

Une étude diachronique de la flore forestière d'Alsace

à partir des travaux d'Émile Issler

- mise en perspective avec les changements globaux -



MEMOIRE DE FIN D'ÉTUDES

Bjorn Volkert
16^e promotion
2004-2008

Septembre 2008

Illustrations de la page de garde :

À droite, chênaie sessiliflore du Staufen (Haut-Rhin) ;

À gauche, extraits de l'analyse de données présentée dans l'étude ;

En surimpression, *Dictamnus albus* (Ingersheim, Haut-Rhin) ;

Illustrations et photographies par Bjorn Volkert.

FICHE SIGNALÉTIQUE D'UN TRAVAIL D'ÉLÈVE DE LA FIF

Formation des ingénieurs forestiers de l'ENGREF Agro Paris Tech	TRAVAUX D'ÉLÈVES
TITRE : Une étude diachronique de la flore forestière d'Alsace à partir des travaux d'Émile Issler ; mise en perspective avec les changements globaux.	Mots clés : changements climatiques ; phytoécologie ; Alsace ; massif vosgien ; diachronique ; analyse factorielle des correspondances ; chorologie ; valeurs indicatrices ; optimum climatique ; Quaternaire.
AUTEUR(S) : Bjorn Volkert	Promotion : 16 ^e
Caractéristiques : 1 volumes ; 101 pages ; 22 figures ; 14 tableaux ; 9 annexes ; 1 carte ; bibliographie.	

CADRE DU TRAVAIL		
ORGANISME PILOTE OU CONTRACTANT : Office national des forêts, direction territoriale Alsace, direction forêts, cité administrative, 14 rue du Maréchal Juin, 67084 Strasbourg Cedex. Nom du responsable : Richard Bœuf ; coencadrement par Michel Hoff. Fonction : resp. chargé de développement technique en phytoécologie à l'office national des forêts, direction territoriale Alsace ; et maître de conférences à l'université Louis Pasteur de Strasbourg.		
Nom du correspondant ENGREF (pour un stage long) : Jonathan Lenoir		
Tronc commun ☐ Option ☐ D. d'approfondissement ☐	Stage en entreprise ☐ Stage à l'étranger ☐ Stage fin d'études ☒ Date de remise : 11/08/2008	Autre ☐
Contrat avec Gref Services Nancy ☐ OUI ☒ NON		

SUITE À DONNER (réservé au service des études)	
☐ Consultable et diffusable ☐ Confidentiel de façon permanente ☐ Confidentiel jusqu'au / / , puis diffusable	

Résumé : Une hausse de la température et des modifications des précipitations lors du siècle passé, sont maintenant avérées. Une étude diachronique de flore menée à l'échelle de la région Alsace permet d'en identifier certaines conséquences sur le tapis végétal. Certains des relevés phytosociologiques forestiers d'Émile Issler (années 1920) ont été re-localisés et ré-échantillonnés. L'analyse diachronique est fondée sur une analyse factorielle des correspondances sur les relevés originaux d'Issler dans laquelle ont été projetés ceux effectués en 2008. Cette analyse a permis de montrer un déplacement des coordonnées factorielles de certains relevés le long d'un axe altitudinal et d'un axe trophique. Ces résultats sont expliqués en prenant en compte des paramètres écologiques et chorologiques.

Summary: Both a global increase of temperature and changes in precipitation patterns have been shown for the past century. A diachronic study of the flora helps to assess environmental changes impact on the ground vegetation of various forests in Alsace (France). Most of Émile Issler's phytosociological relevés (originally done during the late 1920's) have been relocalised. We carried autadiachronic method using the initial sampling relevés as active variables and the 2008 relevés as supplementary variables in a correspondence analysis. This analysis makes us possible to show a shift in plot coordinates of some of the relevés both along a altitudinal axis and along a trophic axis. These results have been explained explained in the light of ecological and chorological parameters.

Merci !

Ce travail aura été l'occasion de contacter et de travailler avec de nombreuses personnes, sans que ce travail n'aurait pas pu aboutir. Il m'est agréable de remercier :

Richard Bœuf, qui est à l'origine de ce travail et l'a encadré à l'ONF Alsace. Ses conseils, ses compétences et son œil critique auront été indispensables au déroulement de ce stage. Je me dois donc de le remercier à cet égard, ainsi que pour les multiples relectures du présent rapport qu'il aura faites. Ces six mois à ses côtés ont été riches d'enseignements.

Michel Hoff, gardien des bases de données botaniques alsaciennes, qui a accepté de coencadrer ce stage.

Jonathan Lenoir, qui a l'a encadré côté ENGREF et m'a aidé jusqu'à terme malgré son emploi du temps chargé de fin de thèse. Je le remercie chaleureusement, en particulier pour sa disponibilité et son aide même lors du remaniement du présent rapport au delà de la soutenance. Enfin, ses conseils m'ont été très précieux en particulier lors de l'élaboration de la méthodologie.

Serge Muller, qui a accepté de juger ce travail lors de la soutenance. Ses observations naturalistes m'ont été précieuses pour dégager des pistes de recherche lors des débuts de mon stage.

Un grand merci à Patrice de Ruffray, grand chef d'orchestre de la base Sophy, qui a mis à ma disposition les relevés d'Issler extraits de la base. Ses indications m'ont permis d'en relocaliser un certain nombre.

L'ensemble des personnes qui m'ont fait part de leurs conseils, observations, à de multiples moments lors de mon travail. En particulier :

Jean-Pierre Berchtold et Hugues Tinguy qui m'a fait part d'un certain nombre d'observations botaniques personnelles. Je tiens particulièrement à les remercier pour leur excellent accueil et les riches discussions que nous pu avoir. Alain Untereiner dont l'œil critique (euphémisme !) a mis le doigt sur certains points litigieux lors du développement du travail. Je garde également un excellent souvenir de son chaleureux accueil à Linthal. Roland Carbiener qui a accepté d'avoir une longue discussion sur le sujet de mon travail. Ses connaissances botaniques et naturalistes en général ont été appréciables et m'ont apporté beaucoup. Jean-Pierre Reduron qui a accepté de me recevoir à Mulhouse, m'a fait part d'indications très précises et précieuses, remarquablement bien organisées et d'une solidité naturaliste et méthodologique très appréciable. Fabien Dupont, Gaëlle Grandet, Hans-Gerd Michiels, Albert Reif, Jean-Christophe Ragué, Annik Schnitzler, Michèle Trémolières, que j'ai pu rencontrer et ont apporté leur pierre à l'édifice.

Pour les considérations climatologiques et paléoenvironnementales, j'ai pu bénéficier de l'aide de Stéphanie Goepp, Dominique Schwartz et Jean-Luc Mercier à la faculté de Géographie de Strasbourg, qui ont tous trois accepté de me recevoir, m'ont apporté d'utiles informations et un regard critique sur la reconstitution de la végétation lors du réchauffement post-glaciaire. J'ai également pu avoir une fructueuse discussion avec Pascale Ruffaldi, de l'université de Franche-Comté. À Météo France, Yves Hauss, m'a fait part de ses observations sur l'évolution du climat en Alsace. Eric Duchêne de l'INRA m'a envoyé très rapidement une copie de son travail sur les impacts du réchauffement climatique sur la vigne en Alsace. Enfin, Pierre-Marie David m'a fait part d'un certain nombre d'observations personnelles quant à l'évolution de la nivologie des Vosges.

Pour la méthodologie plus particulièrement : Jeanne Bodin de l'INRA, qui a accepté de me rencontrer et d'évoquer son travail sur une thématique similaire. Jean-Pascal Milcent et Philippe Julve ont répondu de façon rapide et efficace à mes interrogations sur les correspondances CIFF-BDNFF.

Les personnes qui m'ont accompagné sur le terrain : Yannick Despert et Pierre Goubet dans les Hautes Vosges. Loïc Duchamp, dans les Vosges du Nord. Merci également à toi Loïc pour ton accueil à Zittersheim. Pascal Holveck et Pierre Meltz sans qui je n'aurais pas pu relocaliser la station à lycopodes décrite par Issler. Gille Gaudinat également, qui m'a accompagné sur la station à buis d'Andolsheim.

Pour les aspects relatifs au SIG, j'ai pu bénéficier du soutien technique et de l'expérience de Laurent Gauthier et de Michel Wolff (direction forêt de l'ONF Alsace) et de Christian Piedallu (AgroParisTech-ENGREF Nancy).

Les bibliothécaires émérites sans qui cette synthèse n'aurait pas pu aboutir : David Gasparotto et Nathalie Briot à AgroParisTech – ENGREF Nancy d'une part ; Sophie Cornu et Martine Rémigraud de la documentation technique de l'ONF (Fontainebleau) d'autre part. Je ne peux que les remercier et admirer le dévouement avec lequel ces personnes ont réussi à mettre la main sur des références biblio que je pensais parfois (à tort !) introuvables.

Bien sûr, il me faut remercier chaleureusement l'ensemble de l'équipe de la Direction Forêt à Strasbourg, qui m'a accueilli en son sein pendant six mois. Merci aux agents de l'office national des forêts qui ont répondu à l'enquête sur la répartition du houx que nous avons lancée.

Merci à Nicolas Simler dont les discussions, formelles comme informelles, ont été fructueuses à bien des égards.

Un grand merci également aux personnes qui ont fait le nécessaire pour démonter le palier de la cage d'escalier sous lequel mon portable s'était insidieusement faufilé.

Merci à tous ceux qui m'ont soutenu et accompagné lors de ces six mois. Joël, dont le calme de la bisontine demeure fut propice aux premiers balbutiements de ce mémoire. Et dont la strasbourgeoise et commune demeure est l'écrin des derniers murmures du même mémoire. Je tiens à souligner ses multiples conseils, relectures et mises en page, même tard dans la nuit et sous la menace.

François, Franz, « aaaah ! », c'est surfait, ou comment décompresser en un week-end.

Child pour ses tortillas.

Yannick, mon petit Yannick, l'italien du Dabo, mais enfin ! Les discussions que nous avons pu avoir, même si elles se firent sporadiques sur la fin, m'ont apporté beaucoup, et tu le sais en plus.

« Choël » Hamann et ses Hammanites.

Le soutien côté FIF, merci à vous depuis ce côté des Vosges, en particulier à Tony, Myriam, Anne, Nico, Cécile.

Enfin, à celle qui m'a accompagné presque au quotidien lors de ces six mois, dans mes coups d'euphorie, de craquage total. Pour ta compréhension face à mes indisponibilités et mon travail qui durait parfois (souvent) (comme maintenant, par exemple) tard dans la nuit. Merci pour tout ce que tu as fait.

Cynthia.

« Ce n'est pas dans la science qu'est le bonheur, mais dans l'acquisition de la science. »

– Edgar Allan Poe, *« Le Pouvoir des mots »*

Table des matières

Introduction générale :	13
1 Position de la problématique : comment la végétation réagit-elle aux changements climatiques ?	13
2 But de l'étude : mieux cerner les effets des réchauffements climatiques passés sur la distribution de la flore.	13
3 En quoi l'Alsace présente-elle un intérêt ?	14
4 Méthodes et structure du rapport :	14
 Première partie – Connaissances relatives aux migrations floristiques en réponse aux changements climatiques.	15
1.1 Époque récente : des modifications climatiques avérées mais peu de migrations floristiques établies.	15
1.1.1 Des changements climatiques nets pendant le siècle passé	15
1.1.1.1 <i>Des températures clairement en hausse</i>	15
1.1.1.2 <i>Une évolution des précipitations moins tranchée</i>	16
1.1.1.3 <i>Une aridité globalement croissante ?</i>	16
1.1.1.4 <i>Un bilan... incertain et en tous cas difficile à qualifier</i>	16
1.1.2 Quelques migrations floristiques observées : rien de systématique mais des tendances se dégagent.	17
1.1.2.1 <i>Quelles conséquences observées sur la végétation ?</i>	17
1.1.2.2 <i>Remontée des étages de végétation en montagne.</i>	17
1.1.2.3 <i>Extension des feuillus à feuilles pérennes.</i>	19
1.1.2.4 <i>Introgression d'éléments méditerranéens et balkano-pontiques dans des cortèges tempérés.</i>	19
1.1.2.5 <i>Régression d'éléments à affinités boréales.</i>	20
1.1.2.6 <i>Augmentation des nitrophiles.</i>	20
1.1.2.7 <i>Conclusion.</i>	20
1.2 Paléoflore et climat à l'optimum climatique postglaciaire de l'époque atlantique.	21
1.2.1 Des sources de données variées	21
1.2.2 Le massif vosgien est le domaine de la « chênaie mixte »	22
1.2.3 La question de la limite supérieure de la forêt	24
1.2.4 Les chênaies des collines sous-vosgiennes	24
1.2.5 Les peuplements des plaines et de la vallée du Rhin	24
1.2.6 Au nord de l'Alsace : pin et bouleau	25
1.2.7 Discussion et limites de la reconstitution	26
1.2.8 Vers une prise en compte des vitesses et facteurs de dispersion des espèces ?	27
1.2.9 Quel climat pendant la période atlantique ? Quel lien avec les scénarii du GIEC ?	27
1.3 Conclusion : à quoi peut-on s'attendre ?	29

