petasites albus</i> (L.) Gaertner	Asteraceae
<i>Petrocallis pyrenaica</i> (L.) R. Br.	Brassicaceae
<i>Phleum alpinum</i> L.	Poaceae
<i>Phleum alpinum</i> L. subsp. <i>rhaeticum</i> Humphries	Poaceae
<i>Phleum pratense</i> L.	Poaceae
<i>Phleum pratense</i> L. subsp. <i>serotinum</i> (Jordan) Berher	Poaceae
<i>Phyteuma charmelii</i> Vill.	Campanulaceae
<i>Phyteuma orbiculare</i> L.	Campanulaceae
<i>Phyteuma spicatum</i> L.	Campanulaceae
<i>Phyteuma spicatum</i> L. subsp. <i>spicatum</i>	Campanulaceae
<i>Picris hieracioides</i> L.	Asteraceae
<i>Pimpinella major</i> (L.) Hudson	Apiaceae
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	Apiaceae
<i>Pinus nigra</i> Arnold	Pinaceae
<i>Pinus nigra</i> Arnold subsp. <i>nigra</i>	Pinaceae
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Pinaceae
<i>Pinus uncinata</i> Ramond ex DC. [1805], et non Miller	Pinaceae
<i>Plantago alpina</i> L.	Plantaginaceae
<i>Plantago argentea</i> Chaix	Plantaginaceae
<i>Plantago atrata</i> Hoppe	Plantaginaceae
<i>Plantago atrata</i> Hoppe subsp. <i>atrata</i>	Plantaginaceae
<i>Plantago atrata</i> Hoppe subsp. <i>fuscescens</i> (Jordan) Pilger	Plantaginaceae
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginaceae
<i>Plantago major</i> L.	Plantaginaceae
<i>Plantago maritima</i> L. subsp. <i>serpentina</i> (All.) Arcangeli	Plantaginaceae
<i>Plantago media</i> L.	Plantaginaceae
<i>Plantago sempervirens</i> Crantz	Plantaginaceae

<i>Platanthera bifolia</i> (L.) L.C.M. Richard	Orchidaceae
<i>Platanthera chlorantha</i> (Custer) Reichenb.	Orchidaceae
<i>Poa alpina</i> L.	Poaceae
<i>Poa angustifolia</i> L.	Poaceae
<i>Poa annua</i> L.	Poaceae
<i>Poa badensis</i> Haenke ex Willd. subsp. <i>xerophila</i> (Br.-Bl.) Kerguélen	Poaceae
<i>Poa badensis</i> Haenke ex Willd. subsp. <i>xerophila</i> (Br.-Bl.) Kerguélen var. <i>multiflora</i> (Gaudin) Kerguélen	Poaceae
<i>Poa bulbosa</i> L.	Poaceae
<i>Poa cenisia</i> All.	Poaceae
<i>Poa chaixii</i> Vill. in Gilib.	Poaceae
<i>Poa nemoralis</i> L.	Poaceae
<i>Poa pratensis</i> L.	Poaceae
<i>Poa trivialis</i> L.	Poaceae
<i>Polygala alpestris</i> Reichenb.	Polygalaceae
<i>Polygala alpina</i> (DC.) Steudel	Polygalaceae
<i>Polygala calcarea</i> F.W. Schultz	Polygalaceae
<i>Polygala comosa</i> Schkuhr	Polygalaceae
<i>Polygonatum odoratum</i> (Miller) Druce	Convallariaceae
<i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All.	Convallariaceae
<i>Polygonum persicaria</i> L.	Polygonaceae
<i>Polygonum viviparum</i> L.	Polygonaceae
<i>Polypodium vulgare</i> L.	Polypodiaceae
<i>Polystichum lonchitis</i> (L.) Roth	Dryopteridaceae
<i>Populus tremula</i> L.	Salicaceae
<i>Potentilla argentea</i> L.	Rosaceae
<i>Potentilla aurea</i> L.	Rosaceae
<i>Potentilla cinerea</i> Chaix ex Vill.	Rosaceae
<i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) G. Beck ex Fritsch	Rosaceae
<i>Potentilla grandiflora</i> L.	Rosaceae
<i>Potentilla heptaphylla</i> L.	Rosaceae
<i>Potentilla intermedia</i> L.	Rosaceae
<i>Potentilla neumanniana</i> Reichenb.	Rosaceae
<i>Potentilla nivalis</i> Lapeyr.	Rosaceae
<i>Potentilla pusilla</i> Host	Rosaceae
<i>Potentilla recta</i> L.	Rosaceae
<i>Potentilla rupestris</i> L.	Rosaceae
<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke	Rosaceae
<i>Prenanthes purpurea</i> L.	Asteraceae
<i>Primula elatior</i> (L.) Hill	Primulaceae
<i>Primula hirsuta</i> All.	Primulaceae
<i>Primula veris</i> L.	Primulaceae
<i>Primula veris</i> L. subsp. <i>canescens</i> (Opiz) Hayek ex Lüdi	Primulaceae
<i>Primula x variabilis</i> Goupil	Primulaceae
<i>Prunella grandiflora</i> (L.) Scholler	Lamiaceae
<i>Prunella vulgaris</i> L.	Lamiaceae
<i>Prunus avium</i> L.	Rosaceae
<i>Prunus mahaleb</i> L.	Rosaceae
<i>Prunus spinosa</i> L.	Rosaceae
<i>Ptychotis saxifraga</i> (L.) Loret & Barrandon	Apiaceae
<i>Pulmonaria angustifolia</i> L.	Boraginaceae
<i>Pulsatilla alpina</i> (L.) Delarbre	Ranunculaceae
<i>Pulsatilla alpina</i> (L.) Delarbre subsp. <i>alpina</i>	Ranunculaceae
<i>Pulsatilla halleri</i> (All.) Willd. subsp. <i>halleri</i>	Ranunculaceae
<i>Pulsatilla montana</i> (Hoppe) Reichenb.	Ranunculaceae
<i>Pulsatilla vernalis</i> (L.) Miller	Ranunculaceae
<i>Pulsatilla vulgaris</i> Miller	Ranunculaceae
<i>Pyrola chlorantha</i> Swartz	Ericaceae

<i>Pyrola minor</i> L.	Ericaceae
<i>Pyrus pyrastrer</i> (L.) Burgsd.	Rosaceae
<i>Quercus humilis</i> Miller	Fagaceae
<i>Ranunculus aconitifolius</i> L.	Ranunculaceae
<i>Ranunculus acris</i> L. subsp. <i>friesianus</i> (Jordan) Syme	Ranunculaceae
<i>Ranunculus aduncus</i> Gren.	Ranunculaceae
<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	Ranunculaceae
<i>Ranunculus carinthiacus</i> Hoppe in Sturm	Ranunculaceae
<i>Ranunculus gramineus</i> L.	Ranunculaceae
<i>Ranunculus grenierianus</i> Jordan ex F.W. Schulz	Ranunculaceae
<i>Ranunculus kuepferi</i> Greuter & Burdet	Ranunculaceae
<i>Ranunculus lanuginosus</i> L.	Ranunculaceae
<i>Ranunculus montanus</i> Willd.	Ranunculaceae
<i>Ranunculus platanifolius</i> L.	Ranunculaceae
<i>Ranunculus polyanthemoides</i> Boreau	Ranunculaceae
<i>Ranunculus repens</i> L.	Ranunculaceae
<i>Ranunculus seguieri</i> Vill. subsp. <i>seguieri</i>	Ranunculaceae
<i>Ranunculus tuberosus</i> Lapeyr.	Ranunculaceae
<i>Reseda lutea</i> L.	Resedaceae
<i>Reseda phyteuma</i> L.	Resedaceae
<i>Rhamnus alpina</i> L.	Rhamnaceae
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	Rhamnaceae
<i>Rhamnus catharticus</i> var. <i>hydiensis</i>	Rhamnaceae
<i>Rhamnus pumila</i> Turra	Rhamnaceae
<i>Rhinanthus alectorolophus</i> (Scop.) Pollich	Scrophulariaceae
<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	Ericaceae
<i>Ribes alpinum</i> L.	Grossulariaceae
<i>Ribes uva-crispa</i> L.	Grossulariaceae
<i>Roegneria canina</i> (L.) Nevski	Poaceae
<i>Rosa agrestis</i> Savi	Rosaceae
<i>Rosa canina</i> L.	Rosaceae
<i>Rosa elliptica</i> Tausch	Rosaceae
<i>Rosa micrantha</i> Sm.	Rosaceae
<i>Rosa villosa</i> L.	Rosaceae
<i>Rosa montana</i> Chaix	Rosaceae
<i>Rosa pendulina</i> L.	Rosaceae
<i>Rosa pimpinellifolia</i> L.	Rosaceae
<i>Rosa vogasiaca</i> Desportes	Rosaceae
<i>Rubus idaeus</i> L.	Rosaceae
<i>Rubus saxatilis</i> L.	Rosaceae
<i>Rumex acetosa</i> L.	Polygonaceae
<i>Rumex acetosella</i> L.	Polygonaceae
<i>Rumex arifolius</i> All.	Polygonaceae
<i>Rumex nebroides</i> Campd.	Polygonaceae
<i>Rumex scutatus</i> L.	Polygonaceae
<i>Sagina glabra</i> (Willd.) Fenzl	Caryophyllaceae
<i>Salix caprea</i> L.	Salicaceae
<i>Salix cinerea</i> L.	Salicaceae
<i>Salix daphnoides</i> Vill.	Salicaceae
<i>Salix fragilis</i> L.	Salicaceae
<i>Salix laggeri</i> Wimmer	Salicaceae
<i>Salvia glutinosa</i> L.	Lamiaceae
<i>Salvia pratensis</i> L.	Lamiaceae
<i>Sambucus ebulus</i> L.	Caprifoliaceae
<i>Sambucus racemosa</i> L.	Caprifoliaceae
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	Rosaceae
<i>Sanicula europaea</i> L.	Apiaceae
<i>Saponaria ocyroides</i> L.	Caryophyllaceae

<i>Satureja montana</i> L.	Lamiaceae
<i>Saxifraga androsacea</i> L.	Saxifragaceae
<i>Saxifraga cuneifolia</i> L.	Saxifragaceae
<i>Saxifraga exarata</i> Vill. subsp. <i>delphinensis</i> (Ravaud) Kerguelén	Saxifragaceae
<i>Saxifraga exarata</i> Vill.	Saxifragaceae
<i>Saxifraga exarata</i> Vill. subsp. <i>exarata</i>	Saxifragaceae
<i>Saxifraga exarata</i> Vill. subsp. <i>moschata</i> (Wulfen) Cavillier in Burnat	Saxifragaceae
<i>Saxifraga granulata</i> L.	Saxifragaceae
<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.	Saxifragaceae
<i>Saxifraga paniculata</i> Miller	Saxifragaceae
<i>Saxifraga rotundifolia</i> L.	Saxifragaceae
<i>Saxifraga tridactylites</i> L.	Saxifragaceae
<i>Scabiosa columbaria</i> L.	Dipsacaceae
<i>Scabiosa lucida</i> Vill.	Dipsacaceae
<i>Scorzonera austriaca</i> Willd.	Asteraceae
<i>Scorzonera hispanica</i> L.	Asteraceae
<i>Scorzonera hispanica</i> L. subsp. <i>glastifolia</i> (Willd.) Arcangeli	Asteraceae
<i>Scrophularia canina</i> L. subsp. <i>juratensis</i> (Schleich. ex Wydl.) Bonnier & L	Scrophulariaceae
<i>Scrophularia vernalis</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Scutellaria alpina</i> L.	Lamiaceae
<i>Sedum acre</i> L.	Crassulaceae
<i>Sedum album</i> L.	Crassulaceae
<i>Sedum anacampseros</i> L.	Crassulaceae
<i>Sedum atratum</i> L. subsp. <i>atratum</i>	Crassulaceae
<i>Sedum dasyphyllum</i> L.	Crassulaceae
<i>Sedum montanum</i> Perrier & Song.	Crassulaceae
<i>Sedum ochroleucum</i> Chaix	Crassulaceae
<i>Sedum rupestre</i> L.	Crassulaceae
<i>Sedum sexangulare</i> L.	Crassulaceae
<i>Sedum telephium</i> L. subsp. <i>maximum</i> (L.) Rouy & Camus [1901]	Crassulaceae
<i>Sempervivum arachnoideum</i> L.	Crassulaceae
<i>Sempervivum arachnoideum</i> L. subsp. <i>arachnoideum</i>	Crassulaceae
<i>Sempervivum calcareum</i> Jordan	Crassulaceae
<i>Sempervivum montanum</i> L.	Crassulaceae
<i>Sempervivum tectorum</i> L.	Crassulaceae
<i>Senecio doronicum</i> (L.) L.	Asteraceae
<i>Senecio jacobaea</i> L.	Asteraceae
<i>Senecio ovatus</i> (G. Gaertner, B. Meyer & Scherb.) Will	Asteraceae
<i>Senecio ovatus</i> (G. Gaertner, B. Meyer & Scherb.) Will subsp. <i>ovatus</i>	Asteraceae
<i>Senecio viscosus</i> L.	Asteraceae
<i>Serratula nudicaulis</i> (L.) DC.	Asteraceae
<i>Serratula tinctoria</i> L.	Asteraceae
<i>Serratula tinctoria</i> L. subsp. <i>tinctoria</i>	Asteraceae
<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch	Apiaceae
<i>Seseli montanum</i> L.	Apiaceae
<i>Sesleria caerulea</i> (L.) Ard., non sensu 4	Poaceae
<i>Sideritis hyssopifolia</i> L.	Lamiaceae
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.	Caryophyllaceae
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq. subsp. <i>longiscapa</i> Vierh.	Caryophyllaceae
<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv.	Caryophyllaceae
<i>Silene flos-jovis</i> (L.) Greuter & Burdet	Caryophyllaceae
<i>Silene italica</i> (L.) Pers.	Caryophyllaceae
<i>Silene nutans</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Silene otites</i> (L.) Wibel	Caryophyllaceae
<i>Silene saxifraga</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	Caryophyllaceae
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke subsp. <i>prostrata</i> (Gaudin) Chater & Walters	Caryophyllaceae
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke subsp. <i>vulgaris</i>	Caryophyllaceae

<i>Soldanella alpina</i> L.	Primulaceae
<i>Solidago virgaurea</i> L.	Asteraceae
<i>Solidago virgaurea</i> L. subsp. <i>alpestris</i> (Waldst. & Kit. ex Walld.) Gremlt	Asteraceae
<i>Solidago virgaurea</i> L. subsp. <i>virgaurea</i>	Asteraceae
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Asteraceae
<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz	Rosaceae
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Rosaceae
<i>Sorbus domestica</i> L.	Rosaceae
<i>Sorbus mougeotii</i> Soyer-Willemet & Godron	Rosaceae
<i>Stachys alpina</i> L.	Lamiaceae
<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trévisan	Lamiaceae
<i>Stachys recta</i> L.	Lamiaceae
<i>Stachys sylvatica</i> L.	Lamiaceae
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	Caryophyllaceae
<i>Stellaria nemorum</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Stellaria nemorum</i> L. subsp. <i>montana</i> Berher	Caryophyllaceae
<i>Stellaria nemorum</i> L. subsp. <i>nemorum</i>	Caryophyllaceae
<i>Stemmacantha heleniifolia</i> (Godron & Gren.) Dittr.	Asteraceae
<i>Stemmacantha heleniifolia</i> (Godron & Gren.) Dittr. subsp. <i>heleniifolia</i>	Asteraceae
<i>Stipa pennata</i> L.	Poaceae
<i>Symphytum tuberosum</i> L.	Boraginaceae
<i>Tamus communis</i> L.	Dioscoreaceae
<i>Tanacetum corymbosum</i> (L.) Schultz Bip.	Asteraceae
<i>Taraxacum officinale</i> Weber	Asteraceae
<i>Taxus baccata</i> L.	Taxaceae
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	Lamiaceae
<i>Teucrium montanum</i> L.	Lamiaceae
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L. subsp. <i>aquilegifolium</i>	Ranunculaceae
<i>Thalictrum foetidum</i> L.	Ranunculaceae
<i>Thalictrum minus</i> L.	Ranunculaceae
<i>Thalictrum minus</i> L. subsp. <i>majus</i> (Crantz) Hooker fil.	Ranunculaceae
<i>Thalictrum minus</i> L. subsp. <i>minus</i>	Ranunculaceae
<i>Thalictrum minus</i> L. subsp. <i>pubescens</i> Arcangeli	Ranunculaceae
<i>Thesium alpinum</i> L.	Santalaceae
<i>Thesium linophyllum</i> L.	Santalaceae
<i>Thesium pyrenaicum</i> Pourret	Santalaceae
<i>Thlaspi arvense</i> L.	Brassicaceae
<i>Thymus oenipontanus</i> H. Braun	Lamiaceae
<i>Thymus polytrichus</i> Borb s 2	Lamiaceae
<i>Thymus praecox</i> Opiz	Lamiaceae
<i>Thymus pulegioides</i> L.	Lamiaceae
<i>Thymus serpyllum</i> L.	Lamiaceae
<i>Thymus vulgaris</i> L.	Lamiaceae
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	Tiliaceae
<i>Tolpis staticifolia</i> (All.) Schultz Bip.	Asteraceae
<i>Tragopogon crocifolius</i> L.	Asteraceae
<i>Tragopogon porrifolius</i> L.	Asteraceae
<i>Tragopogon pratensis</i> L.	Asteraceae
<i>Tragopogon pratensis</i> L. subsp. <i>pratensis</i>	Asteraceae
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Reichenb.	Orchidaceae
<i>Trifolium alpestre</i> L.	Fabaceae
<i>Trifolium arvense</i> L.	Fabaceae
<i>Trifolium aureum</i> Pollich	Fabaceae
<i>Trifolium dubium</i> Sm.	Fabaceae
<i>Trifolium medium</i> L.	Fabaceae
<i>Trifolium montanum</i> L.	Fabaceae
<i>Trifolium ochroleucon</i> Hudson	Fabaceae
<i>Trifolium pratense</i> L.	Fabaceae

<i>Trifolium pratense</i> L. subsp. <i>nivale</i> (Koch) Cesati [1844]	Fabaceae
<i>Trifolium pratense</i> L. subsp. <i>pratense</i>	Fabaceae
<i>Trifolium repens</i> L.	Fabaceae
<i>Trifolium rubens</i> L.	Fabaceae
<i>Trifolium thalii</i> Vill.	Fabaceae
<i>Trinia glauca</i> (L.) Dumort.	Apiaceae
<i>Trisetum distichophyllum</i> (Vill.) P. Beauv. ex Roemer &	Poaceae
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P. Beauv.	Poaceae
<i>Trochiscanthes nodiflora</i> (All.) Koch	Apiaceae
<i>Trollius europaeus</i> L.	Ranunculaceae
<i>Tulipa australis</i> Link	Liliaceae
<i>Tussilago farfara</i> L.	Asteraceae
<i>Ulmus glabra</i> Hudson	Ulmaceae
<i>Urtica dioica</i> L.	Urticaceae
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Ericaceae
<i>Valeriana montana</i> L.	Valerianaceae
<i>Valeriana salunca</i> All.	Valerianaceae
<i>Valeriana tripteris</i> L.	Valerianaceae
<i>Valeriana tuberosa</i> L.	Valerianaceae
<i>Veratrum album</i> L.	Melanthiaceae
<i>Verbascum chaixii</i> Vill.	Scrophulariaceae
<i>Verbascum lychnitis</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Verbascum thapsus</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Verbena officinalis</i> L.	Verbenaceae
<i>Veronica aphylla</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Veronica austriaca</i> L. subsp. <i>teucrium</i> (L.) D.A. Webb	Scrophulariaceae
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Veronica fruticulosa</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Veronica officinalis</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Veronica persica</i> Poiret	Scrophulariaceae
<i>Veronica praecox</i> All.	Scrophulariaceae
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Veronica spicata</i> L.	Scrophulariaceae
<i>Veronica urticifolia</i> Jacq.	Scrophulariaceae
<i>Viburnum lantana</i> L.	Caprifoliaceae
<i>Vicia cracca</i> L.	Fabaceae
<i>Vicia cracca</i> L. subsp. <i>incana</i> Rouy	Fabaceae
<i>Vicia onobrychioides</i> L.	Fabaceae
<i>Vicia peregrina</i> L.	Fabaceae
<i>Vicia pyrenaica</i> Pourret	Fabaceae
<i>Vicia sativa</i> L. subsp. <i>nigra</i> (L.) Ehrh.	Fabaceae
<i>Vicia sepium</i> L.	Fabaceae
<i>Vicia sylvatica</i> L.	Fabaceae
<i>Vicia tenuifolia</i> Roth	Fabaceae
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i> Medik.	Asclepiadaceae
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i> Medik. subsp. <i>hirundinaria</i>	Asclepiadaceae
<i>Viola biflora</i> L.	Violaceae
<i>Viola calcarata</i> L.	Violaceae
<i>Viola hirta</i> L.	Violaceae
<i>Viola mirabilis</i> L.	Violaceae
<i>Viola pyrenaica</i> Ramond ex DC.	Violaceae
<i>Viola reichenbachiana</i> Jordan ex Boreau	Violaceae
<i>Viola riviniana</i> Reichenb.	Violaceae
<i>Viola rupestris</i> F.W. Schmidt subsp. <i>rupestris</i>	Violaceae
<i>Viscum album</i> L.	Viscaceae
<i>Xeranthemum inapertum</i> (L.) Moench	Asteraceae