Deuxième partie – Une contribution à l'étude diachronique de la flore

d'Alsace.	31
2.1 Jeu de relevés source	31
2.1.1 Les relevés les plus anciens de la région	31
2.1.2 Présentation des relevés choisis	32
2.1.2.1 <i>Divers milieux ont été étudiés</i>	32
2.1.2.2 <i>Une méthodologie précisée</i>	32
2.1.2.3 <i>Les paramètres analytiques utilisés et la description du relevé</i>	33
2.1.3 Relocalisation des relevés	33
2.1.3.1 <i>Protocole et méthodologie de « pré-relocalisation »</i>	33
2.1.3.2 <i>Résultats a priori</i>	34
2.1.3.3 <i>Bilan</i>	34
2.2 Zone d'étude : une partie du Haut-Rhin	34
2.3 Nouvel échantillonnage	35
2.3.1 Retrouver une végétation homogène équivalente	35
2.3.2 Quelques restrictions	35
2.4 Phase de terrain.....	35
2.5 Numérisation des relevés	36
2.6 Analyse diachronique des relevés.....	36
2.6.1 Traitement des tableaux	37
2.6.2 À la recherche des facteurs écologiques structurant les relevés d'Issler	37
2.6.2.1 <i>Premiers résultats</i>	38
2.6.2.2 <i>Apports de l'analyse de la contribution des espèces aux axes factoriels</i>	38
2.6.2.3 <i>Un facteur altitudinal fortement impliqué</i>	39
2.6.2.4 <i>Un axe reflétant la richesse trophique du sol.</i>	40
2.6.3 Évolution des relevés entre l'époque de Issler et la nôtre.	42
2.6.3.1 <i>L'AFCVI : une méthode d'analyse qui se prête à l'étude diachronique.</i>	42
2.6.3.2 <i>Un déplacement global le long des axes de l'AFC</i>	42
2.6.3.3 <i>La question des déplacements par types homogènes</i>	46
2.6.3.3.1 Les types « Issler »	46
2.6.3.3.2 Cibler des types sensibles.....	47
2.6.4 Interprétation des déplacements.	48
2.6.4.1 <i>Éléments relatifs à l'interprétation des déplacements</i>	48
2.6.4.2 <i>Les formations de plaine et de colline sèche s'enrichissent en espèces d'altitude</i>	48
2.6.4.3 <i>Une remontée d'espèces de plus basses altitudes au sein des formations de montagne</i>	48
2.6.4.4 <i>Un signal d'eutrophisation concerne les formations résineuses montagnardes</i>	48
2.6.5 Apports de l'utilisation de valeurs indicatrices	48

2.6.5.1	<i>Tendances globales</i>	49
2.6.5.2	<i>Formations d'altitude</i>	49
2.6.5.3	<i>Formations de plaine</i>	50
2.6.5.4	<i>De l'intérêt de l'usage des valeurs indicatrices</i>	51
2.6.6	Bilan des apparitions et des disparitions	51

Troisième partie – Apports de la chorologie. Vers des espèces « à

	suivre ».....	53
3.1	Pourquoi la chorologie ?	53
3.2	Bâtir une base chorologique	53
3.2.1	Plusieurs sources de données chorologiques	53
3.2.2	Hétérogénéité des informations chorologiques	54
3.2.3	Adoption d'un référentiel chorologique simple et fonctionnel	55
3.2.4	Prise en compte de la position en limite d'aire	56
3.3	Comportement des différents groupes biogéographiques dans l'étude diachronique.....	56
3.3.1	Première approche.	56
3.3.2	Répartition des groupes chorologiques dans les plans factoriels	57
3.3.3	Des mouvements de ces groupes	59
3.3.4	Et Ellenberg dans tout ça ?	60
3.3.4.1	<i>Sur le gradient de continentalité</i>	60
3.3.4.2	<i>Sur un gradient thermique</i>	60
3.3.4.3	<i>Tout ça pour quoi ?</i>	61
3.4	Apparitions et disparitions à la lumière de la biogéographie.	62
3.4.1	Apparitions	62
3.4.1.1	<i>Nitroclines et neutroclines : l'explosion.</i>	62
3.4.1.2	<i>Néophytes</i>	63
3.4.1.3	<i>Conclusion sur les apparitions</i>	63
3.4.2	Disparitions	63
3.4.2.1	<i>Des espèces de milieux ouverts</i>	63
3.4.2.2	<i>Certaines espèces n'ont probablement pas été remarquées</i>	64
3.4.2.3	<i>Pas de caractérisation chorologique marquée des espèces non retrouvées</i>	64
3.4.2.4	<i>Majoritairement des plantes oligotrophes acidiclinales... et héliophiles</i>	64
3.4.3	Conclusion sur les apparitions et « disparitions » d'espèces	65

Synthèses, discussions et perspectives..... 66

4.1	Les résultats trouvés ici confirment :.....	66
4.2	De la prise en compte de la chorologie	66
4.3	Importance des changements climatiques dans les modifications de la flore	67
4.4	Limites et critiques	68
4.4.1	Erreurs possibles dans le jeu de relevés source	68
4.4.2	L' « effet observateur »	69

4.5	Mise en perspective du travail effectué.....	69
4.6	Le point sur quelques espèces :	70
Bibliographie.....		72
Liste des contacts		85
Table des annexes.....		87

Table des figures

Fig. 1 – Calage des datations du massif du Hohneck au cours de l'Holocène avec les paramètres climatiques et anthropiques.....	29
Fig. 2 – Schéma de mise en forme du tableau floristique pour les analyses.	37
Fig. 3 – Diagramme des valeurs propres.	38
Fig. 4 – Projection des altitudes des relevés dans le plan F1-F2 de l'AFC.	40
Fig. 5 – Corrélation entre les valeurs de F1 et l'altitude.	40
Fig. 6 – Corrélation entre les valeurs de l'axe F2 et le ratio C/N.....	41
Fig. 7 – Corrélation entre les valeurs de l'axe F2 et le pH moyen de chaque relevé.	41
Fig. 8 – Projection des valeurs de C/N des relevés dans le plan F1-F2 de l'AFC.....	41
Fig. 9 – Projection des relevés Issler et 2008 dans le plan F1-F2 de l'AFC.....	42
Fig. 10 – Projection des déplacements des couples de relevés sous forme vectorielle dans le plan F1-F2.	43
Fig. 11 – Graphique donnant les ΔF_1 de chacune des paires de relevés homologues	44
Fig. 12 – Graphique donnant les ΔF_2 de chacune des paires de relevés homologues	45
Fig. 13 – Déplacement des types définis par Issler le long des axes factoriels 1 et 2	47
Fig. 14 – Évolution de quelques valeurs indicatrices moyennes pour l'ensemble des relevés étudiés.	49
Fig. 15 – Évolution de quelques valeurs indicatrices moyennes pour les relevés 704 à 714	49
Fig. 16 – Évolution du S/T, du C/N et de l'indice de De Martonne moyens pour les relevés 704 à 714 (formations montagnardes).....	50
Fig. 17 – Évolution de quelques valeurs indicatrices moyennes pour les relevés 302 à 416 (formations feuillues de plaine).....	50
Fig. 18 – Évolution de quelques valeurs indicatrices moyennes pour les relevés 302 à 313 (charmaies et chênaies charmaies).....	50
Fig. 19 – Évolution de quelques valeurs indicatrices moyennes pour les relevés 408 à 416 (chênaies sessiliflores).	51
Fig. 20 – Évolution du S/T, du C/N et de l'indice de De Martonne moyens pour les relevés 408 à 416 (chênaies sessiliflores).	51
Fig. 21 – Projection des modalités chorologiques dans le plan F1-F2 de l'AFC.	57
Fig. 22 – Projection des modalités chorologiques dans le plan F1-F2 de l'AFC..	58

Table des tableaux

Tabl. 1 – Variations des principales grandeurs thermométriques en France et en Alsace entre 1901 et 2000	16
Tabl. 2 – Quelques remontées de la flore en altitude dans les Alpes françaises	18
Tabl. 3 – Répartition des relevés d'Issler selon les grands types de végétation étudiés.	32
Tabl. 4 – Espèces aux contributions les plus fortes à la construction des axes factoriels F1 et F2.	39
Tabl. 5 – Valeurs moyennes de F2 pour chaque modalité géologique laissée par Issler.	41
Tabl. 6 – Principales tendances de déplacements par groupes le long de l'axe factoriel F1.	47
Tabl. 7 – Modalités chorologiques et symboles utilisés	57
Tabl. 8 – Comparaison du nombre d'espèces de chaque modalité chorologique entre les jeux de relevés d'Issler et 2008.....	59
Tabl. 9 – Valeurs moyennes de K (Ellenberg) pour chacun des groupes chorologiques identifiés.	60
Tabl. 10 – Valeurs moyennes de T (Ellenberg) pour chacun des groupes chorologiques identifiés.	61
Tabl. 11 – Valeurs moyennes de F/T (Ellenberg) pour chacun des groupes chorologiques identifiés	61
Tabl. 12 – Importance des taxons sans valeur d'Ellenberg dans l'étude des cortèges chorologiques.	61
Tabl. 13 – Ventilation de la chorologie parmi les espèces apparues.	62
Tabl. 14 – Ventilation de la chorologie parmi les espèces non retrouvées.	64

Liste des sigles

AFC : analyse factorielle des correspondances

AFCVI : analyse factorielles des correspondances avec valeurs instrumentales

ANOVA : *analysis of variance* (analyse de la variance)

AT : amplitude thermique

CAH : classification ascendante hiérarchique

DIREN : direction régionale de l'environnement

GIEC : groupe intergouvernemental d'experts sur l'évolution du climat

GPS : *global positioning system* ou bien géo-positionnement par satellite

IFN : inventaire forestier national

IGN : institut géographique national

INRA : institut national de la recherche agronomique

MNT : modèle numérique de terrain

ONF : office national des forêts

RENECOFOR : réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers

SIG : système d'informations géographiques

UHP : université Henri Poincaré (Nancy)

UMR : unité mixte de recherche

Introduction générale :

Le fait que les températures atmosphériques soient en augmentation depuis le début du xx^e siècle est un phénomène maintenant bien établi. Moisselin *et al.* (2002) soulignent que ce phénomène est davantage marqué depuis les années 1980. Pour le siècle à venir, des changements climatiques majeurs sont prévus : notamment un réchauffement global de 1,1 °C à 6,4 °C et des modifications dans la répartition des précipitations (GIEC, 2007).

0.1 Position de la problématique : comment la végétation réagit-elle aux changements climatiques ?

L'observation d'un réchauffement climatique global suggère des impacts sur les organismes vivants, en particulier sur leur distribution. Davis et Zabinski (1992) parlent de déplacements des « enveloppes climatiques » (*Climate envelope*,) au sein desquelles les conditions climatiques sont favorables au maintien des espèces.

Ces impacts sur la distribution des êtres vivants seraient à prévoir à moyen et long terme selon les scénarios de changements climatiques prévus par le GIEC pour le siècle à venir. Certains travaux vont dans ce sens ; évoquons le modèle de niche climatique élaboré pour les espèces arborescentes (Badeau *et al.*, 2004 ; Badeau *et al.*, 2007) et les modèles phénologiques et liés aux traits de vie (Morin, 2006 ; Morin et Chuine, 2007). Dans leurs travaux, Thuiller *et al.* (2005) ont tenu compte des capacités de migration des espèces en distinguant deux cas de figure : migration illimitée ou absente. Mais la réalité biologique se situerait sans doute à un niveau intermédiaire. Cependant, les estimations de ces auteurs pour 1350 espèces végétales (en moyenne 2 % d'extinctions et 22 % d'espèces fortement menacées en l'Europe dans le scénario le plus extrême) constituent de véritables signaux d'alerte.

La prévision des effets de ces changements sur la flore est donc à mettre en lien avec la façon dont elle y réagirait ; ceci dépend de la tolérance des espèces, de leurs capacités d'adaptation et de dispersion. Selon Huntley *et al.* (1995) et Skov et Svenning (2004), une espèce peut :

- Rester et survivre, par exemple si les changements globaux ne déplacent pas son enveloppe climatique.
- Rester et survivre avec une population déclinante, dans un environnement non optimal, ce qui peut mener à l'extinction de l'espèce.
- Suivre le déplacement de son enveloppe climatique induit par le changement (voir aussi Pitelka, 1997).
- Évoluer à long terme (Davis et Shaw, 2001). Dans un premier temps, ce sont surtout les espèces dont les temps de génération sont très courts et les taux de croissance rapides qui seraient susceptibles de subir des changements évolutifs *in situ* en réponse directe aux changements climatiques (Thuiller, 2007).

0.2 But de l'étude : mieux cerner les effets des réchauffements climatiques passés sur la distribution de la flore.

Un moyen de compléter notre connaissance de ces phénomènes serait donc d'étudier la réaction des espèces lors de réchauffements climatiques passés. En effet, la reconstitution de la dynamique des écosystèmes dans ses dimensions spatiale et temporelle est une clé à la compréhension des effets du climat sur cette même dynamique. Trouver des équivalents aux processus actuels qui fonctionnent aux mêmes échelles de temps et d'espace par l'étude de conditions environnementales passées permettrait de déceler la nature des changements que pourrait entraîner une augmentation rapide de la température moyenne terrestre dans les prochaines décennies (Jetté, 1995 ; Bégin et Tessier, 1998).

De nombreux travaux ont mis en évidence l'influence du climat sur certains phénomènes écologiques. Ainsi, la reconstitution de conditions écologiques anciennes passe par le choix d'indicateurs, reflétant climats et environnements passés. Dans le cas des écosystèmes terrestres, les plus fréquemment cités sont :

- les déplacements des limites altitudinales et latitudinales des arbres ;
- l'extension ou la contraction de l'aire de répartition de taxons ou la fluctuation de populations ;
- les changements dans le rythme et les formes de croissance des végétaux (phénologie et dendrochronologie).

La question de la phénologie ne sera délibérément pas abordée ici (bien qu'il existe des modèles de répartition prenant en compte la phénologie : voir Morin, 2006). Les efforts seront concentrés sur l'étude des modifications dans l'abondance et la distribution des espèces végétales lors de changements climatiques passés, à l'échelle d'une région : l'Alsace.