---



## Annexe B

### Liste des taxons et de leurs traits de vies (Tab. LXIII, p.145)

Taxons	1	2	3	4	5	6	7
<i>Abies alba</i>	d	a	b	0	b	a	a
<i>Acer campestre</i>	d	b	b	a	e	a	a
<i>Acer monspessulanum</i>	d	b	a	0	0	a	a
<i>Acer opalus</i>	d	b	a	0	0	a	a
<i>Acer platanoides</i>	d	b	a	0	e	a	a
<i>Acer pseudoplatanus</i>	d	b	a	0	e	a	a
<i>Achillea macrophylla</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Achillea millefolium</i>	c	d	a	b	e	a	a
<i>Achnatheron calamagrostis</i>	c	d	d	0	0	0	0
<i>Acinos alpinus</i>	c	c	0	0	0	0	0
<i>Acinos arvensis</i>	a	f	d	0	0	0	0
<i>Aconitum lycoctonum subsp. vulparia</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Aconitum variegatum subsp. paniculatum</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Actaea spicata</i>	c	d	0	0	e	d	a
<i>Aegopodium podagraria</i>	c	d	a	c	e	b	a
<i>Agrostis alpina</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Agrostis capillaris</i>	c	d	a	b	e	a	c
<i>Agrostis stolonifera</i>	c	d	a	b	e	a	b
<i>Ajuga reptans</i>	c	d	a	b	d	d	b
<i>Alchemilla alpina</i>	c	d	0	0	d	0	a
<i>Alchemilla plicatula</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Alchemilla xanthochlora</i>	c	d	0	0	d	0	0
<i>Allium flavum</i>	c	e	c	0	0	a	0
<i>Allium lusitanicum</i>	c	e	0	0	0	a	0
<i>Allium narcissiflorum</i>	c	e	0	0	0	a	0
<i>Allium sphaerocephalon</i>	c	e	d	0	d	a	a
<i>Allium ursinum</i>	c	e	b	a	d	d	a
<i>Alyssum alyssoides</i>	a	f	d	0	0	a	0
<i>Amelanchier ovalis</i>	d	b	a	0	0	d	0
<i>Androsace chaixii</i>	a	f	0	0	0	d	0
<i>Antennaria dioica</i>	c	c	0	0	d	a	a
<i>Anthericum liliago</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	c	d	b	c	e	d	a
<i>Anthriscus nitida</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Anthriscus sylvestris</i>	c	d	a	a	a	a	a
<i>Anthyllis montana</i>	c	c	c	0	0	a	0
<i>Anthyllis vulneraria</i>	e	d	d	a	e	a	a
<i>Antirrhinum latifolium</i>	c	c	c	0	0	a	0
<i>Aquilegia vulgaris</i>	c	d	b	0	d	b	0
<i>Arabis alpina</i>	c	c	0	0	a	b	a
<i>Arabis hirsuta</i>	e	f	c	b	a	a	c
<i>Arabis turrata</i>	e	d	b	0	0	a	0

<i>Arctium nemorosum</i>	b	d	d	0	0	c	0
<i>Arctostaphylos uva-ursi subsp. crassifolius</i>	d	c	b	0	c	d	a
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	a	f	d	b	a	a	c
<i>Arnica montana</i>	c	d	0	0	0	a	a
<i>Arrhenatherum elatius</i>	c	d	a	c	e	d	a
<i>Artemisia alba</i>	c	c	0	0	0	b	0
<i>Asparagus tenuifolius</i>	c	e	c	0	0	d	0
<i>Asperula cynanchica</i>	c	d	c	0	d	b	0
<i>Asperula taurina</i>	c	e	0	0	0	d	0
<i>Asphodelus albus subsp. villarsii</i>	c	e	0	0	0	d	0
<i>Asplenium ceterach</i>	c	d	d	0	a	a	0
<i>Asplenium fontanum</i>	c	d	d	0	0	a	0
<i>Asplenium ramosum</i>	c	d	0	0	e	a	0
<i>Asplenium ruta-muraria subsp. ruta-muraria</i>	c	d	d	0	0	a	0
<i>Asplenium trichomanes</i>	c	d	c	b	e	a	0
<i>Aster alpinus</i>	c	d	0	0	0	a	a
<i>Aster bellidiastrum</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Astragalus australis</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Astragalus depressus</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Astragalus monspessulanus</i>	c	d	c	0	0	b	0
<i>Astragalus sempervirens</i>	d	c	0	0	0	b	0
<i>Astrantia major</i>	c	d	0	0	e	b	0
<i>Athamanta cretensis</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Athyrium filix-femina</i>	c	d	b	b	e	a	0
<i>Avenula pratensis</i>	c	d	b	b	d	d	a
<i>Avenula pubescens</i>	c	d	b	a	d	d	a
<i>Berberis vulgaris</i>	d	b	b	0	d	d	0
<i>Biscutella cichoriifolia</i>	a	f	0	0	0	d	0
<i>Botrychium lunaria</i>	c	e	a	0	d	a	0
<i>Brachypodium pinnatum</i>	c	d	b	c	e	a	a
<i>Briza media</i>	c	d	c	c	e	a	a
<i>Bromus erectus</i>	c	d	b	b	d	d	a
<i>Bromus hordeaceus subsp. hordeaceus</i>	a	f	d	0	0	a	0
<i>Buphthalmum salicifolium</i>	c	d	0	0	0	a	b
<i>Bupleurum falcatum</i>	c	d	0	0	d	a	a
<i>Bupleurum longifolium</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Bupleurum ranunculoides</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Cacalia alliariae</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Cacalia alpina</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Calamagrostis varia</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Calamintha grandiflora</i>	c	e	0	0	0	0	0
<i>Campanula glomerata</i>	c	d	b	0	d	a	0
<i>Campanula medium</i>	a	f	b	0	0	a	0
<i>Campanula persicifolia</i>	c	d	b	0	a	a	b
<i>Campanula rapunculoides</i>	c	e	0	0	d	a	b
<i>Campanula rhomboidalis</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Campanula rotundifolia</i>	c	d	c	b	d	a	a

<i>Campanula scheuchzeri</i>	c	d	0	0	0	a	a
<i>Campanula spicata</i>	b	d	0	0	0	a	0
<i>Campanula trachelium</i>	c	d	b	0	a	a	c
<i>Cardamine heptaphylla</i>	c	e	0	0	0	b	0
<i>Cardamine pentaphyllos</i>	c	e	0	0	0	b	0
<i>Carduus defloratus</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Carex alba</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Carex digitata</i>	c	d	0	0	a	0	a
<i>Carex ferruginea subsp. tenax</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Carex flacca</i>	c	e	c	0	e	b	b
<i>Carex halleriana</i>	c	d	0	0	0	c	0
<i>Carex humilis</i>	c	d	c	0	a	d	0
<i>Carex ornithopoda</i>	c	d	0	0	0	d	a
<i>Carex pairae</i>	c	d	b	0	0	d	0
<i>Carex sempervirens</i>	c	d	0	0	0	0	a
<i>Carlina acanthifolia</i>	c	d	c	0	0	a	0
<i>Carlina acaulis</i>	c	d	c	0	0	a	a
<i>Carlina acaulis subsp. caulescens</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Carum carvi</i>	a	f	0	0	d	b	a
<i>Catananche caerulea</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Centaurea leucophaea</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Centaurea montana</i>	c	d	0	0	0	a	a
<i>Centaurea scabiosa</i>	c	d	b	c	d	a	b
<i>Centaurea uniflora subsp. nervosa</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Centranthus angustifolius</i>	c	d	c	0	0	a	0
<i>Cephalanthera damasonium</i>	c	e	b	0	c	a	0
<i>Cephalanthera longifolia</i>	c	e	b	0	c	a	0
<i>Cephalanthera rubra</i>	c	e	b	0	c	a	0
<i>Cerastium arvense</i>	c	c	c	0	a	a	b
<i>Cerastium arvense subsp. strictum</i>	c	c	0	0	0	a	0
<i>Cerastium fontanum</i>	e	c	d	b	a	d	c
<i>Cerithe glabra</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Cerithe minor</i>	a	f	0	0	0	d	0
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Chaerophyllum villarsii</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	c	d	a	b	a	b	c
<i>Cirsium acaule</i>	c	d	b	0	d	a	a
<i>Cirsium arvense</i>	c	e	a	b	d	a	b
<i>Cirsium ferox</i>	c	d	d	0	0	a	0
<i>Cirsium tuberosum</i>	c	e	0	0	0	a	0
<i>Cirsium vulgare</i>	b	d	a	b	e	a	b
<i>Clematis vitalba</i>	d	b	a	0	d	a	c
<i>Clinopodium vulgare</i>	c	d	b	a	e	a	c
<i>Convallaria majalis</i>	c	e	0	0	e	d	a
<i>Convolvulus arvensis</i>	c	e	a	b	d	b	b
<i>Coronilla minima</i>	d	c	c	0	0	b	0
<i>Corylus avellana</i>	d	b	b	a	b	c	a

<i>Cotoneaster integerrimus</i>	d	b	a	0	d	d	0
<i>Cotoneaster nebrodensis</i>	d	b	b	0	0	d	0
<i>Crataegus monogyna</i>	d	b	a	0	d	d	a
<i>Crepis albida</i>	c	d	d	0	0	a	0
<i>Crepis bocconi</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Crepis pygmaea subsp. pygmaea</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Crepis pyrenaica</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Crocus versicolor</i>	c	e	c	0	0	0	0
<i>Cynoglossum officinale</i>	a	f	b	0	0	d	a
<i>Cystopteris fragilis</i>	c	d	d	b	e	a	0
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i>	d	b	a	0	0	b	0
<i>Dactylis glomerata</i>	c	d	a	c	e	a	b
<i>Dactylorhiza fuchsii subsp. fuchsii</i>	c	e	b	0	0	a	0
<i>Dactylorhiza latifolia</i>	c	e	0	0	0	a	0
<i>Daphne alpina</i>	d	b	b	0	0	d	0
<i>Daphne cneorum</i>	d	c	0	0	0	d	0
<i>Daphne mezereum</i>	d	b	0	0	e	d	0
<i>Daucus carota</i>	e	f	b	a	e	a	c
<i>Deschampsia flexuosa</i>	c	d	b	b	d	d	a
<i>Deschampsia media</i>	c	d	a	0	0	0	0
<i>Dianthus hyssopifolius</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Dianthus sylvestris</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Dianthus sylvestris subsp. longicaulis</i>	c	d	c	0	0	a	0
<i>Digitalis lutea</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Dipsacus fullonum</i>	b	f	d	0	e	a	b
<i>Draba aizoides</i>	c	c	0	0	0	b	a
<i>Dryas octopetala</i>	d	c	0	0	d	a	a
<i>Dryopteris filix-mas</i>	c	d	b	b	d	a	b
<i>Echinops ritro</i>	c	d	d	0	0	a	0
<i>Echium vulgare</i>	c	d	d	0	d	d	a
<i>Elytrigia intermedia</i>	c	e	d	0	0	0	0
<i>Epilobium angustifolium</i>	c	d	a	0	0	a	0
<i>Epilobium montanum</i>	c	d	a	b	e	a	c
<i>Epipactis helleborine</i>	c	e	c	b	c	a	0
<i>Epipactis leptochila</i>	c	e	0	0	0	0	0
<i>Epipactis microphylla</i>	c	e	b	0	0	a	0
<i>Epipogium aphyllum</i>	c	e	0	0	c	0	0
<i>Erigeron atticus</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Eryngium campestre</i>	c	d	d	0	d	a	a
<i>Eryngium spinalba</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Erysimum ochroleucum</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	c	c	b	0	d	b	c
<i>Euphorbia cyparissias</i>	c	d	d	0	d	d	c
<i>Euphorbia dulcis</i>	c	e	b	0	d	b	0
<i>Euphrasia hirtella</i>	a	f	0	0	0	0	0
<i>Euphrasia salisburgensis</i>	a	f	0	0	0	0	0
<i>Evonymus latifolius</i>	d	b	a	0	0	d	0

<i>Fagus sylvatica</i>	d	b	a	0	b	c	a
<i>Fallopia convolvulus</i>	a	f	d	b	a	a	c
<i>Festuca cinerea</i>	c	d	c	0	0	a	0
<i>Festuca halleri</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Festuca nigrescens</i>	c	d	c	0	0	d	0
<i>Festuca paniculata</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Festuca pratensis</i>	c	d	a	c	e	d	a
<i>Festuca rubra</i>	c	d	a	b	e	d	a
<i>Festuca sp.</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Festuca violacea</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Festuca violacea subsp. violacea</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Fourraea alpina</i>	c	d	b	0	0	b	0
<i>Fragaria vesca</i>	c	d	a	a	e	d	b
<i>Fraxinus excelsior</i>	d	b	a	0	d	a	a
<i>Fritillaria tubiformis</i>	c	e	0	0	0	d	0
<i>Gagea bohemica</i>	c	e	0	0	0	d	0
<i>Gagea lutea</i>	c	e	0	0	e	d	a
<i>Galeopsis tetrahit</i>	a	f	d	b	a	a	c
<i>Galium aparine</i>	a	f	a	b	e	c	a
<i>Galium aristatum</i>	c	e	b	0	0	d	0
<i>Galium boreale</i>	c	e	0	0	0	d	a
<i>Galium corrudifolium</i>	c	c	c	0	0	c	0
<i>Galium mollugo</i>	c	d	a	0	e	b	a
<i>Galium obliquum</i>	c	d	c	0	0	b	0
<i>Galium odoratum</i>	c	e	b	b	e	c	a
<i>Galium timeroyi</i>	c	f	0	0	0	0	0
<i>Galium verum</i>	c	e	b	c	d	c	a
<i>Genista cinerea</i>	d	b	b	0	0	b	0
<i>Genista pilosa</i>	d	c	c	0	0	b	a
<i>Gentiana acaulis</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Gentiana angustifolia</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Gentiana cruciata</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Gentiana lutea</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Gentiana verna</i>	c	d	0	0	d	a	a
<i>Gentiana verna subsp. verna</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Gentianella campestris subsp. campestris</i>	a	f	0	0	0	a	0
<i>Geranium nodosum</i>	c	d	0	0	d	b	0
<i>Geranium pyrenaicum</i>	c	d	a	a	0	b	c
<i>Geranium robertianum</i>	e	f	d	b	e	b	b
<i>Geranium sylvaticum</i>	c	d	0	0	d	b	a
<i>Geum urbanum</i>	c	d	b	b	d	d	a
<i>Globularia bisnagarica</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Globularia cordifolia</i>	c	c	0	0	0	a	0
<i>Gypsophila repens</i>	c	c	c	0	0	a	0
<i>Hedysarum boutignyanum</i>	c	e	0	0	0	a	0
<i>Helianthemum apenninum</i>	c	c	d	0	d	a	0
<i>Helianthemum grandiflorum</i>	c	c	0	0	0	a	0

<i>Helianthemum grandiflorum</i> subsp. <i>glabrum</i>	c	c	0	0	0	a	0
<i>Helianthemum nummularium</i>	c	c	c	a	d	c	a
<i>Helianthemum nummularium</i> subsp. <i>nummularium</i>	c	c	0	0	0	c	0
<i>Helianthemum oelandicum</i> subsp. <i>italicum</i>	c	c	d	0	0	a	0
<i>Helictotrichon sedenense</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Helictotrichon sempervirens</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Helictotrichon setaceum</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Helleborus foetidus</i>	c	c	b	0	d	d	a
<i>Hepatica nobilis</i>	c	d	b	0	0	d	a
<i>Heracleum sphondylium</i>	e	d	a	a	e	a	a
<i>Herniaria incana</i>	c	c	d	0	0	a	0
<i>Hieracium bifidum</i>	c	d	0	0	d	a	0
<i>Hieracium cymosum</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Hieracium lachenalii</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Hieracium lanatum</i> subsp. <i>liottardi</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Hieracium murorum</i>	c	d	0	0	e	a	0
<i>Hieracium pilosella</i>	c	d	b	c	d	a	b
<i>Hieracium piloselloides</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Hieracium prenanthoides</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Hieracium tomentosum</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Hieracium valdepilosum</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Hieracium villosum</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Hippocrepis comosa</i>	c	c	b	0	d	b	a
<i>Hippocrepis emerus</i>	d	b	a	0	0	b	0
<i>Homogyne alpina</i>	c	d	0	0	d	a	a
<i>Hordelymus europaeus</i>	c	d	b	0	0	d	a
<i>Hypericum hyssopifolium</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Hypericum montanum</i>	c	d	b	0	a	a	c
<i>Hypericum perforatum</i>	c	d	a	b	d	a	c
<i>Hypericum richeri</i>	c	c	0	0	0	a	0
<i>Hyssopus officinalis</i>	d	c	0	0	0	0	0
<i>Iberis stricta</i> subsp. <i>stricta</i>	e	c	0	0	0	b	0
<i>Inula bifrons</i>	b	d	a	0	0	a	0
<i>Juncus effusus</i>	c	d	b	b	a	a	c
<i>Juncus inflexus</i>	c	d	b	b	d	a	c
<i>Juniperus communis</i>	d	a	c	0	d	d	a
<i>Juniperus sabina</i>	d	a	0	0	0	d	0
<i>Juniperus sibirica</i>	d	a	0	0	0	d	0
<i>Katapsuxis silaifolium</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Knautia dipsacifolia</i>	c	d	0	0	0	d	a
<i>Koeleria pyramidata</i>	c	d	0	0	0	c	a
<i>Koeleria vallesiana</i>	c	d	c	0	0	a	0
<i>Laburnum alpinum</i>	d	b	0	0	0	b	0
<i>Laburnum anagyroides</i>	d	b	a	0	d	b	0
<i>Lactuca perennis</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Lamium maculatum</i>	c	d	a	0	0	d	0
<i>Larix decidua</i>	d	b	b	0	b	a	a

<i>Laserpitium gallicum</i>	c	d	c	0	0	b	0
<i>Laserpitium latifolium</i>	c	d	b	0	0	b	0
<i>Laserpitium siler</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Lathraea squamaria</i>	c	e	c	0	0	d	0
<i>Lathyrus latifolius</i>	c	e	b	0	0	b	0
<i>Lathyrus pratensis</i>	c	e	a	c	e	b	a
<i>Lathyrus setifolius</i>	a	f	d	0	0	b	0
<i>Lathyrus vernus</i>	c	e	b	0	0	b	a
<i>Lavandula angustifolia</i>	d	c	c	0	0	a	0
<i>Leontodon hispidus</i>	c	d	c	a	d	a	b
<i>Leontopodium alpinum</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Leucanthemopsis alpina</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Leucanthemum adustum</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Leucanthemum atratum</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Leucanthemum ircutianum</i>	c	d	a	0	0	a	0
<i>Lilium bulbiferum var. croceum</i>	c	e	0	0	0	d	0
<i>Lilium martagon</i>	c	e	b	0	d	a	a
<i>Linaria supina</i>	c	c	d	0	e	a	0
<i>Linum alpinum</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Linum catharticum</i>	e	f	d	a	e	a	c
<i>Linum suffruticosum subsp. appressum</i>	c	d	c	0	0	a	0
<i>Lomelosia graminifolia</i>	c	c	0	0	0	0	0
<i>Lonicera alpigena</i>	d	b	0	0	0	d	0
<i>Lonicera nigra</i>	d	b	0	0	0	d	a
<i>Lonicera xylosteum</i>	d	b	b	0	e	d	a
<i>Lotus alpinus</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Lotus corniculatus</i>	c	d	b	b	e	b	b
<i>Lotus delortii</i>	c	d	d	0	0	b	0
<i>Luzula campestris</i>	c	d	b	a	e	d	b
<i>Luzula multiflora</i>	c	d	c	b	0	d	b
<i>Luzula nivea</i>	c	d	a	0	0	d	0
<i>Luzula nutans</i>	c	d	a	0	0	d	0
<i>Luzula sylvatica</i>	c	d	b	c	a	d	b
<i>Medicago falcata</i>	c	d	b	0	0	b	0
<i>Medicago lupulina</i>	e	f	d	a	d	b	c
<i>Melampyrum velebeticum</i>	a	f	d	0	0	d	a
<i>Melica ciliata</i>	c	d	c	0	0	a	a
<i>Melica nutans</i>	c	e	0	0	e	a	a
<i>Melica uniflora</i>	c	e	b	a	a	d	a
<i>Melittis melissophyllum</i>	c	e	b	0	e	d	c
<i>Mercurialis perennis</i>	c	e	b	b	e	d	a
<i>Milium effusum</i>	c	e	b	b	e	d	a
<i>Minuartia rostrata</i>	b	c	c	0	0	a	0
<i>Minuartia verna</i>	c	c	c	c	a	a	c
<i>Moehringia muscosa</i>	c	c	0	0	0	a	0
<i>Moehringia trinervia</i>	e	f	d	a	a	d	b
<i>Molinia caerulea</i>	c	d	b	b	d	c	b