0.3 En quoi l'Alsace présente-elle un intérêt ?

(1) Cette région est choisie car citée pour être un carrefour biogéographique, où se croisent par exemple des éléments atlantiques, montagnards, méditerranéens, médio-européens (Issler, 1932 ; Ochsenbein, 1977 ; Gagnieu, 1965 *in* Issler *et al.*, 1982 ; Sell *et al.*, 1998). Petit (1999) la cite également comme carrefour de routes de recolonisation pour certaines espèces depuis des zones refuges distinctes après les glaciations. Au delà de cet intérêt biogéographique, une telle zone présente des enjeux majeurs dans la conservation de la flore face aux changements climatiques : nous verrons que certaines espèces y trouvent leur limite d'aire ou des zones refuges azonales.

(2) Ainsi, s'y trouvent des cortèges végétaux relictuels d'événements climatiques passés (Issler, 1953 ; Ochsenbein, 1977) à fort intérêt patrimonial, constituant par exemple des chaumes à flore subalpine, des prairies steppiques, des collines sèches, des vallons frais (voir Sell *et al.*, 1998) qui seraient *a priori* susceptibles d'être modifiés par les changements climatiques à venir. Il conviendrait de mieux connaître leur sensibilité *via* l'étude des modifications floristiques d'un passé récent.

(3) Une partie du massif vosgien est comprise dans la région Alsace ; jusqu'à récemment, peu d'études portaient sur la sensibilité des massifs de moyenne montagne au réchauffement climatique (voir cependant Lenoir *et al.*, 2008). Or ce réchauffement pourrait y avoir des impacts non négligeables (Thuiller *et al.*, 2005). L'avenir des écosystèmes de l'étage subalpin, à valeur patrimoniale jugée forte, intrigue voire inquiète naturalistes et gestionnaires.

0.4 Méthodes et structure du rapport :

Il s'agira s'abord de retracer les modifications de la flore qui ont pu survenir en Alsace lors de réchauffements passés. Deux échelles de temps seront successivement abordées. Ces données permettront de formuler un certain nombre d'hypothèses quant à d'éventuels mouvements de flore à observer. Ces hypothèses seront explorées et testées *via* une étude diachronique d'éléments de flore locale dont nous expliciterons la méthode. Les résultats obtenus seront alors complétés avec des considérations biogéographiques, puis interprétés et discutés afin de cibler des taxons et milieux à suivre dans la perspective des changements climatiques.

Première partie – Connaissances relatives aux migrations floristiques en réponse aux changements climatiques.

"The farther backward you can look, the farther forward you are likely to see."
– Winston Churchill

La synthèse d'études relatives à des mouvements de flore déjà observés, à mettre en regard avec des évolutions climatiques, constitue un préalable indispensable à notre étude. Comme il a été stipulé, deux échelles de temps seront abordées :

— Une échelle récente, celle du siècle passée. Ces considérations permettraient de dégager quelques tendances quant au comportement de la flore à relativement court terme. D'après Moisselin *et al.* (2002), les effets du réchauffement climatique sont davantage marqués depuis les années 1980. Il importe donc de disposer de données situées de part et d'autre de cette date. Dans le quart nord-est de la France, quelques observations de scientifiques et gestionnaires d'espaces naturels sont disponibles. Afin de pallier à ce manque relatif d'informations (surtout hors phénologie !) le champ de nos investigations sera étendu aux régions biogéographiques attenantes.

— Une échelle de quelques millénaires : celle du Quaternaire et de l'optimum du réchauffement postglaciaire (époque atlantique). Une tentative de reconstitution du comportement de la végétation devrait permettre d'apporter des éléments quant à la connaissance des impacts d'un réchauffement climatique sur la flore à plus long terme (Jetté, 1995 ; Bégin et Tessier, 1998). Ceci impliquera l'exploitation de données fossiles et d'études plus récentes induisant des marqueurs génétiques.

1.1 Époque récente : des modifications climatiques avérées mais peu de migrations floristiques établies.

1.1.1 Des changements climatiques nets pendant le siècle passé

Au niveau mondial, les rapports du GIEC évoquent une augmentation des températures moyennes annuelles planétaires de $+ 0,74 \pm 0,18$ °C lors du siècle passé (GIEC, 2007). En France, c'est surtout l'article de Moisselin *et al.* (2002) qui apporte des éléments de synthèse sur l'évolution du climat lors du siècle passé (période 1901 – 2000).

1.1.1.1 Des températures clairement en hausse

Un accroissement global des températures en France est significativement avéré (tabl. 1). D'après la synthèse de Moisselin *et al.* (2002), l'Alsace fait partie de la poche nord-est où l'augmentation des températures aurait été des plus faibles entre 1901 et 2000. À plus fine échelle spatiale, l'exploitation des données climatiques de la station de Geishouse par Cluzeau *et al.* (2001) dans le cadre de l'interprétation des variations de la végétation forestière dans les placettes de l'IFN entre 1979 et 1999 corrobore ces variations.

Pour la végétation, c'est surtout la répartition saisonnière de ces évolutions qui est intéressante. L'étude de Moisselin *et al.* (2002) ne rapporte aucune saison où l'on observe une baisse significative pour les températures minimales et maximales, mais précise une accentuation des contrastes saisonniers, la saison chaude se réchauffant plus que la saison froide. Cette étude ne permet cependant pas de descendre à une échelle régionale. À l'inverse, Cluzeau *et al.* (2001) rapportent qu'au poste de Geishouse (660 m), ce sont les mois d'hiver qui se réchauffent davantage (novembre à mars : $+ 1$ °C) que les mois de saison de végétation (avril à octobre : $+ 0,5$ °C), et que la température du mois le plus froid augmente fortement. Ainsi, selon l'échelle spatiale d'observation, des tendances différentes sont établies.

	Variation en France (1901 – 2000) (*)	Variation en Alsace (1901 – 2000) (*)	Variations à Geishouse (**)
Intervalles de temps étudiés	1901 – 2000	1901 – 2000	entre 1979-1988 et 1990-1999
températures moyennes	de + 0,7 °C à parfois plus de + 1 °C	environ + 0,7 °C.	+ 0,7 °C
températures minimales	de + 0,9 °C à + 1,5 °C	de + 0,9 °C à + 1,0 °C	+ 1,0 °C
températures maximales	de + 0,1 °C à + 1,1 °C	de + 0,3 °C à + 0,5 °C	+ 0,5 °C
amplitude thermique (A.T.)	- 1,3 °C à + 0,1 °C (A.T. diurne)	de - 0,3 °C à - 0,5 °C (A.T. diurne).	- 1,0 °C (A.T. annuelle)

Tabl. 1 – Variations des principales grandeurs thermométriques en France et en Alsace entre 1901 et 2000 (*) d'après Moisselin *et al.*, 2002 ; (**) d'après Cluzeau *et al.*, 2001.

En plaine, la situation serait analogue. Les auteurs rapportent une augmentation des températures mensuelles moyennes de 0,9 °C entre 1979 et 1999. À Mulhouse, cette hausse n'aurait été que de 0,4 °C. Duchêne et Schneider (2005) ont pu montrer que la région de Colmar connaissait depuis 1972 une augmentation de la température moyenne de la température de 0,06 °C par an, soit près de 2 °C en une trentaine d'années, ce qui est comparable, selon eux, aux plus fortes augmentations prévues par les scénarios du GIEC pour les années à venir. Cette tendance, vérifiée sur l'ensemble des saisons, est particulièrement marquée sur le printemps. La durée de la saison de végétation a significativement augmentée, *via* notamment un jour de plus par an où la température moyenne est supérieur à 10 °C.

1.1.1.2 Une évolution des précipitations moins tranchée

Les deux tiers nord du territoire français présentent une hausse des précipitations non significative (Moisselin *et al.*, 2002). La situation est donc moins nette, et ceci se retrouve à l'échelle de la région Alsace : le cumul des précipitations y aurait été en hausse, mais pas de façon nettement significative. Cependant Cluzeau *et al.* (2001) montrent des tendances à la baisse entre 1979 et 1999 : diminution de 5 % à Geishouse, de 7 % à Colmar et de 10 % à Mulhouse. Cette disparité entre ces deux avis est peut-être liée au fait que les échelles d'étude, temporelle et spatiale, soient différentes.

1.1.1.3 Une aridité globalement croissante ?

Moisselin *et al.* (2002) évoquent les variations de l'aridité évaluée *via* l'indice de De Martonne, mais la faible densité géographique des postes présentant les données jugées suffisantes pour ce calcul limite les interprétations. Une tendance à l'humidification peut être constatée au nord. Trois des dix-sept postes retenus pour ce calcul se trouvent en Alsace ou dans des zones limitrophes. Même si cela semble peu pour tirer des conclusions à l'échelle régionale, on remarquera tout de même que les deux postes vosgiens indiquent une humidification du climat croissante, tandis que celui situé en plaine d'Alsace reflète une augmentation de l'aridité. Cluzeau *et al.* (2001) rapportent que le bilan hydrique s'est sans doute « *significativement dégradé* ».

1.1.1.4 Un bilan... incertain et en tous cas difficile à qualifier

Une augmentation claire des températures, induit une saison chaude encore plus chaude et une saison froide plus douce. L'évolution des précipitations reste quant à elle relativement floue. À l'échelle de la région naturelle constituée par les Vosges et l'Alsace, le rôle du topoclimat peut énormément jouer dans la répartition des précipitations et des températures.

Comment qualifier ces évolutions climatiques ? Plutôt, vers quel(s) type(s) de climat semble-t-on se diriger ? Il est difficile, au vu des éléments qu'on vient d'évoquer, de coller une « étiquette » sur cette évolution, tant on trouve dans la zone d'étude :

- des éléments de continentalisation : avec des précipitations d'hiver qui seraient particulièrement à la baisse,
- des éléments d'atlantisation avec des hivers moins froids,
- des éléments de climat méditerranéen avec les étés qui sont plus chauds et plus secs.

Ces différents aspects peuvent influencer à différents titres le dynamisme et la répartition d'espèces végétales d'affinités biogéographiques variées. Regroupons donc quelques migrations floristiques observées lors de la période correspondante (le siècle passé).

1.1.2 Quelques migrations floristiques observées : rien de systématique mais des tendances se dégagent.

1.1.2.1 Quelles conséquences observées sur la végétation ?

La question des conséquences des changements climatiques sur la phénologie des végétaux est proportionnellement plus souvent abordée que celle des modifications d'aire de répartition (15 % des études de ces impacts sur la végétation dans la synthèse de Parmesan et Yohe, 2003). Parmi celles-ci, il s'agit surtout de modifications de la limite altitudinale de la forêt, ou de l'arrivée de nouvelles espèces dans des écosystèmes leur étant précédemment hostiles : remontée de plantes en altitude ou colonisation de zones arctiques.

1.1.2.2 Remontée des étages de végétation en montagne.

Ainsi, la plupart des premières observations ont été faites en région de haute montagne (Grabherr *et al.*, 1994 ; Bodin, 2004 ; Dobbertin, 2005 *in* Dupouey et Bodin, 2007 ; Walther *et al.*, 2005a ; Dupouey et Bodin, 2007 ; Thuiller, 2007). Ceci est principalement dû au fait que les gradients climatiques soient plus marqués dans les montagnes que dans les plaines.

En montagne, deux gradients écologiques ont un fort impact sur l'écologie des communautés : le gradient de température (en moyenne 0,54 °C pour 100 m) d'abord, mais aussi le gradient lié à l'exposition, ayant des conséquences sur l'ensoleillement et l'hygrométrie. Ils provoquent de fortes différences de température à de faibles distances, et engendrent des limites resserrées des aires de distribution et des étagements de la végétation. En plaine française, le gradient de température est de 0,5 °C pour 100 km de latitude. Un réchauffement climatique de 1 °C entraînerait donc une remontée des isothermes de 150 m en altitude en montagne et 200 km vers le pôle en plaine. Par conséquent, l'augmentation de température observée au xx^e siècle en France devrait correspondre à une montée des isothermes de 15 m par décennie en montagne. En plaine, ce réchauffement correspondrait alors à un déplacement de 36 km, 9 km et 18 km par décennie des isothermes de température minimale, maximale et moyenne respectivement (Dupouey et Bodin, 2007).

Compte tenu des capacités de dispersion des espèces, il semble que ce soit en montagne qu'elles soient capables d'adapter leur aire de répartition le plus rapidement aux changements climatiques, et donc refléter ces derniers de façon plus fidèle et plus étroite. De plus, les écosystèmes de plaine apparaissent souvent plus morcelés que ceux de montagne, ce qui rend d'autant plus difficile la migration des espèces végétales et donc le déplacement des aires de répartition correspondantes (Pitelka, 1997).

Une remontée de la flore en altitude a pu être observée ça et là au cours du xx^e siècle, ce qui peut être vu comme une amorce de changement d'aire. C'est dans les Alpes que l'on trouve le plus de

travaux concernant une montée en altitude de la végétation. Par exemple, la pénétration des espèces de l'étage subalpin dans l'étage nival des Alpes est évoquée dès 1994 (Grabherr *et al.*, 1994), et attribuée par les auteurs au réchauffement climatique. Cette étude a été depuis contestée (Dupouey et Bodin, 2007). Une progression des espèces vers de plus hautes altitudes a été étudiée dans les Alpes françaises (tabl. 2), en particulier dans le Briançonnais (Dupouey *et al.*, 1998 *in* Dupouey et Bodin, 2007) et dans les Alpes du Sud (Dupouey et Bodin, 2007).