<i>Muscari neglectum</i>	c	e	c	0	d	a	0
<i>Mycelis muralis</i>	c	d	a	a	e	a	b
<i>Myosotis alpestris</i>	c	d	0	0	e	d	a
<i>Myosotis arvensis</i>	a	f	d	b	a	d	c
<i>Myosotis decumbens</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Nardus stricta</i>	c	d	c	a	d	d	a
<i>Neottia nidus-avis</i>	c	e	b	0	c	a	0
<i>Nepeta nepetella</i>	c	d	c	0	0	0	0
<i>Nigritella nigra</i>	c	e	0	0	0	0	0
<i>Omalotheca sylvatica</i>	c	d	0	0	d	a	c
<i>Onobrychis montana</i>	c	d	0	0	0	c	0
<i>Onobrychis saxatilis</i>	c	d	c	0	0	c	0
<i>Onobrychis supina</i>	c	d	c	0	0	c	0
<i>Onobrychis viciifolia</i>	c	d	b	0	d	c	a
<i>Ononis cristata</i>	c	c	0	0	0	0	0
<i>Ononis fruticosa</i>	d	b	a	0	0	0	0
<i>Ononis natrix</i>	c	d	d	0	0	b	0
<i>Ononis rotundifolia</i>	c	c	0	0	0	0	0
<i>Ononis spinosa subsp. maritima</i>	c	c	b	b	d	a	a
<i>Ononis striata</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Ophrys insectifera</i>	c	e	b	0	c	0	0
<i>Orchis mascula</i>	c	e	c	b	c	a	0
<i>Orchis pallens</i>	c	e	0	0	0	a	0
<i>Orchis ustulata</i>	c	e	b	0	c	a	0
<i>Origanum vulgare</i>	c	e	b	b	d	d	c
<i>Ornithogalum monticola</i>	c	e	0	0	d	0	0
<i>Orobanche gracilis</i>	c	e	c	0	0	0	0
<i>Orthilia secunda</i>	c	d	0	0	e	0	a
<i>Oxalis acetosella</i>	c	e	b	a	e	b	a
<i>Oxytropis campestris</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Oxytropis pilosa</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Paradisea liliastrum</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Paris quadrifolia</i>	c	e	0	0	e	d	a
<i>Paronychia kapela</i>	c	c	0	0	0	a	0
<i>Pedicularis comosa</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Pedicularis gyroflexa</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Petasites albus</i>	c	e	0	0	e	a	a
<i>Phleum alpinum</i>	c	d	0	0	d	b	b
<i>Phleum pratense</i>	c	d	a	c	d	d	b
<i>Phleum pratense subsp. serotinum</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Phyteuma orbiculare</i>	c	d	b	0	d	a	a
<i>Phyteuma spicatum</i>	c	d	b	0	e	a	a
<i>Phyteuma spicatum subsp. spicatum</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Picris hieracioides</i>	b	d	d	0	d	a	c
<i>Pimpinella major</i>	c	d	b	0	e	a	a
<i>Pimpinella saxifraga</i>	c	d	c	c	e	a	a
<i>Pinus nigra</i>	d	a	b	0	b	a	a



<i>Pinus sylvestris</i>	d	a	b	0	b	a	a
<i>Pinus uncinata</i>	d	a	b	0	0	a	0
<i>Plantago alpina</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Plantago argentea</i>	c	d	b	0	0	d	0
<i>Plantago atrata</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Plantago atrata subsp. atrata</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Plantago atrata subsp. fuscescens</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Plantago lanceolata</i>	c	d	a	a	d	a	b
<i>Plantago major</i>	c	d	a	a	d	a	c
<i>Plantago maritima subsp. serpentina</i>	c	d	d	0	0	a	0
<i>Plantago media</i>	c	d	a	0	d	a	b
<i>Platanthera bifolia</i>	c	e	b	0	c	a	0
<i>Poa alpina</i>	c	d	0	0	e	c	a
<i>Poa bulbosa</i>	c	d	d	0	0	b	a
<i>Poa chaixii</i>	c	d	0	0	0	c	b
<i>Poa nemoralis</i>	c	d	b	b	e	a	a
<i>Poa pratensis</i>	c	d	a	b	e	a	b
<i>Polygala alpestris</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Polygala alpina</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Polygala calcarea</i>	c	c	0	0	d	d	0
<i>Polygala comosa</i>	c	d	c	0	0	d	a
<i>Polygonatum odoratum</i>	c	e	b	0	e	d	a
<i>Polygonatum verticillatum</i>	c	e	0	0	e	d	0
<i>Polygonum persicaria</i>	a	f	d	b	e	a	c
<i>Polygonum viviparum</i>	c	d	0	0	d	0	b
<i>Polypodium vulgare</i>	c	d	c	b	e	a	0
<i>Polystichum lonchitis</i>	c	d	0	0	d	a	0
<i>Potentilla argentea</i>	c	d	0	0	d	d	c
<i>Potentilla aurea</i>	c	d	0	0	0	d	a
<i>Potentilla neumanniana</i>	c	c	b	0	d	a	b
<i>Potentilla recta</i>	c	d	0	0	0	a	a
<i>Potentilla rupestris</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Potentilla sterilis</i>	c	d	c	b	d	a	c
<i>Prenanthes purpurea</i>	c	d	a	0	0	a	0
<i>Primula elatior</i>	c	d	0	0	d	a	a
<i>Primula veris</i>	c	d	b	a	e	a	a
<i>Prunella vulgaris</i>	c	d	a	b	e	a	a
<i>Prunus avium</i>	d	b	b	c	d	d	a
<i>Prunus mahaleb</i>	d	b	a	0	0	d	0
<i>Prunus spinosa</i>	d	b	b	b	e	d	a
<i>Ptychotis saxifraga</i>	a	f	c	0	0	a	0
<i>Pulsatilla alpina</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Pulsatilla halleri</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Pulsatilla vernalis</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Pulsatilla vulgaris</i>	c	d	0	0	e	a	a
<i>Quercus humilis</i>	d	b	b	0	0	b	0
<i>Ranunculus aconitifolius</i>	c	d	0	0	0	0	0

<i>Ranunculus aduncus</i>	c	d	a	0	0	0	0
<i>Ranunculus bulbosus</i>	c	d	d	a	d	b	b
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	c	d	0	0	0	c	a
<i>Ranunculus montanus</i>	c	d	0	0	0	0	a
<i>Ranunculus platanifolius</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus repens</i>	c	d	a	b	e	a	c
<i>Ranunculus tuberosus</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Reseda lutea</i>	a	f	d	0	e	a	c
<i>Reseda phyteuma</i>	a	f	d	0	0	d	0
<i>Rhamnus alpina</i>	d	b	a	0	0	d	0
<i>Rhamnus cathartica</i>	d	b	a	0	e	d	0
<i>Rhamnus pumila</i>	d	c	0	0	0	d	0
<i>Rhinanthus alectorolophus</i>	a	f	0	0	0	c	c
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	d	a	0	0	0	d	0
<i>Ribes alpinum</i>	d	b	b	0	e	d	0
<i>Ribes uva-crispa</i>	d	b	b	a	d	d	a
<i>Roegneria canina</i>	c	d	a	b	d	d	a
<i>Rosa canina</i>	d	b	b	0	d	d	a
<i>Rosa micrantha</i>	d	b	b	0	0	d	0
<i>Rosa montana</i>	d	b	b	0	0	d	0
<i>Rosa pendulina</i>	d	b	0	0	0	d	0
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	d	b	b	0	0	d	0
<i>Rubus idaeus</i>	d	b	b	c	e	d	c
<i>Rubus saxatilis</i>	c	d	0	0	d	d	a
<i>Rumex acetosa</i>	c	d	a	a	e	a	b
<i>Rumex acetosella</i>	c	d	b	b	a	a	c
<i>Rumex amplexicaulis</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Rumex arifolius</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Rumex scutatus</i>	c	d	b	0	a	0	0
<i>Salvia pratensis</i>	c	d	a	0	d	d	a
<i>Sambucus racemosa</i>	d	b	0	0	e	d	c
<i>Sanguisorba minor</i>	c	d	c	b	d	a	b
<i>Sanicula europaea</i>	c	d	c	a	d	c	a
<i>Saponaria ocymoides</i>	b	c	b	0	0	a	0
<i>Satureja montana</i>	d	c	c	0	0	d	0
<i>Saxifraga cuneifolia</i>	c	c	0	0	0	0	0
<i>Saxifraga exarata</i>	c	c	0	0	0	0	0
<i>Saxifraga muscoides</i>	c	c	0	0	0	0	0
<i>Saxifraga paniculata</i>	c	c	0	0	0	0	a
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Scabiosa columbaria</i>	e	d	c	a	d	d	b
<i>Scabiosa lucida</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Scorzonera hispanica</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Scrophularia canina subsp. juratensis</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Scutellaria alpina</i>	c	e	0	0	0	0	0
<i>Sedum acre</i>	c	c	c	b	e	a	a
<i>Sedum album</i>	c	c	c	0	a	a	0

<i>Sedum anacampseros</i>	c	c	0	0	0	a	0
<i>Sedum dasyphyllum</i>	c	c	c	0	a	a	0
<i>Sedum montanum</i>	c	c	0	0	0	a	0
<i>Sedum rupestre</i>	c	c	0	0	0	a	a
<i>Sedum sexangulare</i>	c	c	c	0	0	a	0
<i>Sempervivum calcareum</i>	c	c	c	0	0	a	0
<i>Sempervivum tectorum</i>	c	c	0	0	e	a	0
<i>Senecio doronicum</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Senecio jacobaea</i>	e	d	d	b	e	a	b
<i>Senecio ovatus subsp. ovatus</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Senecio viscosus</i>	a	f	d	b	d	a	c
<i>Serratula nudicaulis</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Seseli libanotis</i>	c	d	0	0	d	b	0
<i>Seseli montanum</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Sesleria caerulea</i>	c	d	b	0	e	a	a
<i>Silene acaulis</i>	c	c	0	0	e	d	a
<i>Silene dioica</i>	e	f	a	a	a	a	b
<i>Silene nutans</i>	c	d	b	0	a	a	c
<i>Silene otites</i>	c	d	c	0	d	a	0
<i>Silene vulgaris</i>	c	d	a	c	a	a	c
<i>Silene vulgaris subsp. vulgaris</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Soldanella alpina</i>	c	d	0	0	0	a	a
<i>Solidago virgaurea</i>	c	d	b	a	d	a	a
<i>Sonchus asper</i>	a	f	d	a	e	a	c
<i>Sorbus aria</i>	d	b	a	0	d	d	a
<i>Sorbus aucuparia</i>	d	b	0	0	e	d	a
<i>Stachys alpina</i>	c	e	0	0	0	b	0
<i>Stachys officinalis</i>	c	d	c	a	d	b	b
<i>Stachys recta</i>	c	d	c	0	0	b	a
<i>Stachys sylvatica</i>	c	e	a	b	e	a	b
<i>Stellaria media</i>	a	f	d	b	e	a	c
<i>Stellaria nemorum</i>	c	d	0	0	e	d	a
<i>Stemmacantha heleniifolia</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Stipa pennata</i>	c	d	c	0	0	a	0
<i>Tanacetum corymbosum</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Taraxacum officinale</i>	c	d	a	0	0	a	b
<i>Teucrium chamaedrys</i>	c	c	b	0	d	b	b
<i>Teucrium montanum</i>	c	c	c	0	0	d	0
<i>Thalictrum aquilegiifolium</i>	c	d	0	0	0	a	a
<i>Thalictrum minus</i>	c	d	c	0	d	a	0
<i>Thesium alpinum</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Thesium linophyllum</i>	c	e	0	0	0	a	0
<i>Thesium pyrenaicum</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Thlaspi arvense</i>	a	f	d	a	a	a	c
<i>Thymus oenipontanus</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Thymus praecox</i>	c	c	c	b	0	b	c
<i>Thymus serpyllum</i>	c	d	c	0	d	d	0

<i>Thymus vulgaris</i>	d	c	c	0	0	d	0
<i>Tilia platyphyllos</i>	d	b	a	0	b	a	0
<i>Tragopogon crocifolius</i>	a	f	d	0	0	a	0
<i>Tragopogon pratensis</i>	e	d	a	a	d	a	a
<i>Trifolium alpestre</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Trifolium medium</i>	c	d	b	b	d	d	a
<i>Trifolium montanum</i>	c	d	0	0	0	d	a
<i>Trifolium ochroleucon</i>	c	d	b	0	0	a	0
<i>Trifolium pratense</i>	c	d	a	a	e	d	b
<i>Trifolium repens</i>	c	d	a	b	d	d	b
<i>Trifolium rubens</i>	c	d	0	0	0	a	0
<i>Trinia glauca</i>	c	d	c	0	0	a	0
<i>Trisetum flavescens</i>	c	d	a	c	d	d	a
<i>Trochiscanthes nodiflora</i>	c	d	0	0	0	b	0
<i>Trollius europaeus</i>	c	d	0	0	d	b	a
<i>Tussilago farfara</i>	c	e	a	b	e	a	a
<i>Ulmus glabra</i>	d	b	a	0	d	a	a
<i>Urtica dioica</i>	c	d	a	b	e	a	c
<i>Vaccinium myrtillus</i>	d	c	b	a	c	d	a
<i>Valeriana montana</i>	c	e	0	0	0	a	0
<i>Veratrum album</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Verbascum chaixii</i>	c	d	d	0	0	d	0
<i>Verbascum lychnitis</i>	c	d	d	0	d	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	b	f	d	b	d	a	c
<i>Verbena officinalis</i>	b	f	a	0	d	d	b
<i>Veronica aphylla</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Veronica austriaca subsp. teucrium</i>	c	c	0	0	0	0	0
<i>Veronica chamaedrys</i>	c	e	a	c	e	d	b
<i>Veronica fruticulosa</i>	c	c	0	0	0	0	0
<i>Veronica officinalis</i>	c	c	b	c	e	d	b
<i>Veronica persica</i>	a	f	d	b	d	a	c
<i>Veronica serpyllifolia</i>	c	d	d	a	d	d	c
<i>Veronica spicata</i>	c	d	0	0	d	0	a
<i>Veronica urticifolia</i>	c	e	0	0	0	d	0
<i>Viburnum lantana</i>	d	b	b	0	d	d	0
<i>Vicia cracca</i>	c	d	a	c	d	d	a
<i>Vicia cracca subsp. incana</i>	c	d	0	0	0	d	0
<i>Vicia onobrychioides</i>	c	d	b	0	0	d	0
<i>Vicia sepium</i>	c	d	a	a	d	d	a
<i>Vicia tenuifolia</i>	c	d	a	0	0	d	0
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	c	e	b	0	0	a	a
<i>Viola biflora</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Viola calcarata</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Viola mirabilis</i>	c	d	0	0	0	0	c
<i>Viola pyrenaica</i>	c	d	0	0	0	0	0
<i>Viola reichenbachiana</i>	c	d	b	0	e	d	b

---

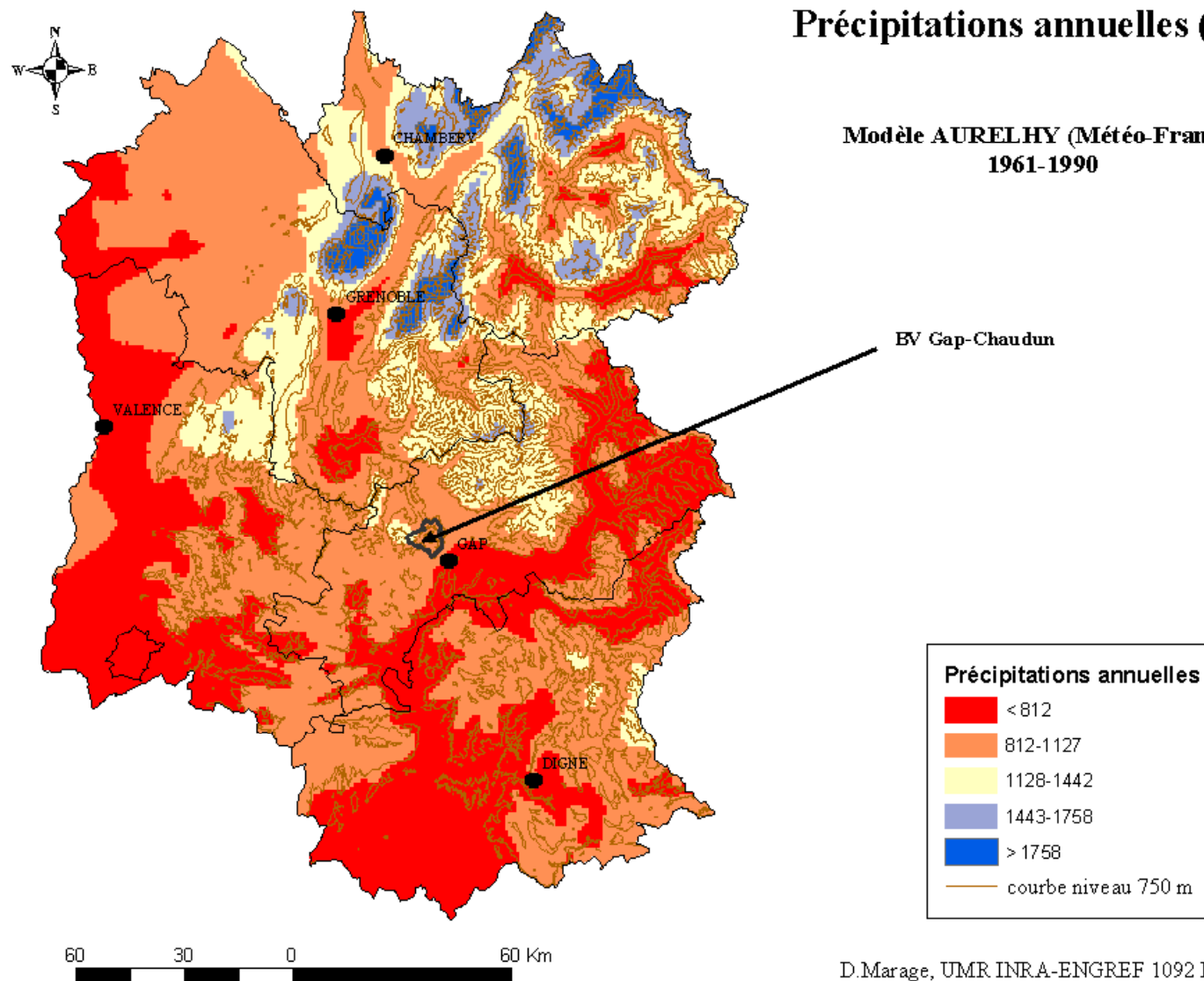
## **Annexe C**

### **Situation et synthèse climatique du bassin versant du Petit Buëch dans le contexte climatique des Alpes**

1. Précipitations moyennes annuelles
2. Température moyenne annuelle
3. Amplitude thermique
4. Indice d'aridité de De Martonne
5. Indice hydrique de continentalité : Angle de Gams corrigé
6. Période de végétation

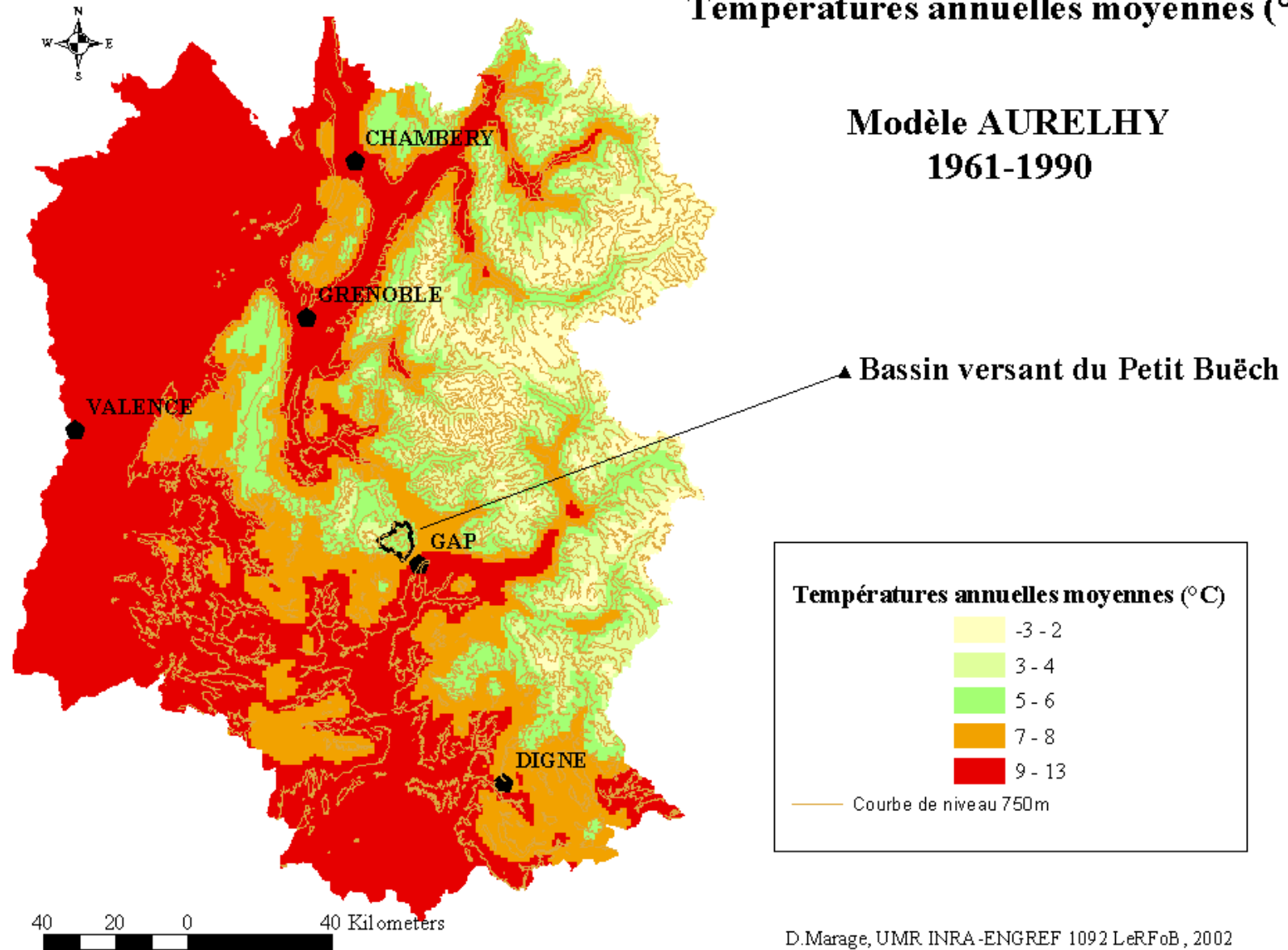
## Précipitations annuelles (mm)

Modèle AURELHY (Météo-France)  
1961-1990



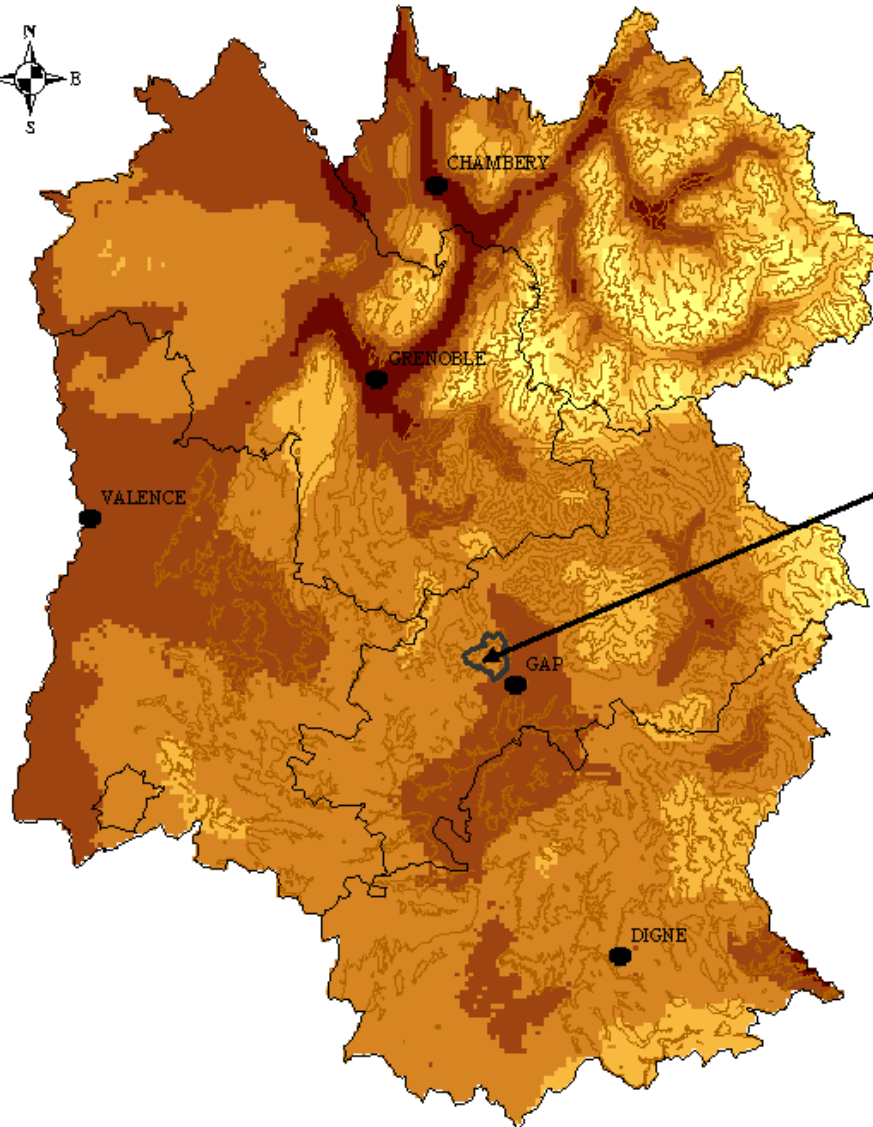
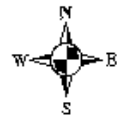
# Températures annuelles moyennes (°C)

Modèle AURELHY  
1961-1990



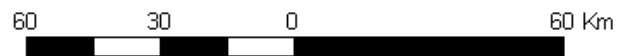
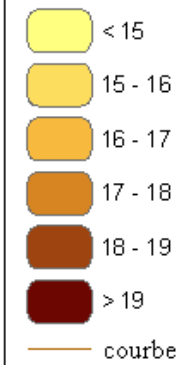
# Amplitude thermique (°C)

Modèle AURELHY (Météo-France)  
1961-1990



BV Gap-Chaudun

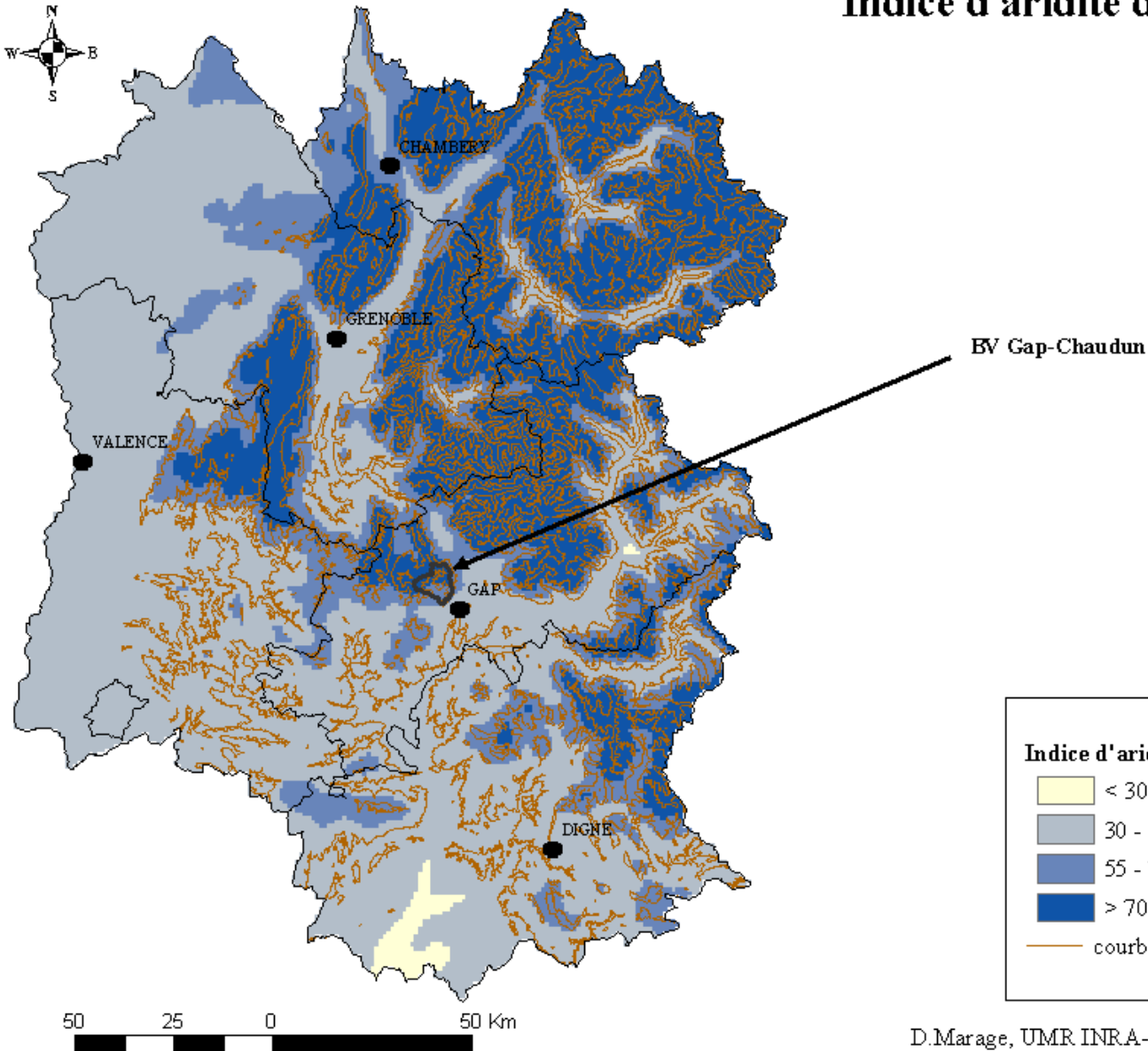
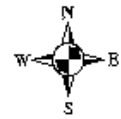
## Amplitude thermique (°C)



D.Marage, UMR INRA-ENGREF 1092 LeRFoB, 2002



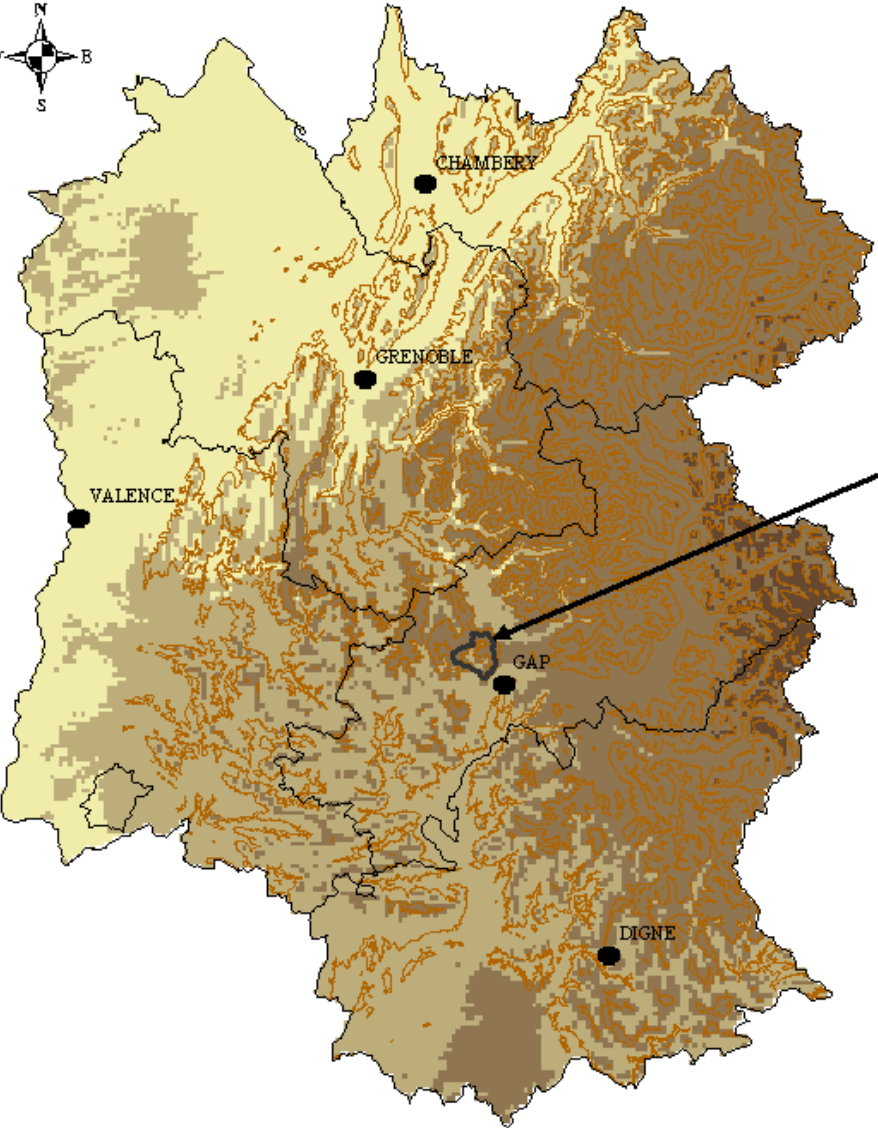
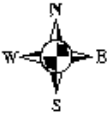
# Indice d'aridité de de Martonne



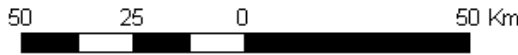
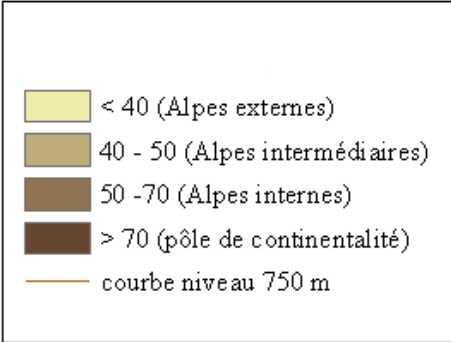
D.Marage, UMR INRA-ENGREF 1092 LeRFoB, 2002

# Gradient de continentalité

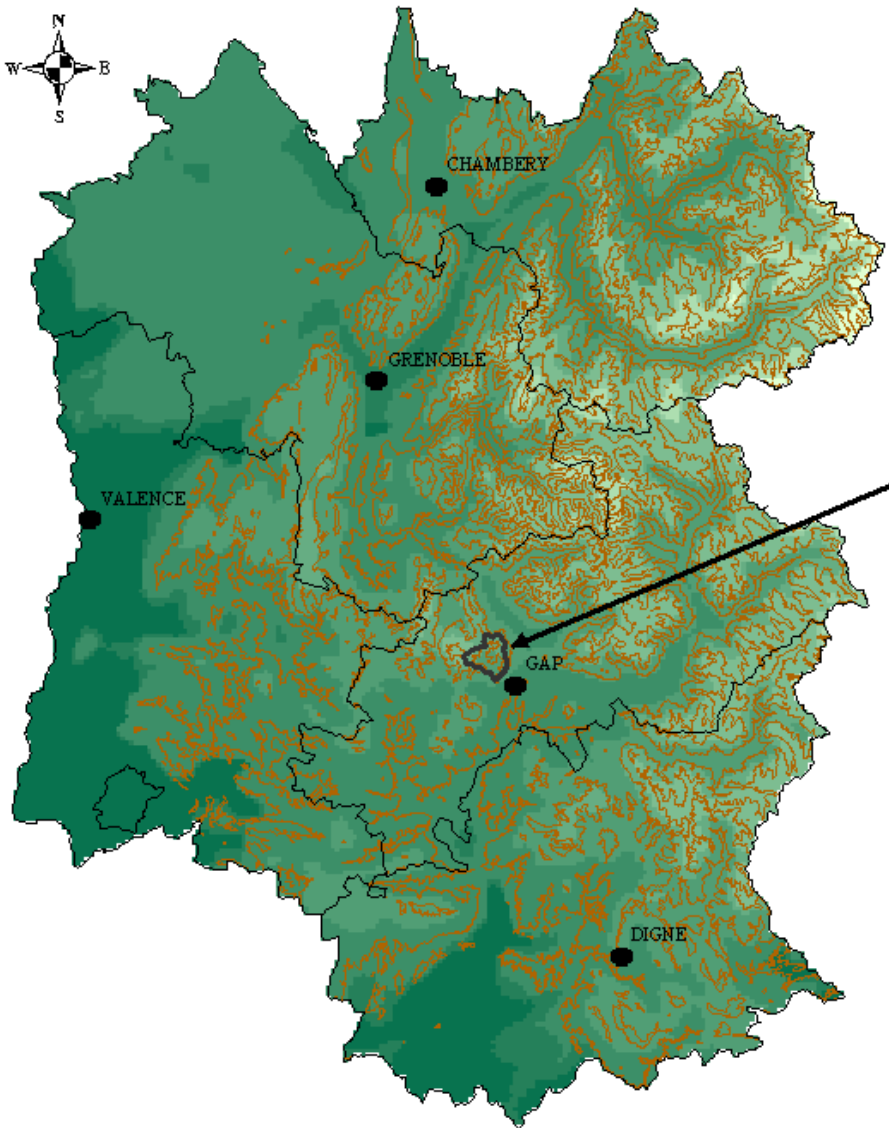
## Angle de Gams



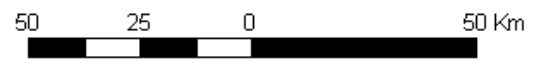
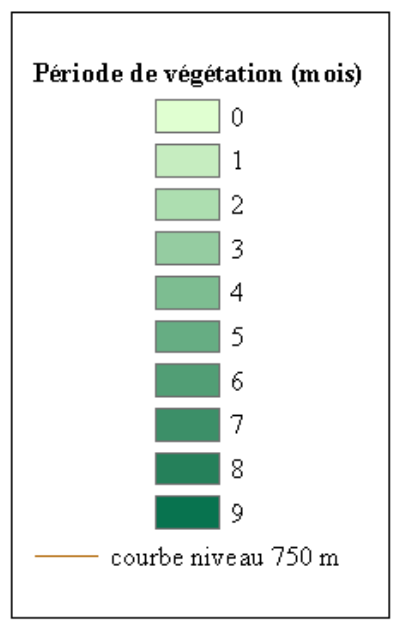
BV Gap-Chaudun