Etude	Secteur	Progression en altitude	Période	Évolution de la température	Observations
Dupouey <i>et al.</i> , 1998	Briançonnais		1969 à 1992	+ 0,09 °C sur 10 ans	nulle dans l'étage montagnard et significative dans l'étage subalpin, en particulier sur les versants nord
Bodin, 2004	Maurienne		1950 à 2002		progression des espèces nitrophiles et à caractère océanique
Dupouey et Bodin, 2007	Alpes du Sud	+ 21 m	1984 à 1998	+ 0,08 °C sur 10 ans	affecterait plutôt les étages inférieurs (supra-méditerranéen et montagnard).

Tabl.2 – Quelques remontées de la flore en altitude dans les Alpes françaises. D'après Dupouey et Bodin, 2007.

Si Walther *et al.* (2005a) suggèrent une montée en altitude rapide de la végétation en réponse au réchauffement climatique constaté dans les années 1990, ils ne plaident cependant pas pour un remplacement des espèces spécialisées de haute altitude par des espèces des étages de végétation inférieurs, mais plutôt à un enrichissement global de la diversité spécifique de la végétation des sommets : 86 % d'espèces en plus entre 1905 et 1985 et 26 % entre 1985 et 2003. Certaines de ces espèces auraient progressé de 50 à 500 m en altitude pendant le siècle écoulé.

Peu d'études similaires semblent avoir été menées dans les massifs de moyenne montagne. À l'occasion de l'exploitation des données de l'inventaire forestier national (IFN) dans le département du Haut-Rhin, Cluzeau *et al.* (2001) ont pu montrer un double déplacement significatif de la végétation dans les Vosges haut-rhinoises – l'un en altitude, l'autre vers des expositions nord – entre les deux périodes de passages de l'inventaire forestier national (1979 – 1988 et 1990 – 1999). Les relevés de 1999 sont, pour une végétation identique, en moyenne 17 m plus haut en altitude que ceux de 1988. Les auteurs soulignent que cette progression ne peut pas être attribuée sans ambiguïté au réchauffement climatique que connaît la région (cf. § 1.1.1.1.), principalement en raison « *des biais liés à l'augmentation, entre les deux cycles, du nombre d'espèces observés dans chaque placette.* ». Dans une étude récente prenant en compte l'ensemble des massifs français, Lenoir *et al.* (2008) établissent une remontée moyenne de la végétation en altitude de 29 m tous les dix ans lors des trois dernières décennies.

La forte progression de la limite de la forêt en altitude a fait l'objet de nombreuses études dans de nombreuses régions du monde (voir par exemple Parmesan et Yohe, 2003). On ne peut systématiquement attribuer ce phénomène avec certitude au changement climatique, car d'autres facteurs, temporellement concomitants, pourraient avoir joué un rôle : par exemple, la déprise agricole. La part des choses est alors encore difficile à faire. De plus, on peut douter du lien de causalité entre réchauffement climatique et remontée altitudinale de la limite des forêts, car celles-ci ont été, dans la majorité des cas, abaissées en altitude par l'homme (Goepp, 2007 ; Schwartz, comm. pers.)

1.1.2.3 Extension des feuillus à feuilles pérennes.

Le houx (*Ilex aquifolium*), espèce à affinité méditerranéo-atlantique (Issler *et al.*, 1982 ; Rameau *et al.*, 1989 ; Oberdorfer, 1990), est connu pour être typique des climats doux. Walter (1929) rapporte des dépérissements de houx en Alsace suite à l'hiver rigoureux 1928-1929. La limite climatique de l'espèce correspond à l'isotherme $-0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ de température moyenne du mois le plus froid (Dupouey et Bodin, 2007). Ces derniers montrent que le houx est passé de 10 à 21 % de présence dans les relevés IFN dans l'Ardenne primaire entre 1987 et 1998. Avant 1987, la température moyenne du mois le plus froid y était à peine supérieure à $-0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Elle a aujourd'hui augmenté de plus de $2\text{ }^{\circ}\text{C}$, ce qui pourrait expliquer cette progression. Le houx aurait alors été autrefois en limite de son aire de répartition dans les Ardennes, et cette aire tendrait maintenant à s'étendre. Une constatation similaire a été faite par Walther (2002) en Suisse, dans le piémont alpin. L'auteur établit un lien entre cette expansion et la diminution du nombre de jours de gel par an en un siècle dans cette région : de 75 pendant la première moitié du xx^{e} siècle, à 30 pendant les trois dernières décennies. À l'échelle de l'Europe, Walther *et al.* (2005b) attribuent également l'extension de l'aire de répartition du houx en Europe du nord au réchauffement climatique.

À cet égard, le houx serait un assez bon marqueur des changements climatiques.

La présence d'un gradient de continentalité assez marqué entre le versant ouest des Vosges, leur versant est et la plaine d'Alsace suggère qu'on pourrait y rechercher un comportement identique. De plus, Carbiener y avait déjà remarqué il y a plusieurs décennies que la dynamique du houx était fortement corrélée à l'évolution des gelées (Dupouey et Bodin, 2007).

Mais il est une fois encore hasardeux d'attribuer ces modifications aux seuls changements climatiques. En effet, ces auteurs rappellent que l'impact des pratiques sylvicoles peut ne pas avoir été négligeable, car le houx a longtemps été considéré comme gênant pour le forestier, tandis qu'il est maintenant nettement favorisé afin de maintenir une diversité des essences dans les peuplements.

D'autres feuillus à feuilles pérennes pourraient également être favorisés par le réchauffement climatique. C'est le cas de *Hedera helix*, *Ruscus aculeatus*, *Daphne laureola* (Walther, 2002), ainsi que d'espèces introduites – tout du moins qui l'ont été il y a plus d'un siècle dans les jardins de la région mais qui ne s'étendent dans les forêts que depuis récemment. Le gui (*Viscum album*) pourrait également être concerné vu sa progression de 200 m en altitude sur pin sylvestre entre 1910 et la fin du xx^{e} siècle dans le Valais suisse (Dobbertin, 2005 *in* Dupouey et Bodin, 2007). Ce phénomène serait également à mettre en relation avec les hausses de températures du mois le plus froid.

1.1.2.4 Introgression d'éléments méditerranéens et balkano-pontiques dans des cortèges tempérés.

Il s'agit généralement de constatations de progression de taxons à affinités méditerranéennes ou océaniques vers des habitats à latitudes défavorables, dans des climats à tonalité plus continentale ou montagnarde. Mandin (1993, *in* Bodin, 2004) relate en Ardèche, la progression vers le nord de plusieurs espèces méditerranéennes dont *Ferula communis* L. *subsp. glauca* (L.). À Strasbourg, Tingué (2007) rapporte la présence d'un certain nombre de néophytes, des régions chaudes, méridionales voire subtropicales à tropicales.

Muller (comm. pers.) relate le fait que certaines espèces à caractère atlantique (et, dans une moindre mesure, méditerranéennes) tendent à être davantage présentes en Lorraine, comme *Blackstonia perfoliata* dans les pelouses calcaires. En Alsace, *Dictamnus albus* (subméditerranéenne balkano-pontique) tendrait à s'étendre (Carbiener, Reduron, comm. pers.).

Sur les digues du Rhin à hauteur de la Harth, Boeuf (2004) évoque plusieurs espèces nouvelles pour l'Alsace, à affinités balkano-pontiques. Boeuf et Untereiner (2006) font également mention de *Agrostis castellana*, espèce méditerranéenne notée pour la première fois en Alsace.

1.1.2.5 Régression d'éléments à affinités boréales.

Dans les Vosges du nord, une régression de certaines espèces à tendance boréale ou eurasiatique est observée (*Botrychium matricarifolium*, *B. lunaria*, *Scheuchzeria palustris* par exemple) tandis que d'autres à caractère plutôt atlantique se portent, en comparaison, plutôt bien (Muller, 1985). Cette tendance a été également évoquée pour les hautes Vosges également ; par exemple, *Botrychium multifidum*, boréomontagnarde, n'a pas été revu depuis les inventaires d'Issler (années 1920-1930). Les groupements chionophiles seraient également menacés par la diminution des quantités de neige et de la durée d'enneigement (Muller, Carbiener, Ragué, David, comm. pers.), ce qui pourrait expliquer la raréfaction d'espèces comme *Anemone narcissifolia*.

Même s'il est fort probable que les changements climatiques jouent une part dans l'explication de ces phénomènes, d'autres facteurs ne sont pas à exclure ; notamment, une part de la disparition ou la raréfaction d'espèces à tendance boréale peut s'expliquer par la destruction des habitats auxquels elles sont inféodées.

1.1.2.6 Augmentation des nitrophiles.

Cluzeau *et al.* (2001) rapportent une nette progression d'espèces nitrophiles à l'échelle du département du Haut-Rhin. Cette tendance confirme celle d'eutrophisation des forêts du Nord-Est de la France (Thimonier *et al.*, 1992 ; Thimonier, 1994) et des Alpes (Bodin, 2004). Les causes pourraient être à rechercher du côté des dépôts atmosphériques azotés, mais aussi dans la minéralisation accrue de la matière organique du sol, soit par réchauffement climatique, soit par ouverture des peuplements. Cependant, cette progression s'observant dans tous les milieux (indépendamment des coupes donc) ce dernier facteur semble perdre de son pouvoir explicatif. Un rôle du changement climatique n'est donc pas à exclure.

1.1.2.7 Conclusion.

Ces travaux restent sporadiques et concernent souvent des cas particuliers. Par conséquent, certaines migrations ou déplacement d'aires sont aujourd'hui plus ou moins bien établies mais et les tendances présentées semblent fondées sur des cas « emblématiques » (*dixit* Dupouey et Bodin, 2007). Finalement, l'hypothèse de l'impact des changements climatiques sur la distribution des communautés végétales reste plus affirmée que vérifiée.

La synthèse de ces données permet de souligner que le changement climatique intervient en même temps que toute une autre série de facteurs de modifications des écosystèmes forestiers, qui possèdent souvent une forte part du pouvoir explicatif dans les variations observées (Dupouey et Bodin, 2007). Il conviendra de faire la part des choses dans ce complexe de facteurs lors de l'interprétation des données issues de l'étude diachronique.

Par ailleurs, les modifications dans la distribution des espèces végétales sont plus aisées à déceler en limite d'aire de répartition ; c'est probablement un des facteurs qui a rendu plus aisée la mise en évidence de la régression du hêtre au profit du chêne vert en Catalogne (travaux de Peñuelas et Boada, 2003). Cet aspect de « position en limite d'aire » se devra d'être intégré dans l'étude.

1.2 Paléoflore et climat à l'optimum climatique postglaciaire de l'époque atlantique.

L'intérêt de cette reconstitution réside dans le fait que le climat de l'époque est estimé de 2 à 3 °C plus chaud que l'actuel, avec des précipitations également différentes (voir par exemple Péguy, 1970 ou Da Lage et Métailié, 2005). Le climat de l'époque atlantique de l'Holocène pourrait *a priori* se rapprocher de celui prévu par certains scénarios du GIEC.

La question est donc d'étudier plus en détail l'évolution de la composition de la végétation et du climat à cette époque en Alsace. Ceci permettrait de connaître comment cette dernière a réagi à un réchauffement à une grande échelle temporelle, l'enjeu étant de savoir dans quelle mesure ces considérations peuvent être transposables aux scénarii du GIEC. D'après Jetté (1995) et Bégin et Tessier (1998), une bonne connaissance des changements climatiques passés et de leurs impacts sur les écosystèmes permettrait de déceler la nature des incidences que pourrait entraîner un changement climatique futur.

Suite au dernier épisode glaciaire (Würm, datant de 75 000 B.P. à 10 000 B.P.) débuta une succession de périodes différant entre elles par leurs climats et leurs végétations. On admet généralement qu'elles ont entraîné de multiples migrations floristiques à l'origine des flores régionales actuelles par de progressives disparitions, arrivées et maintien d'espèces à chaque migration.

Les dates de division de cette période varient selon les auteurs et selon les lieux où leurs investigations ont été menées (optimum plus tardif lorsque la latitude augmente du fait du retrait des glaciers). Des travaux récents (Seppä *et al.*, 2003) situent l'optimum thermique postglaciaire entre 8000 et 4500 B.P. Pour cette étude, nous retenons l'optimum climatique du postglaciaire comme correspondant aux périodes VI (atlantique ancien, 8900 à 6800 B.P.), VII (atlantique récent, 6800 à 5000 B.P.) et VIII (subboréal, 5000 à 2800 B.P.) de la nomenclature établie par Firbas (1949a et b) pour l'Europe centrale (l'Alsace et les Vosges en constituant, pour cet auteur, la marge sud-ouest). Les datations sont adaptées de la littérature plus récente, en particulier Lechner (2005) et Goepp (2007). La fig. 1 situe l'optimum atlantique postglaciaire au sein de l'Holocène. Elle permet également de présenter, de façon synoptique, les phases de végétation de la reconquête postglaciaire.

C'est également le début de l'agriculture, avec un défrichement progressif de la forêt. Il est cependant généralement admis que l'impact de ces pratiques est dans un premier temps faible et permet à la forêt de se régénérer (Demesure *et al.*, 2001),

1.2.1 Des sources de données variées

Diverses études se sont déjà attachées à la reconstitution de l'histoire régionale de la reconquête végétale post-glaciaire. Elles utilisent des données :

- palynologiques (Dubois, 1932 ; Dubois et Dubois, 1937 ; Dubois, 1947 ; Hatt, 1937 ; Lemée, 1948 ; Lemée, 1955 ; Lemée, 1963 ; Guillet, 1971 ; Guillet, 1972 ; Janssen et Janssen-Kettilitz, 1972 ; Guillet, 1974 ; Janssen *et al.*, 1975 ; Darmon-Théobald *et al.*, 1976 ; Guillet *et al.*, 1976 ; De Valk, 1981 ; Kalis, 1984 ; Edelman, 1985 ; Lechner, 2005). Les premiers résultats de palynologie sont à interpréter avec précautions. D'abord par la non prise en compte des différences interspécifiques de production et de dispersion de pollen. Ensuite par le trop grand pas de temps considéré (un prélèvement tous les 50 cm, parfois tous les 25 cm, ce qui peut masquer des signaux), de la non prise en compte de la différence de production et de distance de dispersion du pollen entre les espèces. Dans ces conditions il devient hasardeux de chercher à dégager des tendances dans la répartition des différentes essences au sein des forêts.