# Période de végétation (mois)



BV Gap-Chaudun

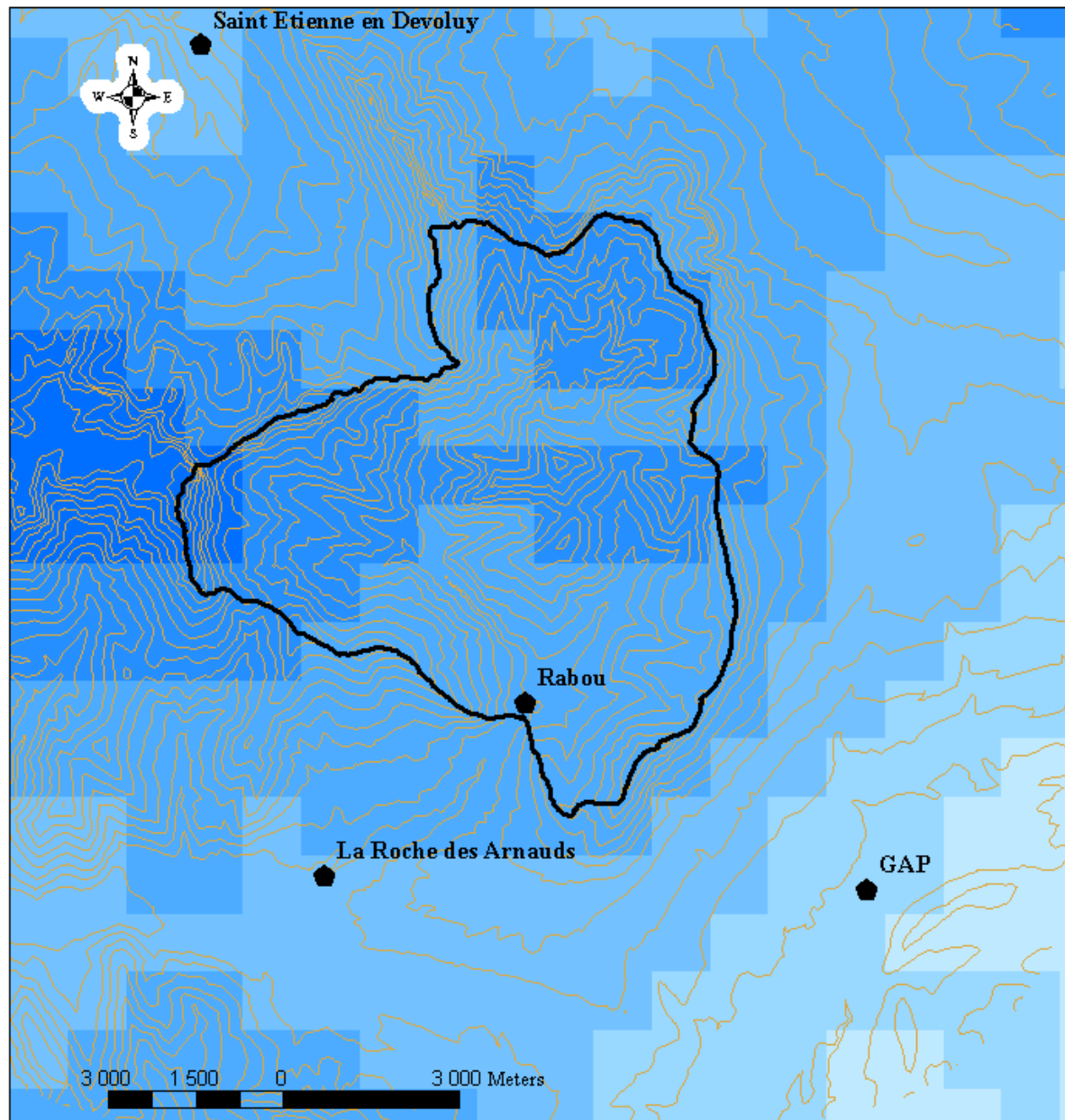




## **ANNEXE D**

### **Synthèse climatique du bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes)**

1. Précipitations moyennes de janvier
2. Précipitations moyennes de juillet
3. Indice hydrique de continentalité : angle de Gams
4. Temperature moyenne de janvier
5. Temperature moyenne de juillet
6. Amplitude thermique
7. Bilan hydrique de juillet
8. Indice d'aridité de De Martonne
9. Période de végétation
10. Déficit hydrique cumulé

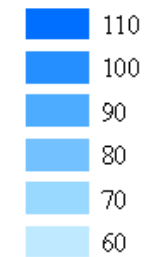


## Précipitations moyennes (mm)

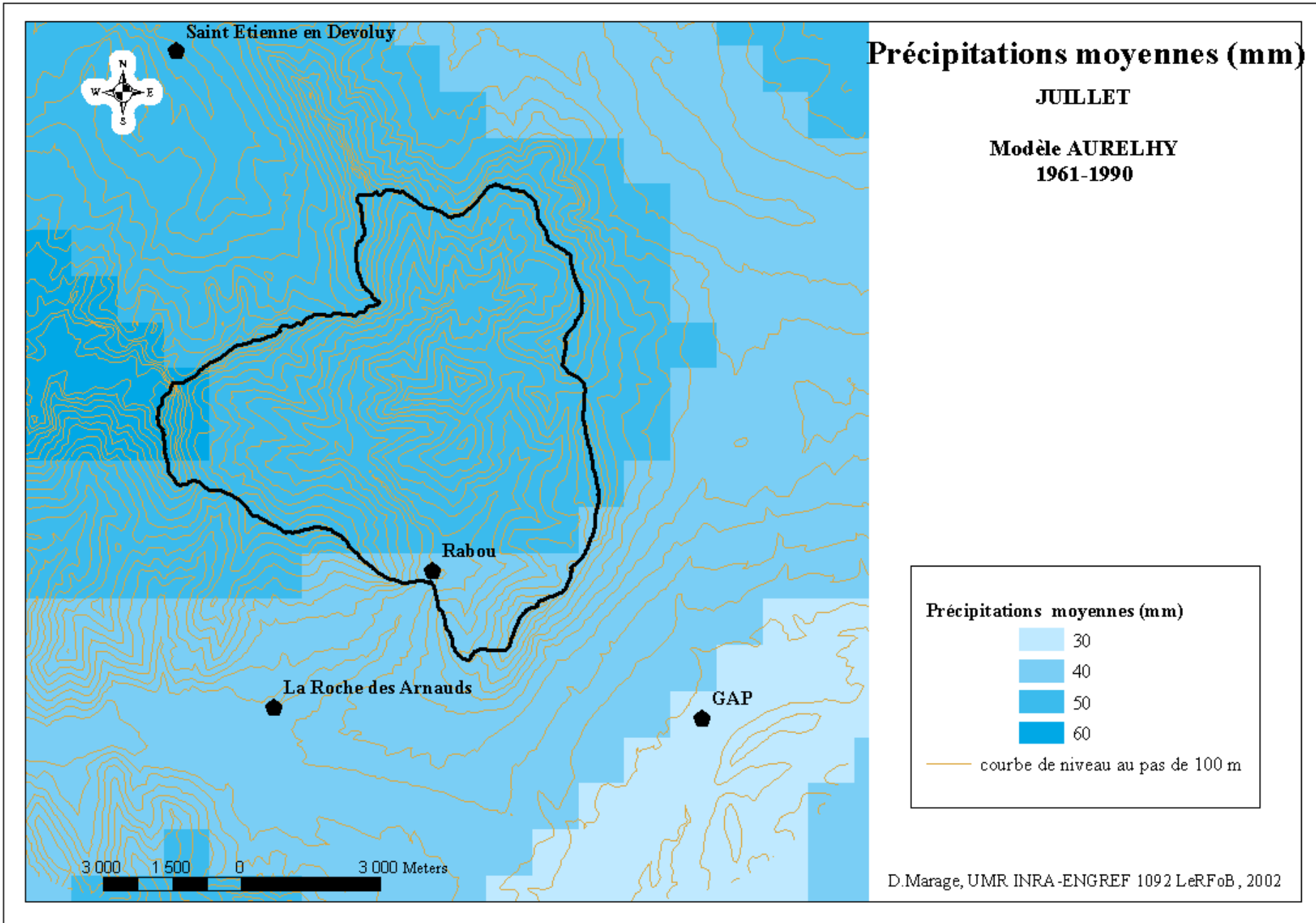
JANVIER

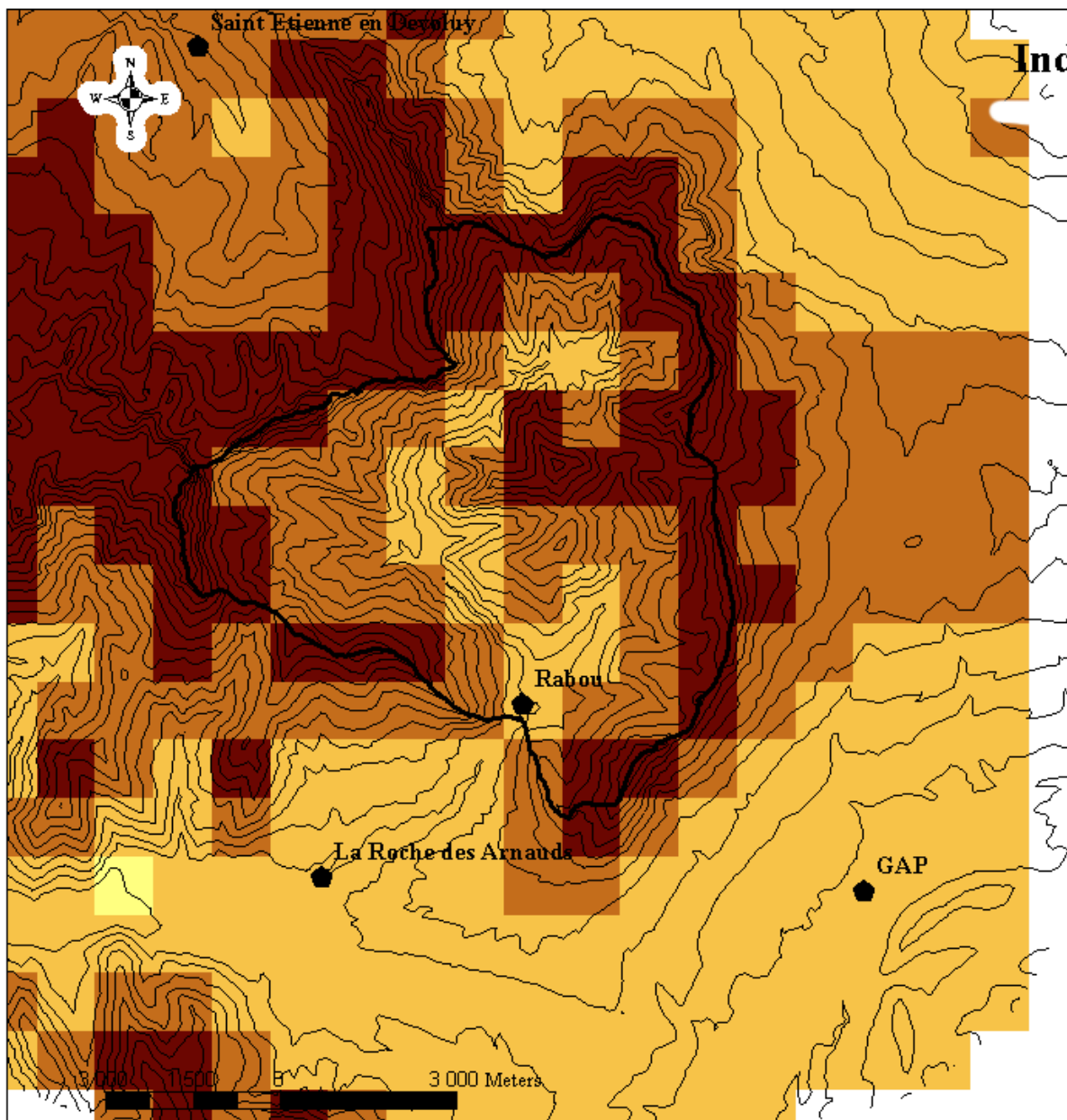
Modèle AURELHY  
1961-1990

### Précipitations moyennes (mm)



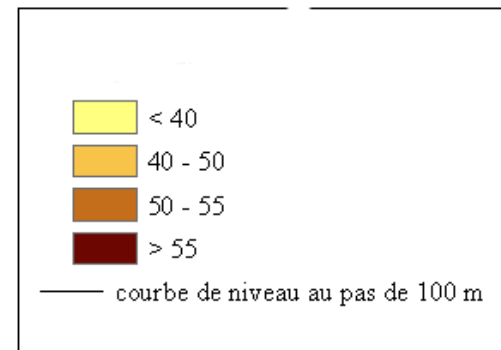
— courbe de niveau au pas de 100 m



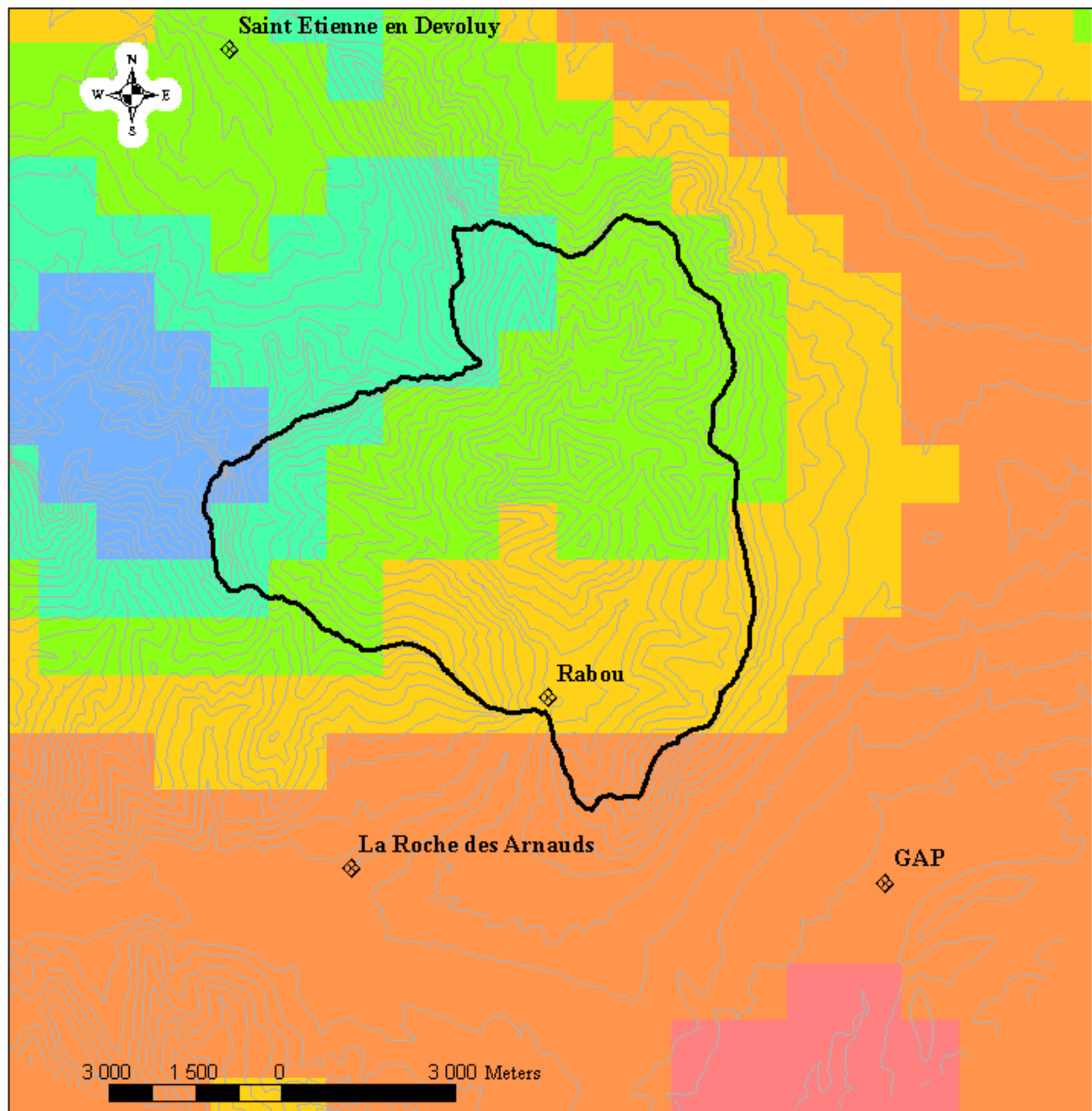


## Indice hydrique de continentalité

### Angle de Gams



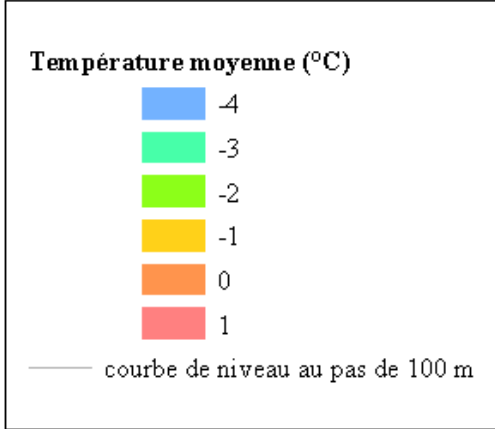




# Température moyenne (°C)

Mois de JANVIER

Modèle AURELHY  
1961-1990



D. Marage, UMR INRA-ENGREF 1092 LeRFoB, 2002

# Température moyenne (°C)

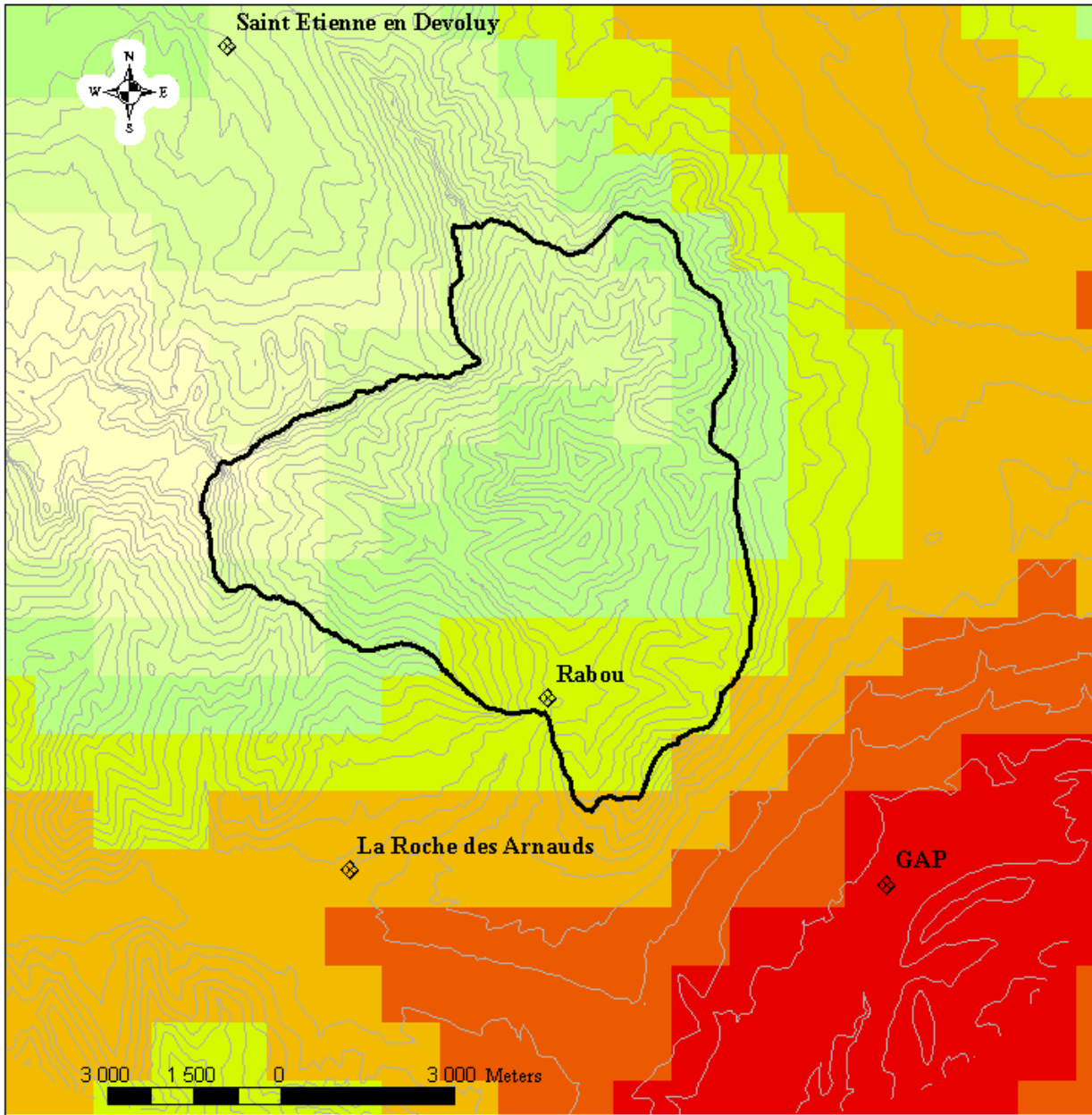
Mois de JUILLET

Modèle AURELHY  
1961-1990

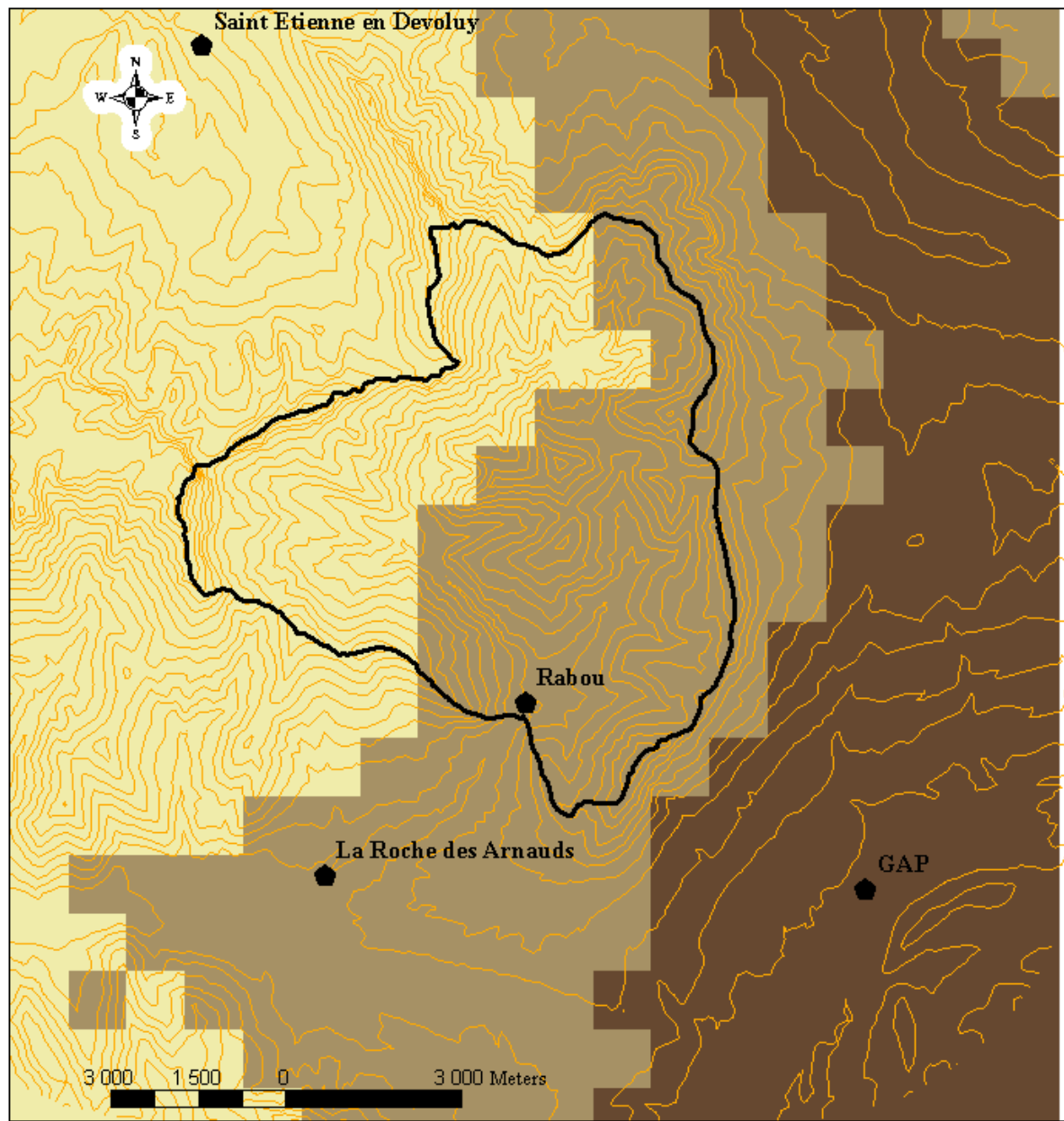
## Température moyenne (°C)

- 12
- 13
- 14
- 15
- 16
- 17
- 18
- 19

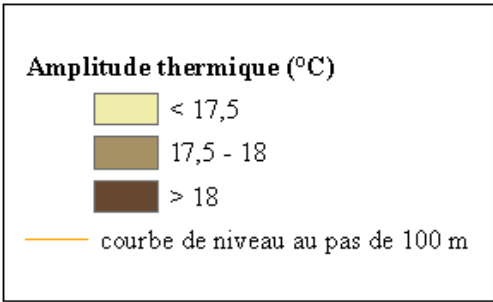
— courbe de niveau au pas de 100 m



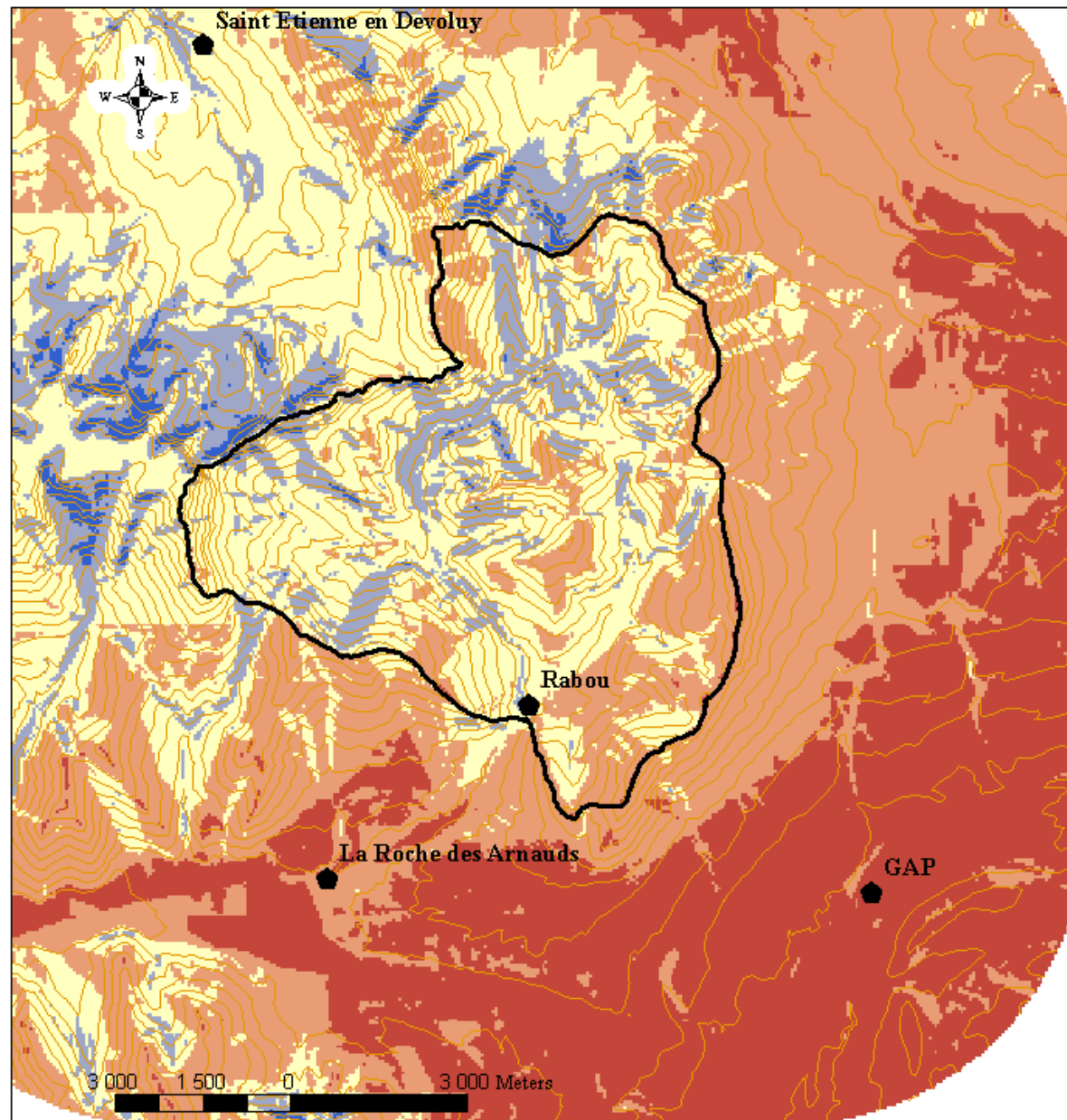
D.Marage, UMR INRA-ENGREF 1092 LeRFoB, 2002



### Amplitude thermique (°C)



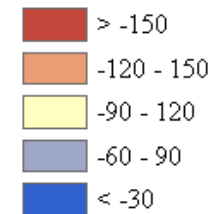
D.Marage, UMR INRA-ENGREF 1092 LeRFoB, 2002



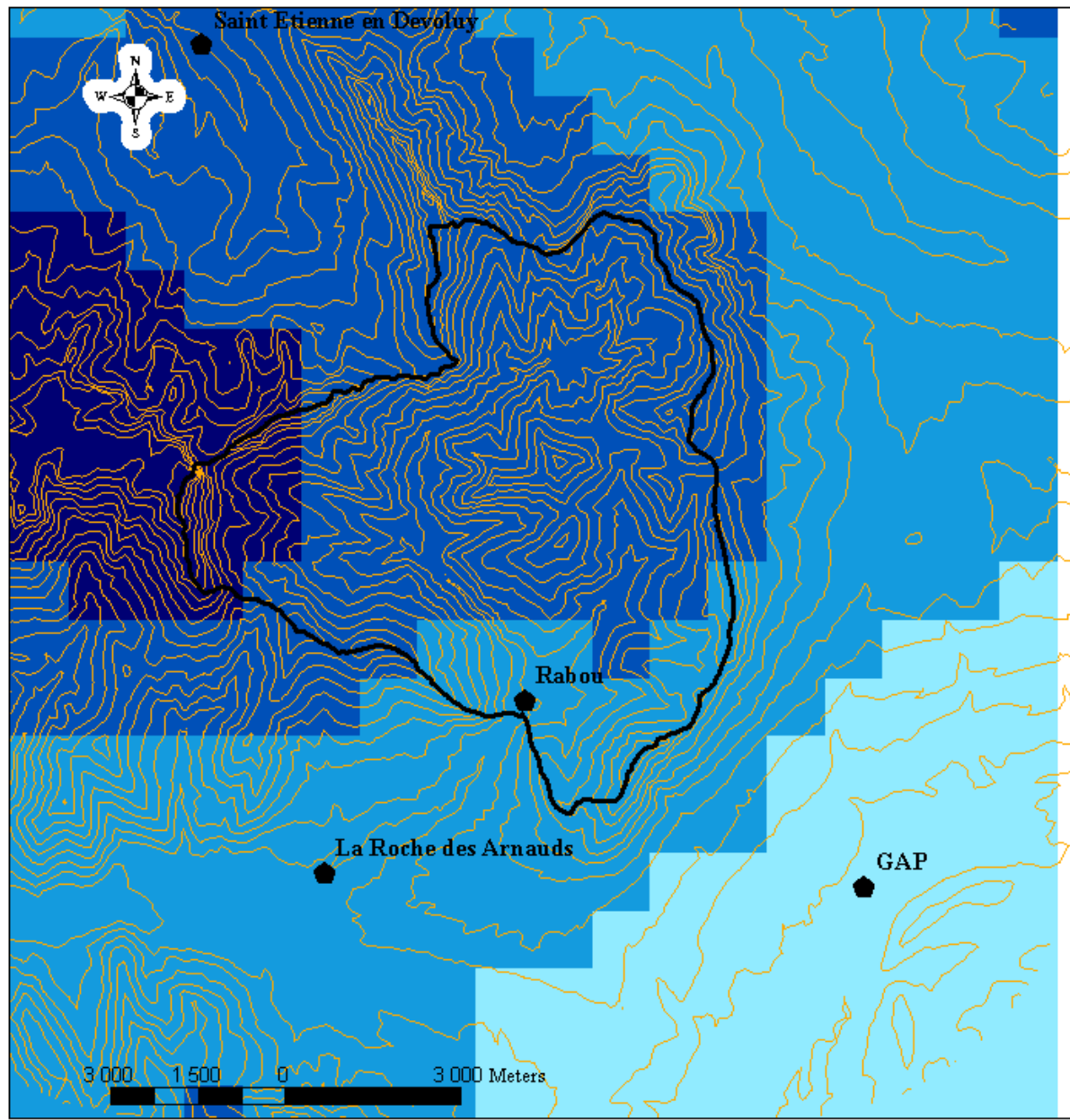
## Bilan hydrique (P-ETP)

### JUILLET

#### Bilan hydrique (mm)



— courbe de niveau au pas de 100 m



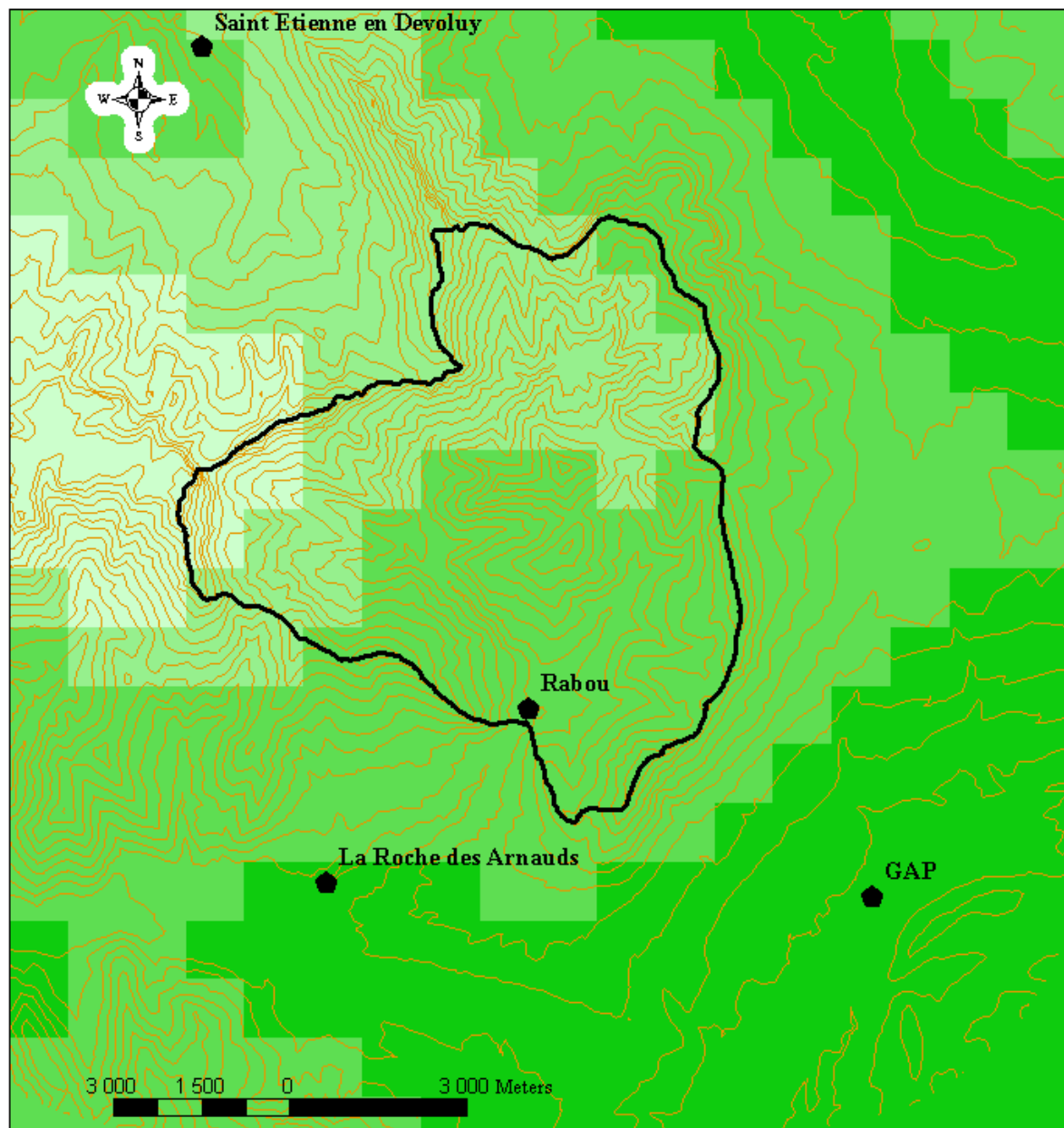
## Indice de de Martonne

$$P(\text{mm})/T(^{\circ}\text{C})+10$$

### Indice de de Martonne

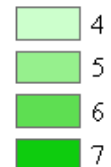
- <50
- 50 - 65
- 65- 80
- > 80

courbe de niveau au pas de 100 m



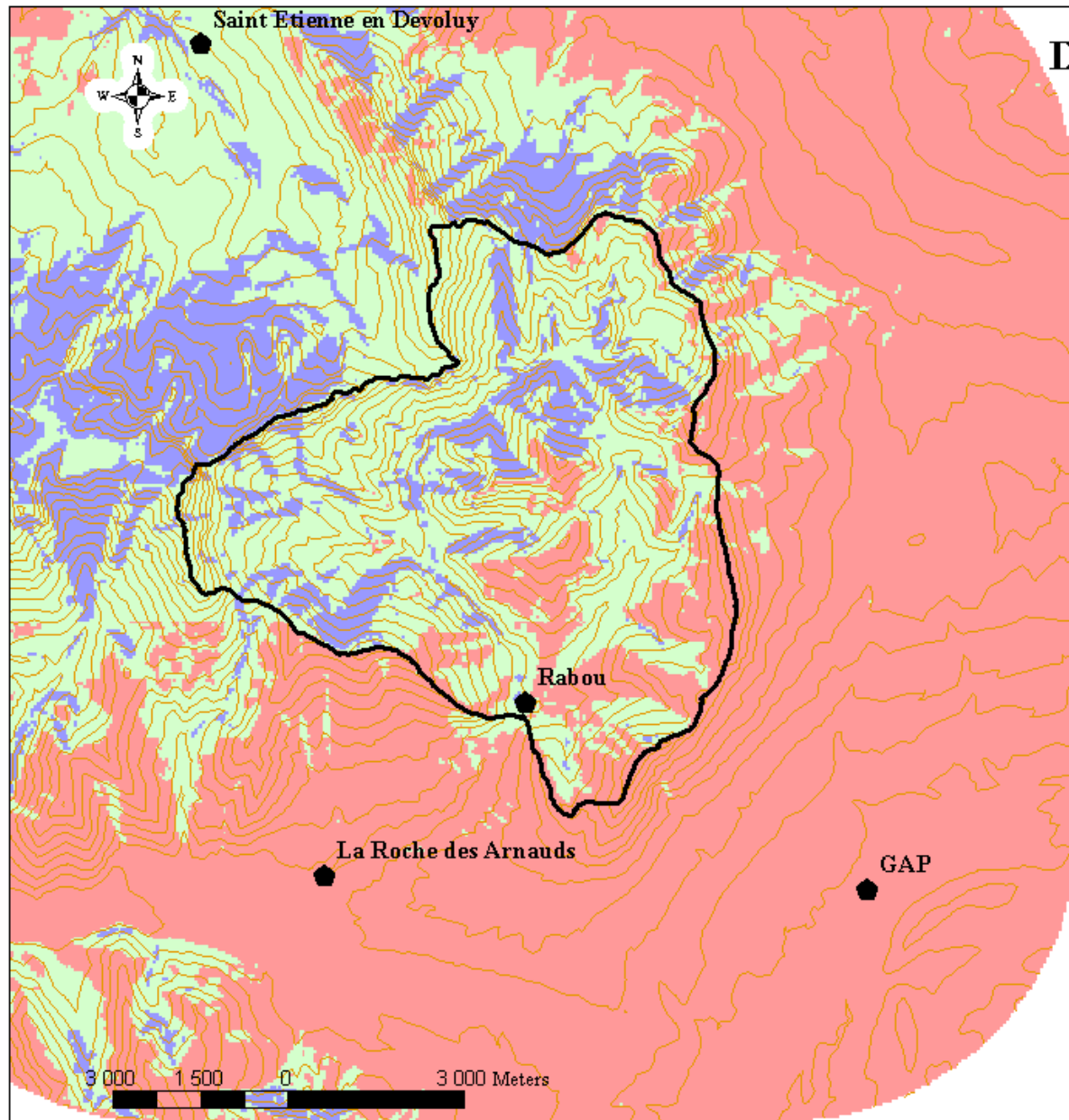
**Période de végétation (mois)**  
**T > 6°C**