- pédologiques : notamment par l'étude des traces laissées par la végétation et des macrorestes végétaux. On citera les travaux de Guillet (1971, 1972, 1974) sur l'histoire de la podzolisation dans les Vosges. Plus récemment, les travaux de Goepp et Schwartz (Goepp *et al.*, 2004 ; Goepp, 2007) utilisent les données issues de la pédoanthracologie pour retracer l'histoire de la

végétation dans les Hautes-Chaumes. La dendrochronologie ne peut être efficacement utilisée dans le cadre de reconstitutions paléoclimatiques à cette échelle.

- botaniques et biogéographiques : parmi les botanistes et phytosociologues qui se sont intéressés à l'Alsace et aux Vosges, nombreux sont ceux qui se sont penchés sur la question de l'explication de la présence de certaines plantes ou certains groupements végétaux. Ils ont ainsi effleuré la question de la reconstitution de la végétation lors d'époques passées et des associations relictuelles en zones refuges : en particulier Issler (1932 ; 1953), Carbiener (1963 ; 1966), Moor (1976), et Ochsenbein (1977). La question la plus controversée restait celle de l'origine des Hautes-Chaumes et de la limite forestière dans le massif vosgien.

- génétiques : il s'agit de méthodes récentes fondées sur l'analyse de l'ADN chloroplastique au sein des individus d'une même espèce d'angiosperme. Cet ADN étant transmis uniquement par voie maternelle chez ces derniers, une cartographie des différents variants de l'ADN chloroplastique est possible, permettant alors de retracer les voies de migration empruntées par une espèce (Kremer et Petit, 2001).

1.2.2 Le massif vosgien est le domaine de la « chênaie mixte »

La période atlantique dans le massif vosgien est généralement décrite comme la phase de la chênaie mixte (Dubois, 1932 ; Lemée, 1948 ; Firbas, 1949 ; Lemée, 1955 ; Lemée, 1963 ; Jalut, 1969 ; Guillet, 1972 ; Guillet *et al.*, 1976 ; Dion, 1985 ; De Valk, 1981 ; Huntley et Birks, 1983 ; Edelman, 1985). Cette chênaie s'est également installée dans le Sundgau (Dubois *et al.* ; 1937) ainsi que dans le Jura alsacien (Ochsenbein, 1977).

Cette chênaie mixte se caractérise par l'extension considérable des chênes caducifoliés vers le nord à partir de trois zones refuges contraintes par la dernière période glaciaire : sud de la péninsule ibérique, Italie et Balkans (Kremer et Petit, 2001 ; Kremer *et al.*, 2002). Une étude plus particulière menée par Petit (1999) souligne que l'Alsace fait figure de carrefour des différentes voies de recolonisation.

Les chênes vont, en mélange avec les tilleuls ainsi que les ormes et les frênes, constituer une forêt feuillue dite thermophile appelée « chênaie mixte ». Il s'agit d'un climax climatique (Guillet *et al.*, 1976) constitué par des post-pionnières. La dendroflores semblait être à son optimum puisque les pollens d'arbres retrouvés l'emportent largement sur les pollens non arborés (voir Dion, 1985). Le noisetier (*Corylus avellana*), installé lors de la période boréale, persiste localement dans des faciès arbustifs (Goepp *et al.*, 2004). Carbiener (1963b, 1969) présente l'actuelle calamagrostidaie subalpine comme relique des ourlets herbacés de l'optimum atlantique.

D'après Guillet *et al.* (1976), il reste difficile de pouvoir donner une image de la chênaie mixte atlantique. Cependant, bien que l'hypothèse de la forêt mélangée ait été émise, il paraîtrait plus probable que les essences soient réparties selon leurs exigences édaphiques et hydriques :

- Les chênes seraient partout présents (Guillet *et al.*, 1976). Hatt (1937) rapporte le chêne comme prédominant dans les Hautes Vosges centrales, parfois suivi par le tilleul. Cependant, par endroits, le tilleul peut être prépondérant, notamment dans les Vosges moyennes. Selon l'auteur, la variabilité peut être telle que deux sondages proches en localisation voient leur composition en essence très nettement différente. De Valk (1981) et Edelman (1985) rapportent une forte proportion d'ormes et de tilleuls dans les Hautes Vosges.

- L'orme et le frêne poussent en bas de pente ; le frêne resterait peu abondant (Jalut, 1969). L'orme reste rare dans les Vosges moyennes (Hatt, 1937).

- Bien que de nombreux auteurs (par exemple Schnitzler et Mercier, 2001) s'accordent à dire que les érables faisaient partie de la chênaie mixte, peu de pollen de ce groupe (*Acer* spp.) sont

rapportés : voir par exemple Hatt (1937) et Janssen *et al.* (1975). Huntley et Birks (1983) rapportent que les érables produisent peu de pollen et que ce dernier est mal dispersé ; particulièrement fragile, il est vite détruit (Goepp, 2007). Enfin, les érables sont entomogames par opposition à ceux précédemment cités, anémogames (Boeuf, comm. pers.). Par conséquent, le pollen d'érables serait donc systématiquement sous-estimé dans les analyses palynologiques.

- Enfin, localement, il peut y avoir de fortes poussées d'aulne (Jalut, 1969), en particulier en fond de vallon ou dans des zones localement humides (Edelman, 1985).

Janssen *et al.* (1975) ont constaté des pics importants des genres *Viscum* et *Hedera* à la Feigne d'Artimont lors de la période atlantique. Ces végétaux, qui ne se trouvent plus dans les forêts avoisinant le site actuellement, devaient particulièrement accompagner les feuillus de la chênaie mixte. Rameau *et al.* (1989) indiquent que le gui est fréquent sur les tilleuls mais rare sur le chêne et les ormes. Les pics de pollen de gui retrouvé dans les tourbes de l'époque atlantique pourraient donc être mis en relation avec la forte présence de tilleuls.

La détermination spécifique des chênes et des ormes est demeurée impossible (Lemée, 1948 ; Lechner, 2005). Il reste donc ardu de savoir quelle a été la répartition des différentes espèces de chênes lors des phénomènes de recolonisation post-glaciaire, d'autant que de très nombreux phénomènes d'hybridation ont eu lieu entre elles (Kremer et Petit, 2001). Ce mécanisme de brassage des gènes entre espèces a permis à certaines espèces moins pionnières de conquérir de nouveaux milieux en s'immisçant dans le génome d'autres espèces grâce à des capacités pollinisatrices supérieures.

Quant au tilleul, Lemée (1948) avance qu'il s'agissait de *Tilia cordata*. Toutefois cette espèce est subcontinentale eurasiatique et méso-xérophile (Rameau *et al.*, 1989). Or, ces caractéristiques écologiques ne correspondent pas vraiment à celles régnant pendant la période atlantique. Aussi se pourrait-il fort bien que *Tilia platyphyllos*, essence subatlantique subméditerranéenne et basophile, ait été également présente, en particulier sur les sols frais. Ceci est corroboré par les travaux pédoanthracologiques de Goepp (2007).

Clot (1990) suppose, au vu des essences présentes dans la chênaie mixte atlantique (*Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Corylus*), que ces forêts ressemblaient fortement aux actuelles tilliaies et érabraies mixtes. Ces dernières apparaîtraient alors comme des forêts reliques de la chênaie mixte atlantique, morcelées et confinées dans des stations marginales lors de la dégradation climatique ultérieure – cette dernière ayant défavorisé la chênaie thermophile au profit de l'avancée du hêtre, du charme ou des résineux, mieux adaptés à un climat plus froid et humide (Trepp, 1947 ; Rupf, 1952 ; Moor, 1976).

Le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le sapin (*Abies alba*), ont pu apparaître dès la période boréale. Les études récentes issues de la combinaison de données génétiques et fossiles nous apprennent que le hêtre remonterait vraisemblablement vers le nord depuis une zone refuge située dans les Alpes orientales, à cheval sur la Slovénie et l'Istrie. C'est depuis cette zone que le hêtre serait à l'origine de la recolonisation des Alpes externes, des Vosges et du Nord de la France (Magri *et al.*, 2006). Ainsi, hêtre et sapin font partie de la composition des peuplements pendant la période atlantique, mais pas sous le faciès connu actuellement comme hêtraie-sapinière (Goepp *et al.*, 2004). Ils ont notamment été présents lors de cette période dans les Vosges centrales et septentrionales (Lemée, 1963) et dans les zones de moyenne altitude (Darmois-Théobald *et al.*, 1976). Hêtre et sapin vont alors progressivement et nettement se développer, surtout à la fin de la période atlantique, partout de façon constante mais souvent dans de très faibles proportions. Puis ces essences deviendront dominantes et s'étendront nettement aux dépens de la chênaie mixte (Lemée, 1963) ; selon le contexte, l'une peut prendre le pas sur l'autre (voir par exemple Jalut, 1969 ou Dion, 1985). Le hêtre est européen

subatlantique et le sapin est péréalpin à tendance méridionale (Rameau *et al.*, 1989). Ils craignent ainsi tous deux les froids hivernaux intenses, les gelées tardives, les chaleurs sèches estivales. Dans les milieux qui conviennent aux deux, le sapin devient dominant (Darmois-Théobald *et al.*, 1976). En revanche, au pied des montagnes, les températures moyennes deviennent trop fortes pour lui, et le hêtre prend le dessus. De même en altitude, le hêtre, en perdant ses feuilles, résiste mieux aux tempêtes de neige et aux chutes de neige molle (Carbiener, 1963 ; Darmois-Théobald *et al.*, 1976). Ainsi, de nombreux facteurs topoclimatiques et microclimatiques vont compliquer la délimitation de la hêtraie-sapinière à la fin de l'atlantique et pendant le subboréal.

Le déclin des essences de la chênaie mixte marque, selon Overbeck (1975, *in* Lechner, 2005) la fin de la période atlantique. Cette invasion de la chênaie atlantique par des essences montagnardes témoigne d'un refroidissement notable et d'une sensible augmentation de la pluviométrie (voir également Huntley et Birks, 1983), ce qui est corroboré par une reprise intense de la tourbification dans les Vosges (qui avait considérablement ralenti voire cessé) et par le développement net des aulnaies dans les fonds de vallées tourbeux (Guillet *et al.*, 1976).

1.2.3 La question de la limite supérieure de la forêt

La question de la limite supérieure de la forêt dans les Vosges est restée un des sujets les plus controversés de l'histoire de la végétation régionale. Cet aspect entre dans la problématique de l'étude car il reflète une limite de végétation. Deux écoles :

- « *La limite forestière, représentée par les hêtraies des sommets est artificielle [la montagne vosgienne] a été boisée primitivement jusqu'aux sommets les plus élevés* » (Issler, 1925 puis 1953). Issler attribuait aux Hautes Chaumes primitives l'aspect de « *broussailles largement clairiérées* » dont les clairières auraient pu servir de refuge aux espèces arctico-alpines qui s'y trouvent encore (*in* Rempp, 1937 puis rappelé par Carbiener, 1963). Ochsenbein (1977) estime que « *la chênaie mixte gagna même les sommets, comme en témoigne le Hohneck, détrônant les noisetiers* ».

- En revanche, Jaeger (1959-60 *in* Goepp, 2007) estime que la végétation arborée ne pouvait se développer sur les crêtes les plus hautes, et ce pour des raisons édaphiques. Lemée (1963) place la limite supérieure de la forêt dans les Vosges à 1250m, où elle se terminerait par une frange de bouleaux, comme la hêtraie actuelle (Lemée, 1942). Carbiener (1963, 1966) la place vers 1300m. Il appuie l'existence d'une zone de crêtes naturellement exempte d'arbres sur des arguments d'ordres pédologique, physiologique, écologique, palynologique, et géomorphologique.

Dans un travail récent, Goepp (2007) corrobore pour partie l'hypothèse d'Issler et démontre, sur la base d'analyses pédo-anthracologiques, que les hêtraies sommitales ont subi des défrichements répétés, d'origine anthropique, datant de l'Âge du bronze ancien (subboréal). Par conséquent, ces travaux attestent donc que la forêt a atteint les plus hautes crêtes des Vosges aux cours de l'Holocène et s'y est maintenue jusqu'au défrichement.

1.2.4 Les chênaies des collines sous-vosgiennes

Ces collines calcaires de basse altitude, sèches et chaudes, sont riches en espèces thermophiles, subméditerranéennes qu'Issler (1953), Moor (1976) et Ochsenbein (1977) considèrent comme des reliques de l'optimum climatique postglaciaire, arrivées du sud de l'Europe ou, dans une moindre mesure, de l'est. Les auteurs estiment que des éléments de flore continentale auraient rejoint ces milieux à la faveur de périodes climatiques chaudes mais plus sèches (subboréal et boréal notamment, voir Issler, 1953), trouvant en plaine d'Alsace leur limite.