**Période de végétation (mois)**



— courbe de niveau au pas de 100 m

D.Marage, UMR INRA-ENGREF 1092 LeRFoB, 2002



## Déficit hydrique cumulé (mm)

### Déficit hydrique cumulé (mm)

> -330

-330 - -198

< -198

— courbe de niveau au pas de 100 m



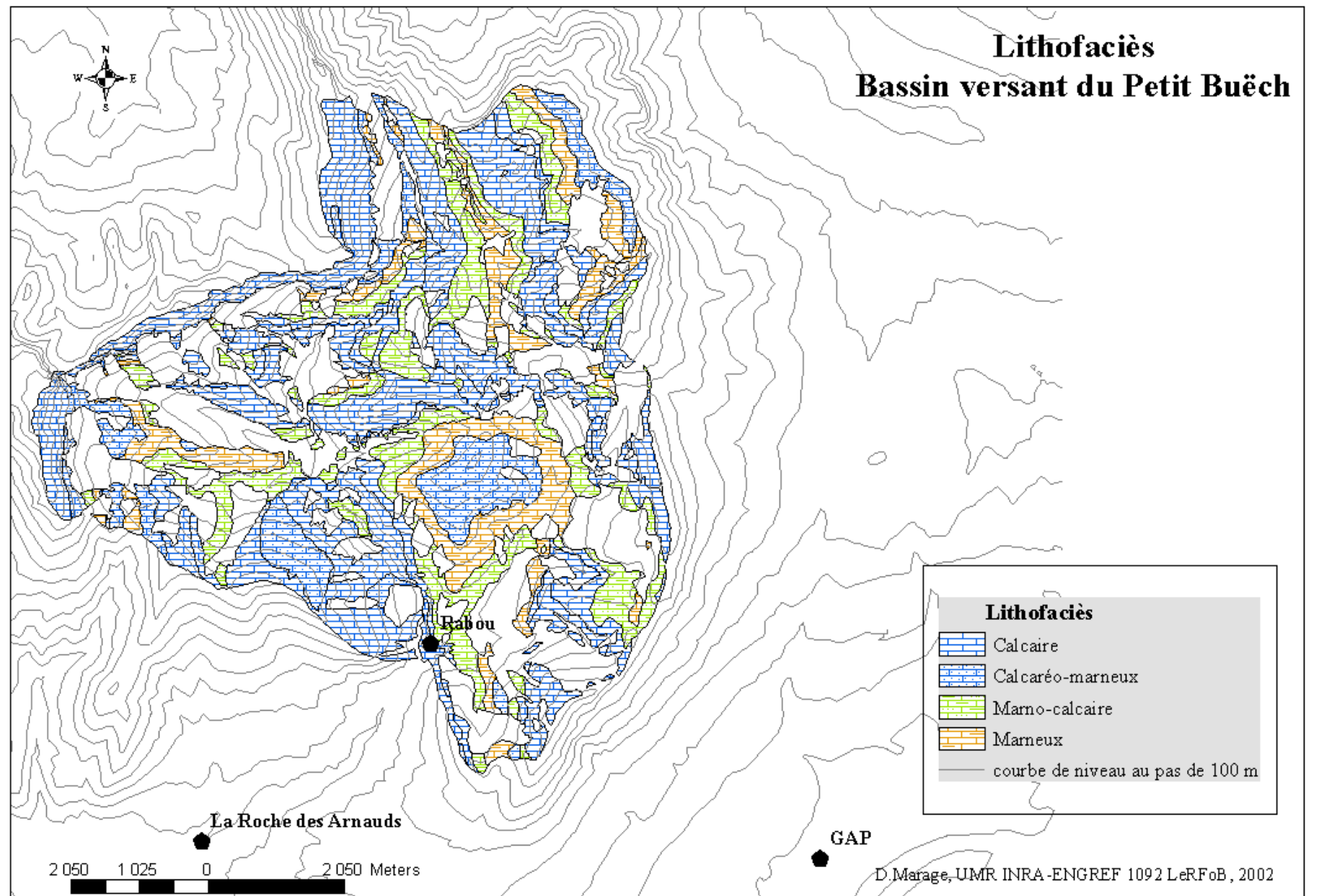


## **Annexe E**

### **Contexte géologique du bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes)**

1. Carte des lithofacies

# Lithofaciès Bassin versant du Petit Buëch





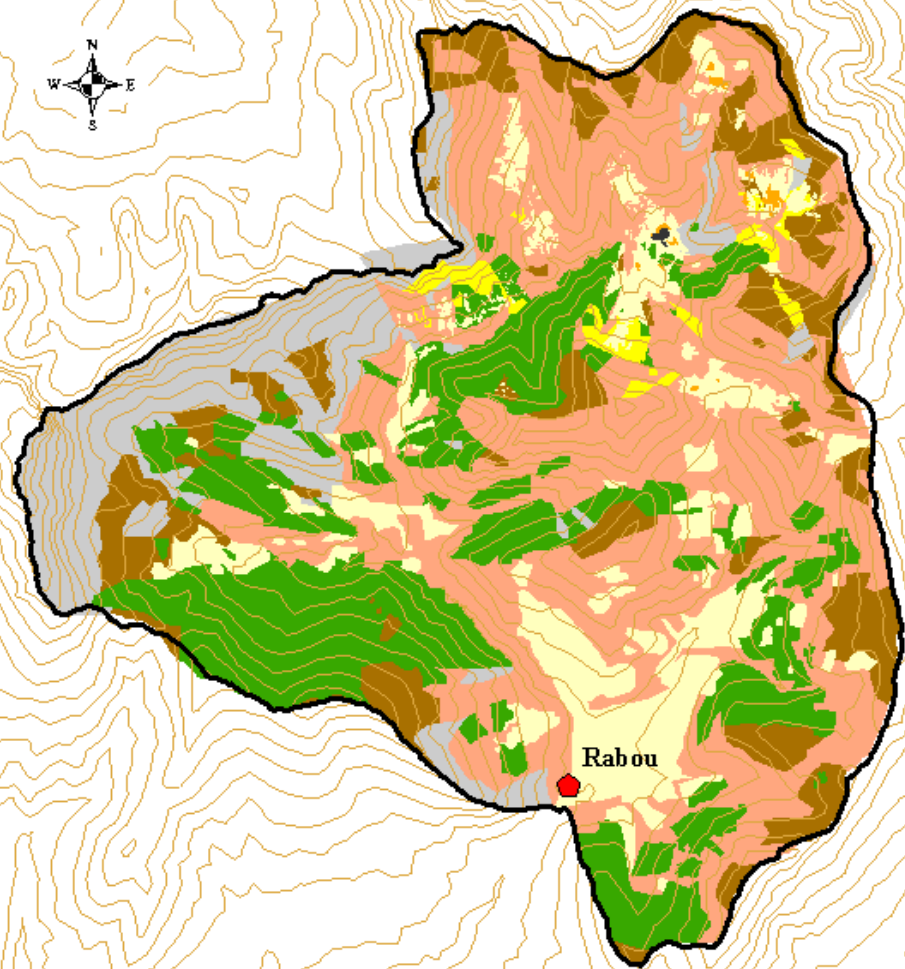


## **Annexe F**

### **Occupation au sol et activités anthropiques dans le bassin versant du Petit Buëch (hautes-Alpes)**

1. Cadastre napoléonien (1808)
2. Charge pastorale (2000)
3. Régime de perturbations liés à l'exploitation forestière au XX<sup>e</sup> siècle

# Cadastré napoléonien (1808) Bassin versant du Petit Buëch



USAGE	
	Forêt
	clapier
	labours
	landes
	maisons et jardin
	pâturages
	rochers
	terres vaines
	courbe de niveau au pas de 100 m



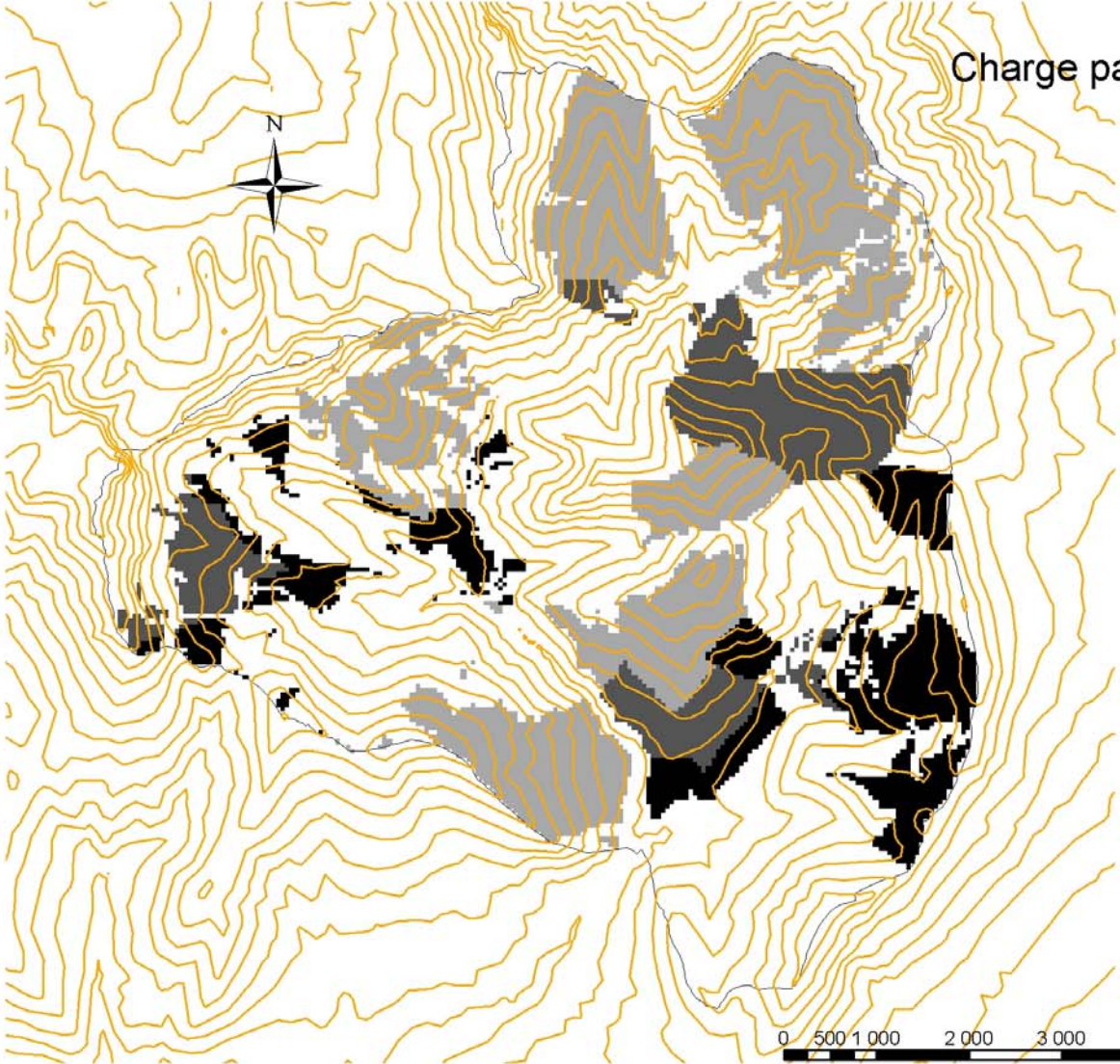
La Roche des Arnauds

Rabou

GAP

D.Marage, UMR INRA-ENGREF 1092 LeRFoB, 2002

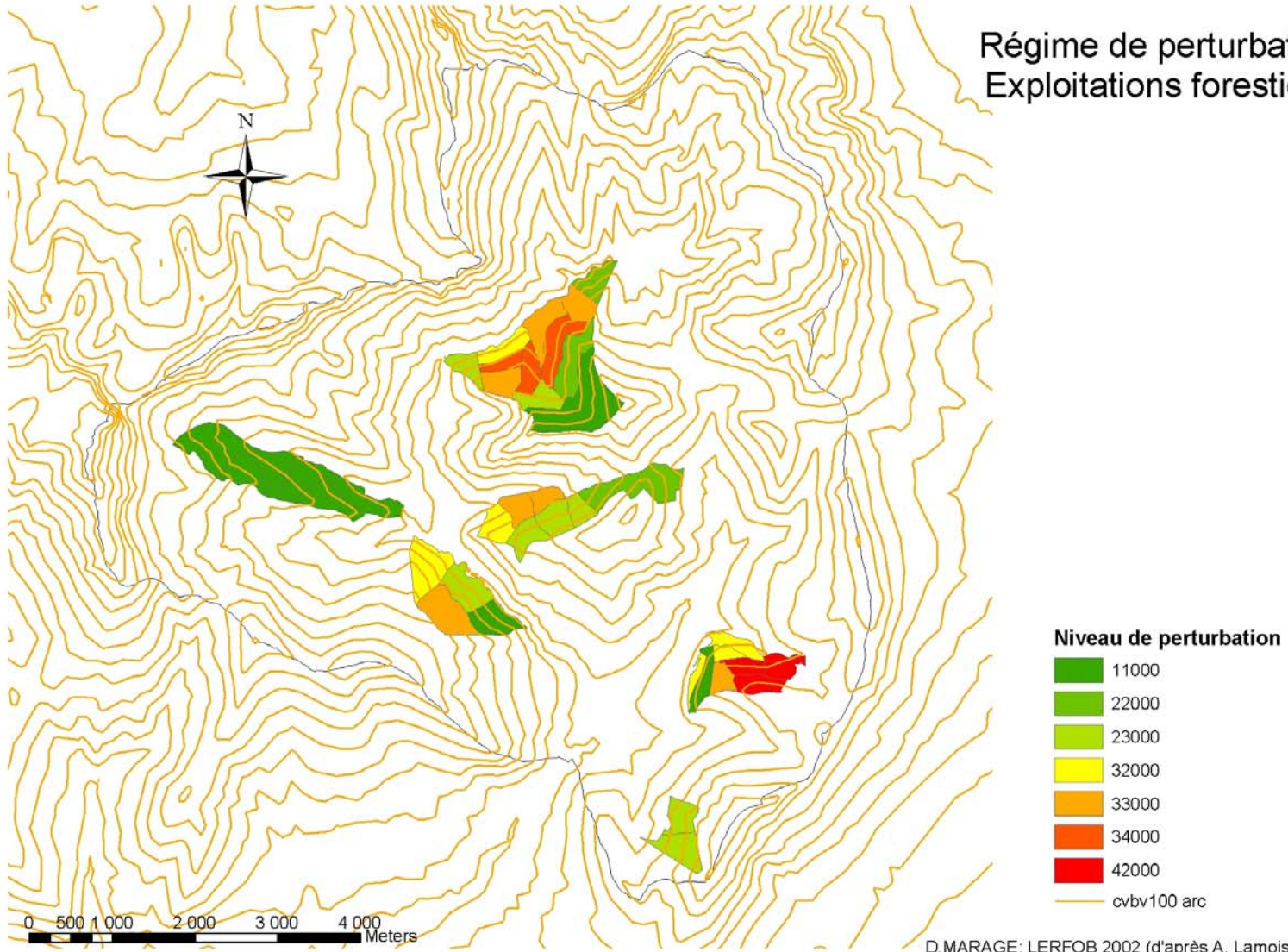
Charge pastorale en UGB/ha



Charge pastorale (UGB/ha)

- 0 - 0,11
- 0,11 - 0,3
- 0,30 - 0,65
- 0,65 - 1,4
- cvbv100 arc

## Régime de perturbations Exploitations forestières



D.MARAGE; LERFOB 2002 (d'après A. Lamoisson,2000)



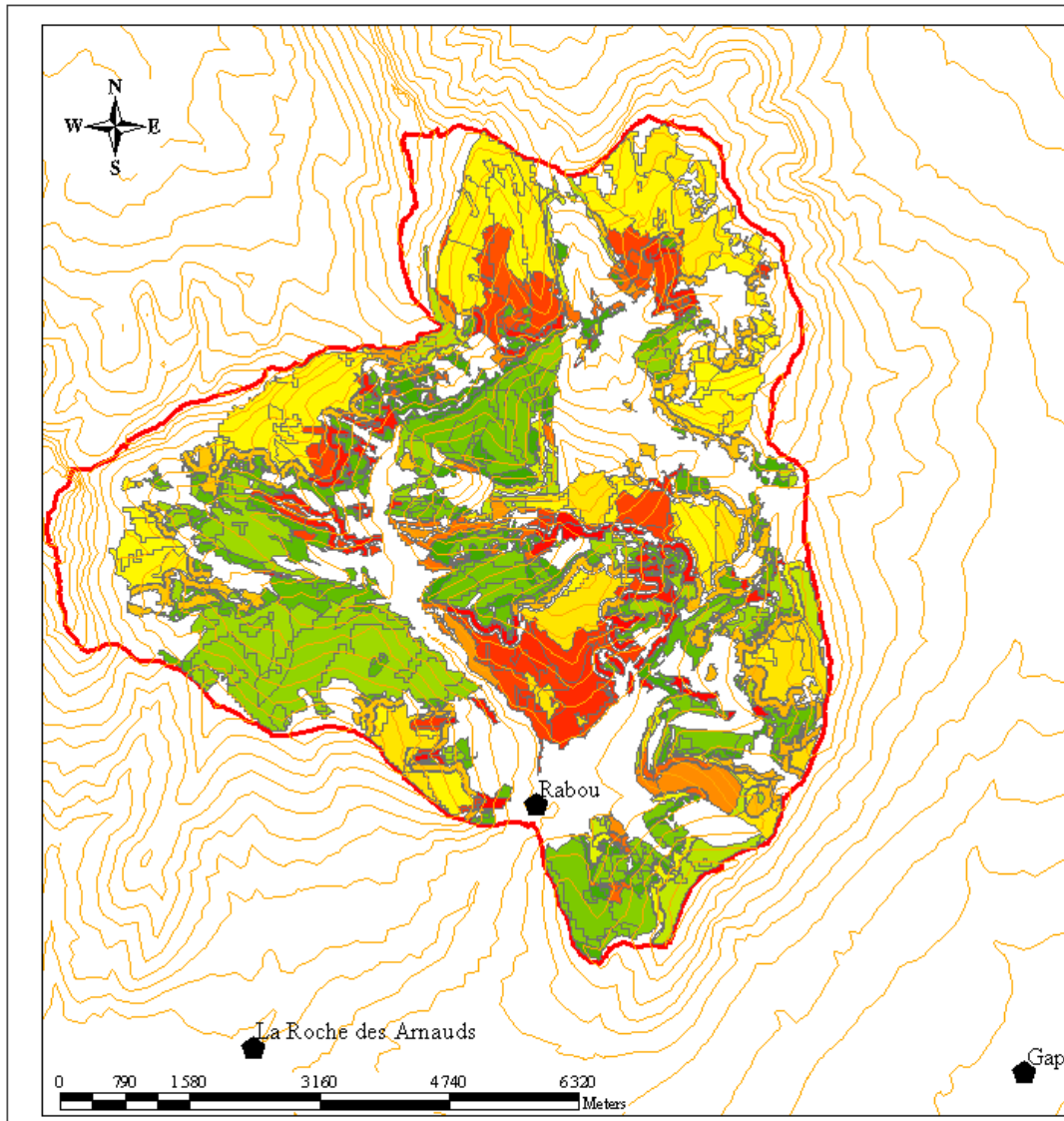




## **Annexe G**

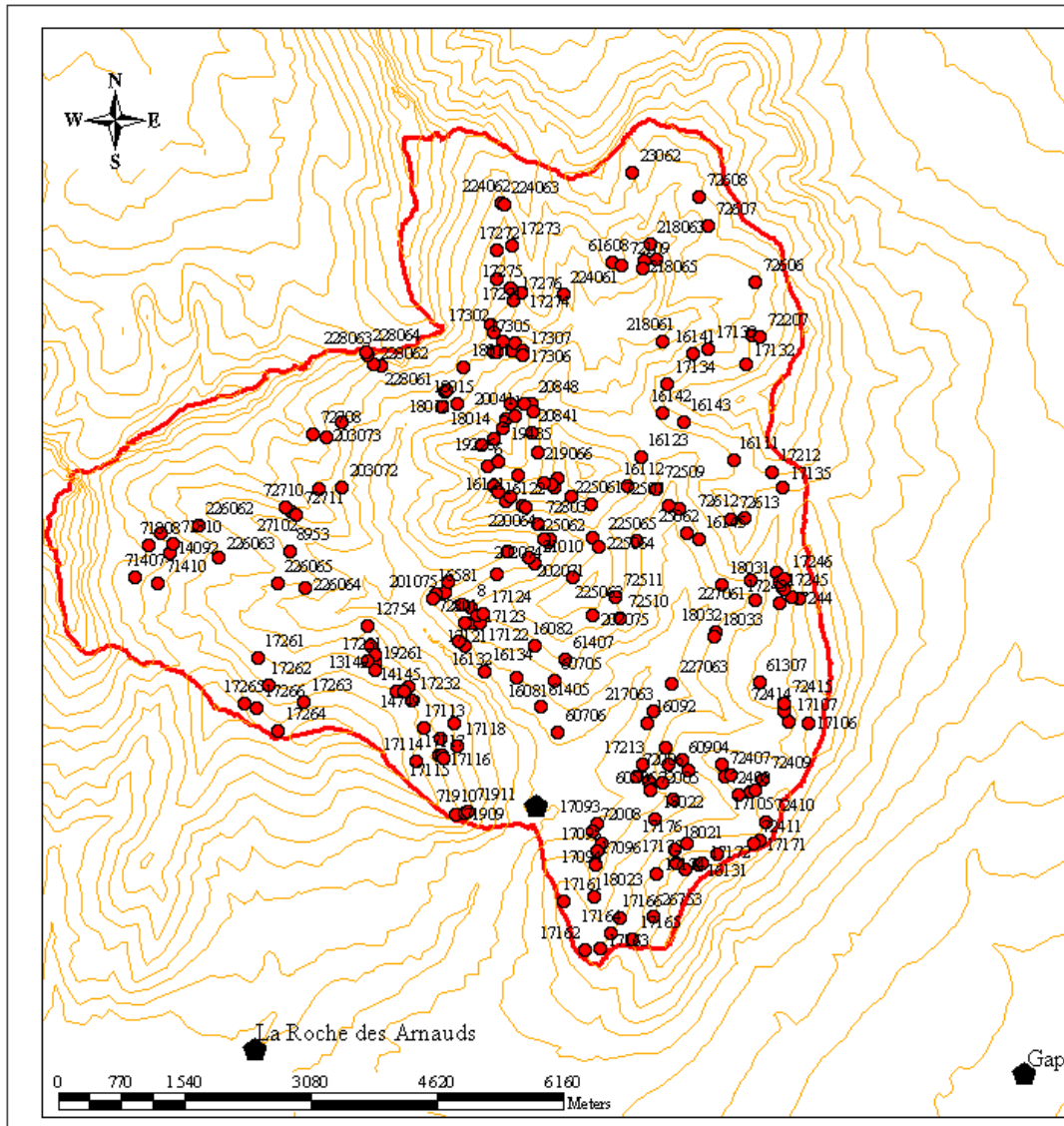
### **STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE**