1.2.5 Les peuplements des plaines et de la vallée du Rhin

Lemée (1948) relate que lors de cette période de chênaie mixte, une proportion importante d'*Alnus glutinosa* apparaît rapidement et presque partout dans les plaines ; jusqu'alors, cette essence

boisait principalement les basses tourbières et les alluvions humides. Certains auteurs sont plus modérés à ce sujet (voir par exemple Planchais, 1969) attestant que l'aulne est fort inégalement représenté en plaine et peut apparaître assez aléatoirement.

La plaine d'Alsace, à climat plus continental, aurait davantage vu la persistance du Pin sylvestre (Hatt, 1937 et surtout Lemée, 1948 et Lechner, 2005), essence ayant eu son optimum aux périodes préboréale et boréale. Le pin reste dominant pour ainsi dire lors de toutes les phases - même si la chênaie mixte est présente et bien marquée (avec chêne presque seul, tilleul rare et orme absent), elle reste presque écrasée par le pin sylvestre, tandis que le bouleau reste rare. D'après Lechner (2005), *Pinus sylvestris* aurait dominé, parfois seul, sur les terrasses alluviales les plus sèches et sableuses, tandis que *Betula pendula* était quasi-absent.

Parmi les essences de la chênaie mixte, chênes et ormes sont les plus représentées, suivies du tilleul qui, aurait pu être localement majoritaire sur les stations les plus fraîches. Des érables et le frêne, ainsi que des ormes (en particulier *Ulmus minor*) auraient pu l'accompagner ainsi que *Corylus avellana*. *Hedera helix* et *Viscum album* sont également présents dans la chênaie mixte en plaine, comme Janssen *et al.* (1975) l'avaient évoqué pour le massif vosgien.

Un fort taux de pollen non arborescent (de 10 à 17%) laisse présager, selon Lechner (2005), d'un paysage relativement ouvert. Les poacées (en particulier *Phragmites*) auraient été bien représentées ainsi que *Ophioglossum vulgatum* dans certaines zones alluviales vaseuses.

D'après l'étude de la végétation potentielle actuelle, Lechner (2005) rattache la forêt mixte de la vallée du Rhin à l'époque atlantique aux actuels boisements alluviaux à « bois durs », à chênes (*Quercus robur* majoritairement, mais parfois aussi *Quercus petraea*) et à ormes (*Ulmus laevis*, *Ulmus minor*). En revanche, l'existence de forêts « à bois tendres », composées majoritairement de saules et de peupliers telles que celles que nous connaissons, est remise en cause par Lechner, qui évoque une apparition très irrégulière et sporadique des pollens de ces genres dans les sondages palynologiques.

Certaines espèces continentales auraient également pu trouver en plaine d'Alsace leur limite d'aire, comme en témoignent les reliques continentales des clairières sèches de la forêt du Haut-Rhin, en particulier celle de la Hardt : *Carex fritschii*, *Adonis vernalis*, *Potentilla alba* par exemple (voir en particulier Ochsenbein, 1977 mais aussi Issler, 1953)

1.2.6 Au nord de l'Alsace : pin et bouleau

Le pin sylvestre serait également resté prédominant en Alsace du nord, comme le rapportent par exemple Dubois (1947) et Lemée (1955), ainsi que dans le Bienwald et dans la vallée de la Lauter (Lechner, 2005). La phase de la chênaie mixte demeure peu nette voire absente, avec une part importante de tilleuls (Hatt, 1937). La chênaie mixte peine à succéder à la pineraie sur les sols pauvres, sableux, podzoliques. À partir de zones refuges situées dans le Sud et le centre de l'Europe (Sinclair *et al.*, 1999, *in* Muller, 2005), le pin sylvestre a conquis ces stations à des périodes antérieures, et ne l'abandonne pas par la suite. Il aurait également pu y être favorisé par le caractère subcontinental de certains topoclimats locaux (Muller, 1986). Le bouleau était présent, mais apparemment peu dominant (Dubois, 1947), apparaissant de façon intempestive mais régulière, parfois favorisé par des facteurs édaphiques et topoclimatiques (Hatt, 1937). On peut imaginer dans le nord de l'Alsace, des faciès sylvatiques de transition entre des boisements de pin sylvestre et de bouleau. Hatt (1937) rapporte également une présence assez marquée de l'aulne pendant la phase chênaie mixte dans les Vosges du nord.

Les transformations de la végétation suivant les périodes de réchauffement qui ont suivi les dernières glaciations sont d'origine climatique. Mais ont été facilitées par le fait qu'elles se sont produites dans le même sens qu'une évolution sous la seule influence de la compétition, et ce depuis

les essences héliophiles pionnières, puis post-pionnières, jusqu'aux dryades sciaphiles et à couvert dense. Le cas de l'Alsace du nord, montre un exemple de facteur édaphique défavorable à la succession climatique ; la formation végétale forestière alors en place forme un climax édaphique (Lemée, 1955) ; sur ces substrats sableux très pauvres, les pins ont été grandement favorisés par la compétition qui les a opposés aux feuillus, dès le boréal (Guillet *et al.*, 1976).

1.2.7 Discussion et limites de la reconstitution

Les liens établis entre les restes de végétaux fossilisés et les conditions environnementales de l'époque sous-entendent que les caractéristiques écologiques – et en particulier autécologiques – des essences et des végétaux étudiés n'ont pas changé au fil du temps (voir aussi Huntley et Birks, 1983). C'est une application d'un principe de paléogéographie appelé principe d'actualisme. Les plus anciens auteurs d'analyses de pollen ne tiennent pas compte du décalage entre le changement climatique et la réponse de la végétation. Il existe un laps de temps séparant la modification du climat et la réponse enregistrée de la végétation pendant lequel il n'est pas à exclure que certaines espèces se soient adaptées au climat changeant (Péguy, 1970) modifiant les pressions de sélection. L'absence, à cette époque, de techniques de datation absolue (carbone 14 principalement) ne facilite pas cette prise en compte.

Nous avons également évoqué la résolution temporelle parfois faible des analyses palynologiques, du fait d'un trop grand espacement des prélèvements dans le profil tourbeux. Ainsi, si des traces de la chênaie mixte ont été retrouvées presque partout dans les Vosges, Mercier (comm. pers.) n'exclut pas l'existence locale de glaciers lors d'épisodes froids masqués par la faible résolution des analyses palynologiques. La forêt et les glaciers auraient pu localement coexister, ou se talonner (Péguy, 1970), éventuellement avec d'autres formations végétales selon l'exposition des versants (voir aussi Schnitzler et Mercier, 2001).

La plupart des travaux visés concernant la reconstitution de la végétation forestière ne prennent que les arbres en compte. Peu de diagrammes font même mention de la végétation herbacée. De plus, lorsque c'est le cas, il est rare que les végétaux soient identifiés à un rang taxonomique plus précis que le genre. Ceci est principalement dû à la plus forte abondance à la meilleure conservation des pollens d'arbres. Un des principes inhérents à la méthode d'analyse pollinique (voir par exemple Lemée, 1948) est que les arbres forestiers sont considérés comme les végétaux édificateurs et conservateurs des associations de climax climatiques ou subclimatiques. Cependant, les espèces arborées ont généralement une amplitude écologique plus large que les herbacées. Cette donnée n'est donc pas suffisante pour extrapoler quant aux associations végétales en place à l'époque.

Quand bien même on disposerait de données suffisantes, il faudrait encore supposer que toutes les espèces qui servent actuellement à définir les associations végétales aient alors été présentes – ceci afin que les interactions entre elles et avec les autres êtres vivants soient comparables.

De plus, une identification rigoureuse des associations végétales existant à l'époque à partir des traces de quelques espèces seulement suppose que lesdites espèces permettent de définir une association de façon exclusive, c'est-à-dire une, et une seule, association. Ce n'est pas forcément le cas ; si le hêtre, le sapin et l'épicéa permettent de définir des associations appartenant à un même ordre ou à une même alliance, ce n'est pas forcément le cas des bouleaux, du pin sylvestre et des essences de la chênaie mixte (chênes, orme, frêne, tilleul, rappelons de plus que les pollens ne permettent pas d'identifier le chêne au niveau de l'espèce !) qui sont bien moins étroitement localisées phytosociologiquement parlant.

Issler (1953), Carbiener (1963b) et surtout Ochsenbein (1977) se fondent sur la connaissance de la chorologie et de la biogéographie de certaines espèces de la flore d'Alsace pour tenter d'expliquer l'arrivée de ces espèces lors de la reconstitution du tapis végétal après les glaciations. Bien que relativement intuitif, un tel raisonnement semble encore être l'outil le plus logique pour reconstituer l'histoire de la végétation herbacée à une telle échelle de temps.

1.2.8 Vers une prise en compte des vitesses et facteurs de dispersion des espèces ?

Les études portant sur la prise en compte des capacités de migration – et notamment des vitesses de migration – des différentes espèces végétales sont encore en cours ; la plupart portent sur les espèces ligneuses. En 1983, Huntley et Birks se fondent sur des données palynologiques pour proposer un calcul de certaines vitesses de migration des espèces ligneuses depuis leurs zones de refuges, l'évaluant à quelques centaines de mètres par an. Depuis, ces travaux ont depuis été remis en cause aux États-Unis par Mc Lachlan *et al.* (2005). Données moléculaires à l'appui, ils plaident pour des vitesses inférieures à 100m par an. Cependant, les travaux similaires en Europe, menés par Kremer *et al.* (Kremer et Petit, 2001) ont montré que la recolonisation du continent européen par les chênes s'est fait à une vitesse étonnamment élevée : 380 mètres par an en moyenne, avec parfois des pointes à 500 mètres par an. C'est la combinaison d'une dispersion par diffusion et d'événements de dispersion à longue distance, plus rares et stochastiques, qui est à prendre en compte pour expliquer ces vitesses (Kremer et Petit, 2001 ; Pearson et Dawson, 2006). Le rôle joué par des zones refuges, où des espèces ont pu se maintenir dans des conditions marginales, a également pu être d'importance capitale (Pearson, 2006). Ochsenbein (1977) soulignait que toutes les espèces d'origine subméditerranéenne ou continentale n'avaient pu parvenir toutes en même temps depuis leurs origines géographiques, et surtout, pas seules. L'auteur souligne là le rôle que peuvent jouer les animaux et surtout l'homme dans la dissémination des espèces végétales.

1.2.9 Quel climat pendant la période atlantique ? Quel lien avec les scénarii du GIEC ?

Peu d'études portent sur la reconstitution du climat lors de l'Holocène. Une faible partie traite de l'Europe centrale et moyenne. Les études disponibles permettent de retracer quelques unes des caractéristiques de l'optimum climatique dans le secteur concerné. Cependant, ces caractéristiques de l'optimum climatique peuvent varier géographiquement, même à petite distance (Seppä et Birks, 2002, *in* Davis *et al.*, 2003).

L'existence de la chênaie mixte jusqu'aux abords des crêtes implique un climat plutôt favorable à la végétation en général, plutôt chaud et humide ; c'est de cette façon que les scandinaves Blytt et Sernander avaient décrit l'atlantique (voir Lemée, 1967).

Mais le climat n'est pas resté constant pendant l'optimum climatique. On peut y distinguer deux phases (voir Issler, 1953 ; Péguy, 1970 ; Rameau, 1985 ; Da Lage et Métailié, 2005) :

(i) phase xérotherme où le climat se réchauffe de 2 à 3 °C pendant que les précipitations baissent (d'entre 200 à 300 mm). C'est la phase qu'évoque Lemée (1955), se fondant sur la comparaison avec la limite altitudinale actuelle des chênaies, pour avancer une température moyenne de 2 à 3 °C supérieure à la température « actuelle » (donc de 1955). Bien que présent en Europe centrale et en Europe de l'ouest, l'optimum thermique atlantique à températures élevées a surtout été marqué en Europe du Nord (Davis *et al.*, 2003), où les températures étaient environ 2.5 °C plus élevées qu'actuellement (voir également Seppä *et al.*, 2003). Là, ainsi qu'en Europe tempérée, cet optimum se traduit surtout autour de 6000 B.P. par un maximum de températures estivales, plus élevées qu'actuellement, et une augmentation continue des températures hivernales qui demeurent

malgré tout inférieures aux actuelles (Davis *et al.*, 2003). Néanmoins, le maximum thermique ayant été moins marqué qu'en Europe du nord, ce dernier semblerait être resté de l'ordre de 1 à 2 °C.

(ii) phase mésohygrothermique où les températures baissent alors légèrement (environ 1 °C) tandis que les précipitations augmentent nettement.

L'étude des cycles de Milanković permet de connaître la répartition des rayonnements solaires entre l'été et l'hiver. Pendant la période précédant l'optimum climatique postglaciaire (et en particulier pendant la période préboréale), les rayonnements de juillet étaient forts et ceux de janvier faibles : la Terre était au plus près du soleil au solstice d'été (Péguy, 1970 ; Schnitzler et Mercier, 2001). L'insolation de l'époque serait alors estimée à + 10% de sa valeur actuelle pour l'été et – 10% pour l'hiver en terrain plat, et de près de 30% en montagne, selon la valeur des pentes (Joussaume, 1993, *in* Schnitzler et Mercier, 2001).

Avant l'optimum, le climat était donc plus continental et plus lumineux, avec des différences très contrastées selon les versants. La tendance serait inversée aujourd'hui, avec des rayonnements estivaux plus faibles et hivernaux plus forts, ce qui signifierait que l'on irait plutôt vers des étés frais et des hivers doux (Berger et Loutre, 1991 ; Mercier, comm. pers.). D'après ces théories, on ne se dirigerait donc pas vers des types de climats strictement semblables.

Cependant, précisons que ces considérations astrophysiques ne prennent pas en compte l'accumulation de gaz à effet de serre dans l'atmosphère (GIEC, 2007) qui serait à l'origine d'un réchauffement global sur l'ensemble de l'année, avec des étés de plus en plus chauds et des hivers plus doux.

Ainsi, bien que la période atlantique ait été plus chaude qu'actuellement, il semble que ce soit surtout l'alternance des caractéristiques saisonnières – notamment les températures – qui aient marqué le climat de l'optimum postglaciaire. Les étés étaient effectivement plus chauds mais les hivers étaient un peu plus frais, bien que ces derniers se réchauffent progressivement avec l'atténuation de la tendance continentale caractérisant le climat du préboréal. Les données relatives au rayonnement corroborent dans une certaine mesure à ces reconstitutions, bien que leurs corrélations fassent encore l'objet de débats dans la communauté des paléoclimatologues.

De plus, l'analogie stricte entre l'optimum climatique postglaciaire et le réchauffement à venir n'est possible que si l'on peut considérer que la reconquête végétale part du même point de départ, c'est-à-dire que la végétation serait la même entre la situation actuelle et le Dryas récent, ce qui n'est pas le cas.

Enfin, une incertitude demeure encore sur l'évolution des précipitations. Si leur augmentation a été prédite à l'échelle du globe, une forte disparité de leur répartition à l'échelle régionale est à prévoir.

Il est donc possible que le réchauffement global prévu par les scénarii du GIEC se rapproche de celui existant à l'époque de l'optimum climatique postglaciaire, même s'il ne saurait être strictement identique. Toutefois, cette étude nous a permis de dégager certaines tendances dans la modification de la végétation en réponse au changement climatique.

Les dryades forestières actuelles sont menacées par le réchauffement climatique. La question est maintenant de savoir si une régression de ces dryades ne pourrait pas favoriser les actuelles post-pionnières, en particulier les groupements ayant caractérisé la chênaie mixte de l'époque atlantique, marginalisés dans des zones refuges (Clot, 1990) pouvant jouer un rôle important dans la recolonisation d'une végétation climacique après ou lors d'un changement climatique majeur (Pearson, 2006).

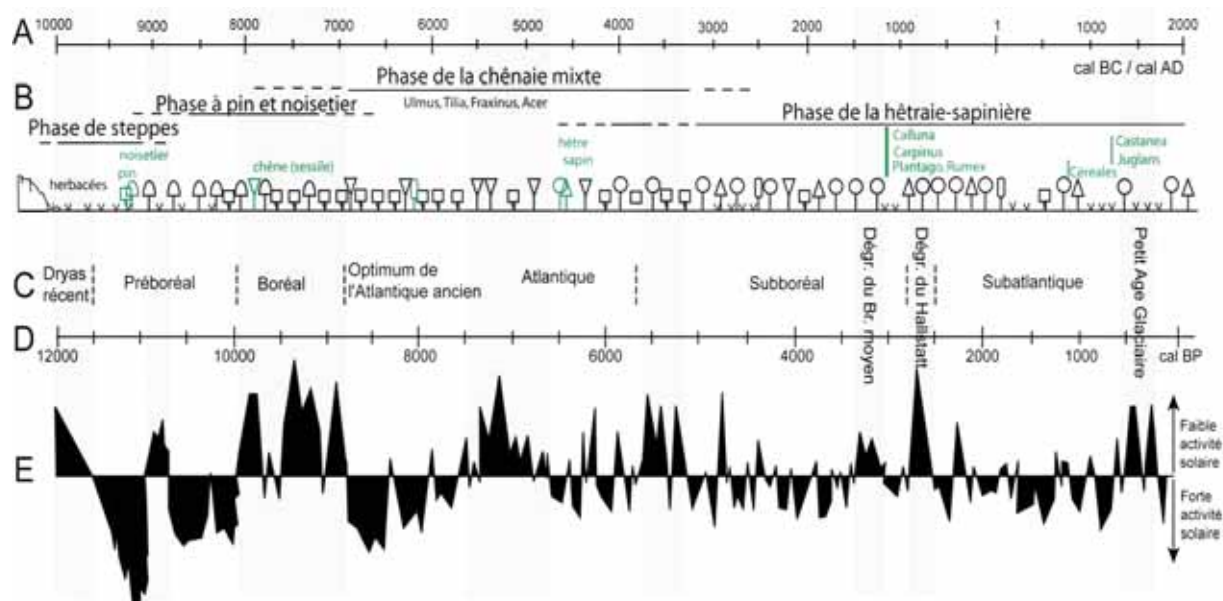


Fig. 1 – Calage des datations du massif du Hohnneck au cours de l'Holocène avec les paramètres climatiques et anthropiques (d'après Goepp, 2007)

A : Chronologie en âges cal BC / cal AD

B : Evolutions de la végétation et premières apparitions d'espèces (symboles verts avec leur nom) d'après les diagrammes palynologiques du lac de l'Altenweiher (926 m) et de la tourbière de la source de la Moselotte (De Valk, 1981)

C : Principales chronozones D : échelle chronologique en cal BP

E : Variations du 14C résiduel (d'après Stuiver et al., 1993) ; en gris, périodes de refroidissement.

1.3 Conclusion : à quoi peut-on s'attendre ?

Cette revue bibliographique a permis de regrouper des éléments relatifs à des modifications du tapis végétal en réponse à des changements climatiques, à différentes échelles de temps. C'était une étape indispensable à une étude diachronique de la flore à l'échelle d'une région biogéographique. Nous pouvons en tirer quelques hypothèses :

— Le réchauffement serait susceptible d'engendrer une remontée des étages de végétation, risquant ainsi de faire disparaître les écosystèmes les plus alticoles, en particulier dans les basses montagnes, dont les Vosges. En plaine, la menace pèserait sur les écosystèmes particuliers que sont les reliques « glaciaires », ou tout du moins de période froide : fond de vallons, tourbières, peut être dans une certaine mesure les versants exposés au nord, qui seraient menacés par l'aridité et la sécheresse croissante.

— La douceur croissante des hivers serait susceptible de favoriser des espèces à caractère atlantique ou méditerranéen, au détriment d'espèces à affinités boréales ou montagnardes voire continentales. Attention, dans une certaine mesure, il n'est cependant pas à exclure que des saisons plus sèches (hiver en particulier) puissent également favoriser certaines espèces de cortèges centre-européens capables de supporter un hiver doux.

Notre travail sera donc de vérifier ces tendances à partir d'une étude diachronique de la flore en Alsace sur le siècle passé : il s'agit d'étudier l'évolution de la composition floristique des phytocénoses afin d'y déceler d'éventuelles modifications, dans l'apparition et la disparition d'espèces mais aussi dans l'abondance et la dominance des espèces qui sont restées présentes. Une telle démarche permettrait de vérifier l'impact des changements climatiques récents sur les communautés végétales.

En particulier, nous chercherons à vérifier si les tendances exprimées ci-dessus se confirment : extension des espèces à affinité atlantique ou méditerranéenne, voire des espèces néophytes d'une part, et régression des espèces arctico-alpines et boréo-montagnardes d'autre part.

Il s'agira également de pouvoir mieux connaître le comportement des espèces centre-européennes : régressent-elles au profit d'espèces plus atlantiques, ou se maintiennent-elles du fait d'étés se faisant plus chauds et plus secs, tant qu'elles sont capables de supporter des hivers de moins en moins rigoureux ?

Deuxième partie – Une contribution à l'étude diachronique de la flore d'Alsace.

« L'important, c'est de savoir ce qu'il faut observer »

– Edgar Allan Poe

Lorsqu'on souhaite étudier des changements dans la végétation sous l'effet d'une ou plusieurs variables, on peut effectuer un ré-échantillonnage, à une date t_2 , de relevés floristiques ayant été effectués à une date $t_1 < t_2$: c'est une approche dite diachronique. C'est sans conteste la méthode la plus appropriée pour notre étude, où il s'agit d'étudier l'évolution de la flore à une échelle de temps relevant de celle du siècle.

Ce paragraphe va donc décrire les échantillonnages (source et actuel) utilisés, expliquer les méthodes utilisées pour l'analyse des données, présenter et discuter les résultats obtenus.

2.1 Jeu de relevés source

La clef de voûte d'une étude diachronique consiste en la disponibilité d'anciennes données de végétation (relevés, données d'herbier) jointes à des données géographiques suffisamment précises pour permettre de les relocaliser ultérieurement. Or, la plupart des anciens relevés n'ayant pas été effectués dans l'optique d'un échantillonnage ultérieur, leur localisation géographique n'a pas été rapportée de façon à pouvoir les resituer plusieurs dizaines d'années après. Concrètement, il semble illusoire de chercher à relocaliser d'anciens relevés avec une précision relevant de celle d'un GPS moderne.

Les réseaux d'observation de placettes permanentes sont relativement récents : celui de l'IFN date de 1985 et celui de suivi de la flore dans le réseau RENECOFOR, de 1995. Y chercher des mouvements de végétation semble encore délicat.

Il existe dans la base de données Sophy (de Ruffray *et al.*, 2008) d'anciens relevés floristiques effectués en Alsace. Parmi ces relevés, il s'agira de pouvoir retrouver ceux qui sont à la fois :

- suffisamment anciens pour pouvoir espérer observer un effet du changement climatique. D'après Moisselin *et al.* (2002) ces effets ont été plus marqués après 1980, il s'agira donc de sélectionner des relevés antérieurs à cette date,
- et suffisamment bien localisés pour pouvoir être resitués à l'époque actuelle (2008) sur la seule base des documents existants.

Il s'agira donc d'optimiser à la fois l'ancienneté et la précision de localisation des relevés.

Plus on choisit d'étudier des relevés anciens, plus on est susceptible de mieux percevoir le signal du aux changements climatiques (car on considère un laps de temps plus grand) mais on augmente également les risques d'apparition d'autres facteurs de modification de la végétation.

L'idée serait donc de pouvoir relocaliser précisément, puis de refaire ces relevés afin de pouvoir les comparer *via* des analyses de données. Si des différences peuvent apparaître à l'issue de cette étude diachronique de la végétation d'un même site, il convient encore de pouvoir établir à quelle(s) cause(s) ces modifications peuvent-elles être imputables.

2.1.1 Les relevés les plus anciens de la région

Les relevés phytosociologiques les plus anciens en Alsace sont ceux d'Émile Issler (1872 – 1952), instituteur, puis professeur, et docteur *honoris causae* de l'Université de Fribourg en 1943

(Walter, 1952). Il fut considéré en son temps comme « *le premier botaniste* » d'Alsace (Sittler, 1953) et un « *précurseur enthousiaste de la phytosociologie régionale* » (Carbiener, 1966). On connaît 85 de ses publications entre 1895 et 1951 (Anonyme, 1953) consacrées à l'étude de la flore d'Alsace, et plus particulièrement de celle du Haut Rhin et des hautes Vosges. Parmi elles, figurent « *Les associations végétales des Vosges et de la plaine rhénane avoisinante* », œuvre publiée à travers plusieurs des *Bulletins de la société d'histoire naturelle de Colmar* (appelés *Bulletins* par la suite) (Issler, 1924, 1925, 1926a, 1926b, 1928, 1932, 1934, 1937, 1939) et reprise dans sa monographie *Vegetationskunde der Vogesen* (Issler, 1942). Les 271 relevés de végétation utilisés par l'auteur pour ce travail ont été numérisés et intégrés dans la base Sophy (de Ruffray *et al.*, 2008) et ont donc pu en être extraits. La consultation des *Bulletins* laisse présager qu'un certain nombre de ces relevés pourraient être assez aisément relocalisables, l'auteur ayant pris soin de consigner un certain nombre d'informations quant à la situation exacte de son relevé.

Mentionnons enfin pour clore ce court paragraphe historique, que Issler s'intéressait déjà aux modifications de la flore d'Alsace depuis 1870, année de publication de *Flore vogéso-rhénane* de Frédéric Kirschleger – modifications dont il devait être question dans sa nouvelle *Flore de l'Alsace*, publiée puis actualisée à titre posthume (Issler *et al.*, 1982).

2.1.2 Présentation des relevés choisis

2.1.2.1 Divers milieux ont été étudiés

Le tabl. 3 synthétise les milieux étudiés par Issler par grands types.

Type de végétation	Référence bibliographique	Nombre de relevés	Dates des relevés (*)
Forêts feuillues	Issler, 1924	57	Non précisée
Forêts résineuses et hêtraies sommitales	Issler, 1925	41	Non précisée
Garides et landes	Issler, 1926b ; 1928	56	Non précisée
Prairies non fumées du Ried et <i>Mesobrometum</i>	Issler, 1932	52	1913 à 1932
Tourbières	Issler, 1939	12	1928 ; 1934 ; 1938
Prairies grasses et primitives	Issler, 1934 ; 1937	53	1931-1935

Tabl. 3 – Répartition des relevés d'Issler selon les grands types de végétation étudiés. Dénominations d'après les références citées. (*) si précisées : date mentionnée à chaque relevé dans l'ouvrage.

Concernant les relevés forestiers, c'est surtout une publication de 1926 qui sera utilisée puisqu'il s'agit du volume contenant les « *documents sociologiques* » (Issler, 1926a), c'est à dire les tableaux phytosociologiques commentés relevé par relevé.

La date des relevés n'est pas précisée pour ceux des milieux forestiers, des garides et des landes. Par défaut, elle sera donc assimilée à la date de la publication, tout en sachant que les relevés ont probablement été effectués quelques années auparavant.

2.1.2.2 Une méthodologie précisée

Issler (1926a) écrit au sujet des relevés forestiers : « *Nous avons noté les plantes qui croissent ensemble sur une surface très limitée, à conditions stationnelles homogènes* », puis précise en bas de page que « *l'homogénéité n'est que relative. Des surfaces absolument homogènes n'existent pas dans la nature* ». Enfin, « *Comme espace minimum, nous avons choisi 500 mètres carrés, en forme de carré ou de rectangle à dimensions variables, s'adaptant à l'homogénéité du sol. Pour éviter des conceptions trop étroites de l'association en question, nous avons toujours rendu attentif aux modifications que subit la végétation au delà des limites du relevé* ».