1. Plan d'échantillonnage
2. Localisation des placettes
3. Descriptif des placettes



**Bassin versant du Petit Buëch (05)**

**Plan d'échantillonnage**



## Bassin versant du Petit Buëch (05)

### Localisation des placettes



Code placette	Date réalisation	X	Y	Mode	LITHO	DLF	DHCU	DYNA	PATU
1	1999	890799	3265640	TERRAIN	a	c	b	d	b
2	1999	890647	3265392	TERRAIN	b	c	a	d	b
6	1999	890564	3265066	TERRAIN	b	c	a	c	b
8	1999	890371	3263330	TERRAIN	b	c	b	c	b
8953	1999	888150	3264012	TERRAIN	a	c	b	c	a
12754	1999	889100	3263112	TERRAIN	a	c	a	d	a
12950	1999	889150	3262862	GPS	a	c	b	d	a
13147	1999	889200	3262662	TERRAIN	b	c	c	c	a
13149	1999	889200	3262762	GPS	a	c	b	d	a
14092	2000	886692	3264003	GPS	a	b	b	a	a
14145	1999	889450	3262312	TERRAIN	b	c	b	d	a
14749	1999	889600	3262362	TERRAIN	a	c	b	d	a
16081	2001	890914	3262480	TERRAIN	a	b	b	b	a
16082	2001	891153	3262862	TERRAIN	b	b	c	b	a
16091	2001	893379	3260327	TERRAIN	a	b	b	a	b
16092	2001	892515	3261913	TERRAIN	a	b	b	a	b
16111	2001	893585	3265133	TERRAIN	a	a	b	a	a
16112	2001	892270	3264809	GPS	a	b	c	a	a
16121	2001	890795	3264628	GPS	a	b	c	a	b
16122	2001	891004	3264577	GPS	a	b	b	a	b
16123	2001	892435	3265170	GPS	a	a	b	a	a
16131	2001	893149	3260203	GPS	a	b	a	a	b
16132	2001	890296	3262866	GPS	a	b	b	b	b
16133	2001	890222	3262931	GPS	a	b	b	b	b
16134	2001	890528	3262546	GPS	a	b	b	b	b
16141	2001	893083	3266428	GPS	a	b	b	a	a
16142	2001	892708	3265705	GPS	a	a	b	a	a
16143	2001	892955	3265595	GPS	a	a	b	a	a
16144	2001	892910	3264545	GPS	a	b	b	b	a
16145	2001	893140	3264164	GPS	a	b	b	b	a
16581	1999	890050	3263512	TERRAIN	a	c	a	d	b
17091	2001	892539	3261210	GPS	b	a	c	b	b
17092	2001	892838	3260985	GPS	a	a	c	a	b
17093	2001	891902	3260702	GPS	b	b	c	a	b
17094	2001	891963	3260464	GPS	b	a	c	a	b
17095	2001	891913	3260367	GPS	b	a	c	b	b
17096	2001	891885	3260202	GPS	b	a	b	a	b
17101	2001	892954	3261473	GPS	a	a	c	b	b
17102	2001	893015	3261344	GPS	a	b	c	b	b
17103	2001	893472	3261278	GPS	b	b	c	b	b
17104	2001	893772	3261093	GPS	b	a	c	a	b
17105	2001	893836	3261102	GPS	b	a	c	a	b
17106	2001	894488	3261928	GPS	a	c	c	c	a
17107	2001	894243	3261938	TERRAIN	b	c	c	c	a
17111	2001	890158	3261930	GPS	a	a	c	b	a

17112	2001	889995	3261740	GPS	a	a	b	a	a
17113	2001	889790	3261868	GPS	a	b	c	b	a
17114	2001	889702	3261461	GPS	a	a	c	b	a
17115	2001	889976	3261523	GPS	a	a	c	b	a
17116	2001	890017	3261538	GPS	a	c	c	d	a
17117	2001	890039	3261490	GPS	a	c	c	d	a
17118	2001	890197	3261643	GPS	b	c	c	c	a
17121	2001	890379	3263151	GPS	b	a	c	b	a
17122	2001	890471	3263150	GPS	b	c	c	c	a
17123	2001	890439	3263233	GPS	b	c	c	c	b
17124	2001	890518	3263250	GPS	b	c	c	c	b
17131	2001	893795	3266660	GPS	b	a	b	a	a
17132	2001	893721	3266294	GPS	b	a	a	a	a
17133	2001	893264	3266495	GPS	a	a	a	a	a
17134	2001	892760	3266060	GPS	a	a	a	a	a
17135	2001	894177	3264798	GPS	a	c	b	c	b
17161	2001	891497	3259746	GPS	a	c	b	d	b
17162	2001	891753	3259162	TERRAIN	a	c	c	c	b
17163	2001	891944	3259173	GPS	b	c	c	d	b
17164	2001	892065	3259354	TERRAIN	b	c	c	d	b
17165	2001	892338	3259287	TERRAIN	a	c	c	d	b
17166	2001	892190	3259543	TERRAIN	a	c	c	d	b
17171	2001	893884	3260484	GPS	a	b	c	a	b
17172	2001	893185	3260208	GPS	a	b	a	a	b
17173	2001	892975	3260132	GPS	a	b	c	a	b
17174	2001	892635	3260084	GPS	a	a	c	a	b
17175	2001	892875	3260222	GPS	a	a	c	a	b
17176	2001	892993	3260455	GPS	a	a	b	a	b
17211	2001	894087	3263756	GPS	a	c	c	c	a
17212	2001	894034	3264981	GPS	a	c	c	c	b
17213	2001	892470	3261411	GPS	a	a	c	b	b
17231	2001	889096	3262679	GPS	b	c	b	d	a
17232	2001	889648	3262208	GPS	a	c	b	d	a
17241	2001	894377	3263450	GPS	a	b	c	a	b
17242	2001	894281	3263453	GPS	a	a	c	a	b
17243	2001	894137	3263386	TERRAIN	a	c	c	d	a
17244	2001	894191	3263554	GPS	b	c	c	d	a
17245	2001	894137	3263641	TERRAIN	a	c	c	d	a
17246	2001	894189	3263690	TERRAIN	a	a	c	a	b
17261	2001	887759	3262716	GPS	a	c	b	d	a
17262	2001	887892	3262390	TERRAIN	b	c	a	d	a
17263	2001	888330	3262184	GPS	a	c	a	d	a
17264	2001	888003	3261831	GPS	b	c	a	d	a
17265	2001	887599	3262164	TERRAIN	a	c	a	d	a
17266	2001	887753	3262107	GPS	b	c	a	d	a
17271	2001	890683	3267335	GPS	a	b	a	b	a
17272	2001	890677	3267701	GPS	a	b	a	b	a



17273	2001	890871	3267751	GPS	b	b	a	a	a
17274	2001	890975	3267173	GPS	b	b	a	b	a
17275	2001	890840	3267228	GPS	b	b	a	b	a
17276	2001	890892	3267085	GPS	b	b	a	b	a
17301	2001	890611	3266790	GPS	b	b	b	b	a
17302	2001	890644	3266684	GPS	b	b	b	b	a
17303	2001	890752	3266581	GPS	b	a	a	b	a
17304	2001	890872	3266472	GPS	b	c	a	c	a
17305	2001	890906	3266564	GPS	a	c	a	c	a
17306	2001	891001	3266462	GPS	b	a	a	b	a
17307	2001	890994	3266412	GPS	b	a	a	b	a
17382	1999	890250	3263362	TERRAIN	b	c	b	d	b
18011	2001	890275	3266259	GPS	b	c	b	c	b
18012	2001	890044	3265960	GPS	b	a	b	b	b
18013	2001	890076	3265989	GPS	b	a	b	b	b
18014	2001	890013	3265772	GPS	b	c	b	c	b
18015	2001	890192	3265817	GPS	b	c	b	c	b
18021	2001	892850	3260374	GPS	a	c	b	c	b
18022	2001	892617	3260745	TERRAIN	a	c	b	d	b
18023	2001	891875	3259814	GPS	a	c	b	c	b
18031	2001	893430	3263614	GPS	b	c	b	c	a
18032	2001	893362	3263036	GPS	a	c	b	c	a
18033	2001	893339	3262984	GPS	a	a	b	a	a
18426	1999	890500	3265312	TERRAIN	b	c	a	d	b
19226	1999	890700	3265112	TERRAIN	b	c	a	d	b
19261	2001	889197	3262574	GPS	a	c	b	c	a
19435	1999	890750	3265512	TERRAIN	b	c	b	d	b
19843	1999	890850	3265812	TERRAIN	a	c	b	d	b
20041	1999	890900	3265662	TERRAIN	a	c	b	d	b
20841	1999	891100	3265462	TERRAIN	a	c	b	d	b
20848	1999	891100	3265812	TERRAIN	a	c	a	d	b
21010	1999	891150	3263862	TERRAIN	b	c	b	d	b
23062	2000	892337	3268634	GPS	a	b	b	a	a
25062	2000	892993	3264243	GPS	a	b	b	a	a
26753	1999	892600	3259562	TERRAIN	a	c	c	c	b
27102	2000	888179	3264503	TERRAIN	a	b	a	b	a
60506	2000	892706	3261200	GPS	a	b	c	b	b
60705	2000	891378	3262448	GPS	b	b	b	b	a
60706	2000	891427	3261816	GPS	b	b	c	b	a
60904	2000	893423	3261428	GPS	b	a	c	a	a
61307	2000	893884	3262420	GPS	a	a	c	a	a
61405	2000	891224	3262134	GPS	a	b	c	a	a
61407	2000	891521	3262705	GPS	b	b	c	b	a
61608	2000	892083	3267541	GPS	a	a	b	a	b
71407	2000	886270	3263709	GPS	a	b	b	a	a
71410	2000	886544	3263619	GPS	a	b	b	a	a
71808	2000	886424	3264086	GPS	b	b	a	a	a

71810	2000	886733	3264110	GPS	b	b	a	a	a
71909	2000	890188	3260814	GPS	a	b	b	a	a
71910	2000	890299	3260824	GPS	a	b	c	b	a
71911	2000	890335	3260850	GPS	a	b	c	b	a
72005	2000	892562	3261097	GPS	b	b	c	b	b
72006	2000	892379	3261273	GPS	a	b	c	b	b
72008	2000	891847	3260597	GPS	b	b	c	b	b
72109	2000	892198	3267507	GPS	a	b	b	b	a
72207	2000	893887	3266633	GPS	a	b	a	a	a
72407	2000	893543	3261293	GPS	b	b	c	a	b
72408	2000	893640	3261053	GPS	b	b	c	a	b
72409	2000	893924	3261230	GPS	b	a	c	a	a
72410	2000	893968	3260720	GPS	a	b	c	a	a
72411	2000	893826	3260451	GPS	a	b	c	a	b
72414	2000	894193	3262073	GPS	a	a	c	a	a
72415	2000	894188	3262168	GPS	a	b	c	a	a
72507	2000	892784	3264575	GPS	a	b	b	b	a
72509	2000	892624	3264775	GPS	a	a	b	b	a
72510	2000	892190	3263201	GPS	b	a	c	a	a
72511	2000	892130	3263466	GPS	b	b	c	b	a
72606	2000	893836	3267308	GPS	b	a	b	a	a
72607	2000	893262	3267992	GPS	b	b	b	a	a
72608	2000	893152	3268343	GPS	b	b	b	a	a
72612	2000	893704	3264432	GPS	a	a	c	a	a
72613	2000	893540	3264404	GPS	a	b	c	a	a
72708	2000	888430	3265443	GPS	a	b	b	b	a
72710	2000	888097	3264564	GPS	a	b	b	b	a
72711	2000	888231	3264464	GPS	a	b	b	b	a
72801	2000	890282	3263152	GPS	a	b	c	b	a
72803	2000	891187	3264353	GPS	b	b	c	b	a
140603	1999	889553	3262304	GPS	a	c	b	d	a
201071	2002	890815	3264010	GPS	a	a	b	b	b
201072	2002	890681	3263739	GPS	b	c	a	d	b
201073	2002	890090	3263640	TERRAIN	b	c	a	c	b
201074	2002	889940	3263490	TERRAIN	a	c	a	c	b
201075	2002	889910	3263451	TERRAIN	a	c	a	c	b
202071	2002	891077	3263940	GPS	b	a	b	b	b
202072	2002	891309	3264130	GPS	b	a	b	b	a
202073	2002	891334	3264171	GPS	b	a	b	b	a
202074	2002	891255	3264169	GPS	b	a	b	b	a
202075	2002	891859	3263239	GPS	b	b	c	a	a
203071	2002	888510	3264771	GPS	a	a	b	b	a
203072	2002	888790	3264803	GPS	a	c	b	c	a
203073	2002	888601	3265405	GPS	a	a	b	b	a
203074	2002	888789	3265599	GPS	a	a	b	b	a
204351	1999	891009	3265812	TERRAIN	a	c	a	d	b
208451	1999	891120	3265723	TERRAIN	a	c	a	d	b

217061	2002	892770	3261425	GPS	a	a	c	b	b
217062	2002	892739	3261626	GPS	b	c	c	c	b
217063	2002	892594	3262061	GPS	b	a	b	a	b
218061	2002	892701	3266575	GPS	a	c	a	c	a
218062	2002	892628	3267590	GPS	a	a	b	b	a
218063	2002	892554	3267761	GPS	a	a	a	b	a
218064	2002	892475	3267554	GPS	a	b	a	b	a
218065	2002	892456	3267471	GPS	a	b	a	b	a
219061	2002	891420	3264901	GPS	b	b	c	a	b
219062	2002	891386	3264805	GPS	b	b	b	a	b
219063	2002	891341	3264837	GPS	b	b	b	a	b
219064	2002	891256	3264848	GPS	a	b	b	a	b
219065	2002	890940	3264940	TERRAIN	b	c	a	c	b
219066	2002	891182	3265215	GPS	a	a	c	a	b
220061	2002	890637	3264814	GPS	a	a	b	a	b
220062	2002	890703	3264733	GPS	a	a	a	a	b
220063	2002	890857	3264690	GPS	a	a	b	a	b
220064	2002	891038	3264556	GPS	a	b	b	a	a
220065	2002	891585	3264692	GPS	b	b	c	a	a
224061	2002	891493	3267152	GPS	a	a	b	a	b
224062	2002	890734	3268263	GPS	a	b	a	a	a
224063	2002	890766	3268247	GPS	a	b	a	a	a
224064	2002	890651	3266454	GPS	b	b	b	b	b
224065	2002	890685	3266440	GPS	b	b	b	b	b
225061	2002	891840	3264589	GPS	b	b	c	a	a
225062	2002	891846	3264194	GPS	b	a	c	b	a
225063	2002	891609	3263698	GPS	a	a	b	a	a
225064	2002	891930	3264065	GPS	b	c	b	d	a
225065	2002	892390	3264140	TERRAIN	b	c	b	d	a
226061	2002	886579	3264240	GPS	a	a	b	a	a
226062	2002	887040	3264340	TERRAIN	a	c	a	c	a
226063	2002	887290	3263940	TERRAIN	b	c	b	c	a
226064	2002	888347	3263579	GPS	b	c	b	c	a
226065	2002	888006	3263635	GPS	b	c	b	c	a
227061	2002	893774	3263671	GPS	a	a	a	a	a
227062	2002	893828	3263420	GPS	b	a	b	b	a
227063	2002	892822	3262409	GPS	b	a	c	b	a
228061	2002	889265	3266279	GPS	a	b	a	a	b
228062	2002	889170	3266309	GPS	a	b	a	a	b
228063	2002	889102	3266411	GPS	a	b	b	a	a
228064	2002	889077	3266457	GPS	a	b	b	a	a

DETERMINISME, DYNAMIQUE ET MODELISATION SPATIALE DE LA DIVERSITE FLORISTIQUE DANS UN CONTEXTE DE DEPRISE PASTORALE. Application à la gestion durable des espaces montagnards sous influence méditerranéenne

## RESUME

Dans l'espace montagnard européen, l'activité pastorale diminue inexorablement. La succession post-culturelle modifie la structure et le fonctionnement de la végétation, dérivant tant dans son contenu que dans son expression, d'une utilisation traditionnelle. L'aménagement de ces territoires en constante mutation doit éviter de remettre en cause leur persistance taxonomique et écologique. L'objectif de ce travail consiste à relever ce défi à l'échelle d'un éco-complexe. Le bassin versant du Petit Buëch (Hautes-Alpes, 57 km<sup>2</sup>) haut lieu de l'endémisme français inscrit dans un site Natura 2000 a servi de base à la calibration et à la validation des modèles proposés. L'utilisation conjointe de la statistique et de la géomatique a offert des outils performants pour échantillonner, analyser et modéliser spatialement les espèces et les habitats de ce secteur. L'ensemble de ces travaux a permis, outre les aspects méthodologiques novateurs, de fournir des modèles prédictifs spatialisés d'espèce protégée, d'habitats naturels et de leurs richesses floristiques, validés pour la partie sud du massif du Dévoluy (Hautes-Alpes). Véritables outils d'aide à la décision, ces modèles permettent de gérer ces espaces naturels sensibles (17% de la flore française) dans un contexte de déprise pastorale constante.

## MOTS-CLES

**Alpes, antécédents culturels, banque de graines du sol, cartographie, déprise agricole, écologie historique, forêt ancienne, pâturage, persistance écologique, régression logistique, richesse floristique**

---

CAUSES, DYNAMIC AND SPATIAL MODELLING OF THE FLORISTIC DIVERSITY IN LAND ABANDONMENT CONTEXT. TOWARDS A SUSTAINABLE MANAGEMENT OF THE MEDITERRANEAN MOUNTAINS

## SUMMARY

In European mountain, the pastoral activity decreases unrelentingly. The post-cultural succession modifies the structure and functioning of vegetation, deriving as well in its contents as in its expression, of a traditional use. The sustainable management of this lands in constant change must avoid calling into question their taxonomic and ecological persistence. The study was carried out in a watershed call « Petit Buëch » located in the Hautes-Alpes (France), and registered in the Natura2000 network. To assess, analyse and monitor this site and associated threatened species, we had using statistical modelling techniques, to understand the patterns of plant species and their richness. The explanatory factors used in the models were physical and bioclimatic variables derived from a digital elevation model (DEM) and from land use history, all constructed in a 50 m-resolution GIS environment. GLM (generalized linear models) were used to construct the models using a forward stepwise procedure. The models are discussed in the context of current theories on species richness and vegetation dynamics. Modeling of threatened species, vegetation and plant species richness based on areal photographs and GIS can provide useful information needed in land use planning and policy-makers.

---

## DISCIPLINE - SPECIALITE DOCTORALE

Sciences de l'environnement, Biologie des populations et écologie

---