2.1.2.3 Les paramètres analytiques utilisés et la description du relevé

Issler utilise les « *chiffres conventionnels de l'école zuricho-montpellieraine* », citant les travaux de Braun-Blanquet et Pavillard (1925, in Issler, 1926a). Dans les tableaux de relevés, figurent pour chaque espèce deux chiffres, ceux d'abondance-dominance et ceux de sociabilité. Seuls les premiers seront pris en compte dans cette étude. Ils sont détaillés en annexe 1.

Les relevés sont groupés en tableau, chaque tableau décrivant ce que l'auteur appelle une association. Chaque relevé est accompagné d'un descriptif du site. La qualité de ce descriptif est assez hétérogène dans l'ensemble des relevés, une grande disparité s'observant entre les relevés forestiers et ceux des milieux ouverts. Elle est plutôt bonne dans le cas des premiers, où on retrouve systématiquement :

- des informations relatives à sa localisation, dont la précision est variable (toponymie, référence à des lieux-dits, des monuments ou des routes),
- l'altitude (arrondie à 10 m près en montagne et au mètre près en plaine d'Alsace),
- l'exposition en montagne (environ 55 % des relevés forestiers),
- un descriptif qualitatif du sol, voire de l'humus et de la géologie,
- un descriptif de la végétation.

2.1.3 Relocalisation des relevés

2.1.3.1 Protocole et méthodologie de « pré-relocalisation »

La relocalisation des relevés a été faite à l'aide d'un système d'informations géographique (SIG par la suite), en utilisant la forme informatisée de ces relevés, extraite de la base Sophy (de Ruffray *et al.*, 2008), les orthophotos et le Scan25 de l'IGN (cartes au 1/25 000^e). Ponctuellement, d'autres sources d'informations ont été prises en compte : cartes géologiques, aménagements forestiers, publications (par exemple Geissert, 1992, localise une station à pyroles étudiée par Issler à Dalhunden. Cette station a profondément changé depuis et nous ne l'étudierons donc pas). Les indications de scientifiques, botanistes et forestiers (voir annexe 2) ont apporté un complément d'informations considérables quant à la localisation de certaines stations plus ou moins remarquables mais en tous cas toujours présentes dans la mémoire naturaliste alsacienne. Que cette mémoire trouve ici encore l'expression de mes remerciements.

Des coordonnées géographiques (latitude et longitude, exprimés en grades) ont été attribuées aux relevés d'Issler lors de leur saisie dans la base Sophy. Ces coordonnées ont été attribuées par relocalisation sur des cartes IGN au 1/100 000^e et au 1/50 000^e (d'après les indications laissées par Issler dans ses *Bulletins*). Le code de précision « 2 » leur a ainsi été attribué lors de leur numérisation dans la base, pour indiquer que ces relevés avaient été relocalisés par une personne autre que leur auteur.

Cette source informatique, constitue une base solide sur laquelle s'appuyer pour relocaliser les relevés d'Issler. Nous avons alors essayé de resituer chacun des relevés, à cette échelle plus fine, en revenant aux descriptions faites par Issler dans les *Bulletins*. L'utilisation de l'ouvrage *Vegetationskunde der Vogesen* (Issler, 1942) où certains de ces relevés ont été republiés, n'a pas permis d'apporter davantage de précisions pour la relocalisation des relevés. Du fait de la différence d'échelle des cartes utilisées (par l'équipe Sophy d'abord, puis nous ensuite), certains écarts se révèlent lors de la confrontation.

Un relevé a été jugé « relocalisable » lorsque, par recoupement des différentes informations disponibles, nous avons estimé pouvoir reconnaître, à quelques dizaines de mètres près, l'endroit où il avait été effectué.

2.1.3.2 Résultats a priori

Seuls 86 relevés ont été *a priori* jugés relocalisables (sur les 271 initiaux, soit 32 %). Parmi eux, 53 en milieu forestier (sur 98, soit 55 %) et 32 en milieu ouvert (sur 173, soit 19 %). On se référera à l'annexe 2 pour la liste des relevés relocalisés et des sources utilisées. Différents paramètres ont été déterminants dans la qualité de relocalisation.

L'altitude :

En zone de montagne ou de colline, le couple « altitude-exposition » joue un rôle fortement discriminant. Ces critères ne sont pas utilisables en plaine d'Alsace où la donnée de l'altitude seule n'est pas d'un grand secours du fait du très faible dénivelé en plaine d'Alsace (à l'échelle de la placette !). Il est donc rarement possible d'y obtenir un ordre de grandeur de précision de relocalisation inférieur à l'hectare (échelle du massif forestier). Des indications supplémentaires (proximité d'un moulin, d'un pont ou d'une route) peuvent parfois aider mais elles demeurent souvent encore trop vagues pour permettre de situer efficacement l'endroit du relevé. Il a donc été plus facile de resituer les relevés des collines sous-vosgiennes, et surtout du massif vosgien.

Nous considérons qu'il existe une marge d'erreur de $\pm 20\text{m}$ sur l'altitude donnée par Issler, qui l'a estimée à l'aide de cartes d'état-major au 1/80 000^e (de Ruffray, Untereiner, comm. pers.)

Le type de milieu :

Peu de relevés en milieu ouvert ont pu être relocalisés. Outre ceux de plaine qui n'ont pu l'être pour les raisons exposées au dessus, il faut évoquer le fait que ces milieux ont été très modifiés ou dont le mode d'utilisation du sol a changé depuis les années 1920-1930. Ceci se constate bien en utilisant les photos aériennes. Des prairies ont évolué vers un stade boisé ou fructivé, ou bien ont été reboisées par l'homme. D'autres ont vu s'installer des infrastructures (pistes de ski, habitations, terrain de motocross). D'autres enfin, on vu les pratiques agropastorales changer ou s'intensifier et des prairies humides du ried se sont transformées en champs de maïs où l'alignement des pieds est perceptible sur les photos aériennes.

Les indications laissées :

Certains relevés ont pu être exceptionnellement bien relocalisés, du fait de données topographiques très précises. C'est particulièrement le cas des relevés menés sur quelques sommets des Vosges, ou encore de certains relevés où un monument a servi de point de repère.

2.1.3.3 Bilan

Les milieux privilégiés par cette relocalisation ont donc été ceux d'altitude. La plaine d'Alsace n'est pas représentée convenablement dans les relevés retenus puisque la quasi-totalité de ceux qu'Issler y avait effectués n'ont pas pu être retrouvés. De plus, certaines régions naturelles n'ont pas été prises en compte par Issler dans ces travaux : Vosges moyennes, nord de l'Alsace et Vosges du nord, Sundgau et Jura alsacien.

2.2 Zone d'étude : une partie du Haut-Rhin

Le but de cette partie est de présenter brièvement la zone où seront majoritairement concentrés nos relevés et de la resituer dans le cadre régional.

Nos relevés se trouvent en quasi-totalité dans le département du Haut Rhin, de la base de l'étage subalpin jusqu'au planitiaire. Nous allons détailler cet étagement en partant des sommets des Vosges, puis en descendant en altitude.

Une grande partie du massif vosgien est donc comprise dans la zone d'étude, avec de grandes différences altitudinales du fait des vallées (cours d'eau encaissés) qui la parcourent. En altitude, le

socle géologique est fait de roches cristallophylliennes acides souvent recouverts de sols bruns acides ou ocres, et de podzols. Il s'agit d'une région assez froide et à pluviosité plutôt élevée.

À l'étage subalpin, c'est la hêtraie sommitale du *Fagion* qui forme le climax, puis l'étage montagnard supérieur abrite des futaies régulières mixtes de sapin et de hêtre ou d'épicéa (*Vaccinio-abietenion* et *Piceion*). La série du sapin et du hêtre constitue la série principale de l'étage montagnard moyen. En descendant à l'étage montagnard inférieur, on peut trouver des sapinières dites sèches, mélangées de hêtres et de chênes sessiles, parfois de châtaigniers et de charmes. Les reboisements en résineux divers constituent les forêts de substitution.

À l'étage collinéen supérieur, sur substrat acide, gréseux ou cristallophyllien, on trouve la série acidophile du chêne sessile.

Les collines sous-vosgiennes, zone de collines calcaires de basse altitude, forment la transition entre les Vosges et la plaine d'Alsace. Elles sont en fait formées d'une alternance de bancs de calcaire et de marnes. Elles sont plutôt sèches et chaudes (effet de foehn et protection des crêtes vosgiennes). On trouvera surtout des séries de l'étage collinéen supérieur : hêtraies-chênaies mésoneutrophiles, chênaies sessiliflore-charmaies, voire chênaies pubescentes. À la base des collines sous-vosgiennes, on trouve de façon assez fragmentaire la série mixte des chênes sessiles et pédonculés avec charme (*Carpinion* duquel le hêtre est exclu du fait d'un bilan hydrique défavorable).

Ceci annonce la transition entre la série des chênes sessiles précédente, et celle des chênes pédonculés de la plaine.

2.3 Nouvel échantillonnage

2.3.1 Retrouver une végétation homogène équivalente

Il est ensuite temps de confronter les résultats de cette « pré-relocalisation », à la réalité du terrain. En partant des indications d'Issler, le groupement végétal décrit est recherché à altitude, exposition et géologie équivalente. L'altitude ne sera pas utilisée comme variable intégratrice vu de la trop grande incertitude qui demeure sur cette grandeur – laquelle est en fait double : incertitude sur la valeur d'origine pour les raisons évoquées au § 2.1.3.2., et incertitude sur la valeur obtenue lors de la relocalisation, sortie du GPS et non d'un altimètre. Nous chercherons à évoluer à une altitude d'un ordre de grandeur comparable plus qu'à une altitude strictement égale.

2.3.2 Quelques restrictions

Les relevés dont la localisation n'est pas suffisamment sûre seront bien évidemment retirés. De plus, l'étude se concentrera sur les milieux forestiers. Enfin, la bryoflore ne sera pas prise en compte ; d'une part, elle n'a pas été étudiée systématiquement par Issler dans le cadre de ses relevés forestiers et d'autre part, elle fait appel à des compétences bien spécialisées.

2.4 Phase de terrain

Elle s'est déroulée du 6 mai au 24 juillet 2008. Issler était retourné souvent plusieurs fois sur certains de ses relevés. Aussi avons-nous choisi, autant que faire se peut, de faire de même, ce qui a permis d'apprécier différentes phénophases (aspect important pour tendre vers l'exhaustivité du relevé, voir Chevalier *et al.*, 2007).

Certains relevés *a priori* considérés comme relocalisables, ne l'ont finalement pas été sur le terrain. Dans certains cas, il a été choisi de ne pas refaire le relevé du fait d'un changement d'utilisation du sol jugé trop important (plantations, enrésinement).

Les relevés ont été généralement effectués sur une surface jugée homogène de 400 à 500 m², adaptée à la topographie locale. Dans quelques rares cas, la prospection s'est faite sur des surfaces plus grandes (de 500 à 800 m²). Les taxons présents ont été notés en abondance-dominance, par le truchement d'une fiche déjà conçue, adaptée aux relevés phytoécologiques (annexe 3).

Ce sont 46 relevés qui auront été retrouvés (annexe 2) et finalement, 44 seront retenus. Deux sont éliminés car jugés trop modifiés par un impact anthropique direct, par rapport à ce qu'Issler avait décrit (plantations résineuses dans le cas du relevé 605 et végétation modifiée par aménagement d'infrastructures d'accueil du public dans le cas du relevé 109).

Les flores suivantes ont été utilisées pour l'identification des taxons : Issler *et al.* (1982) ; Rameau *et al.* (1989 ; 1993) ; Aeschimann *et al.* (1994) ; Rothmaler (1995) ; Lauber *et al.* (1998) ; Lambinon *et al.* (2004) comme flores générales. Prelli et Boudrie (2001) pour les Filicophytes. Enfin, Kerguelen et Plonka (1989) et Portal (1999) pour les fétuques. La nomenclature de nos déterminations et celles d'Issler est fondée sur le référentiel de Brisse et Kerguelen (1994) et Tela Botanica (2005)

2.5 Numérisation des relevés

Deux tableaux différents ont été produits :

(i) L'un pour les relevés source (à partir des données Sophy vérifiées et complétées de Issler, 1926a, 1931, 1942).

(ii) L'autre pour les relevés de 2008 auxquels ont été adjoint trois relevés supplémentaires : le 601 effectué par Myriam Arnal, Jean-Renaud Journée et Jean-Charles Deninger en forêt de Pfaffenheim en 1999, le 314 effectué par Philippe Meyer en 2002, et le 316 effectué par Richard Bœuf et Gaëlle Grandet en 2003. Il s'agit de trois relevés stations typiques et bien connues, le premier en sapinière chaude et les deux suivants en forêt rhénane.

Il peut paraître un peu cavalier d'utiliser des relevés effectués à différentes dates – en particulier celui de 1999 – dans la constitution du nouveau jeu de relevés sachant que l'on présume que la végétation herbacée est susceptible de se modifier à l'échelle de la décennie. Néanmoins, nous sommes retournés sur ce relevé 601 durant la période de terrain (23.07.2008) et la végétation était comparable. Nous avons néanmoins conservé celui de 1999 car il rapporte la présence de certaines orchidées rares qui apparaissent de façon irrégulière, comme *Epipogium aphyllum* (Rameau *et al.*, 1993 ; Aeschimann *et al.*, 1994) et qui n'étaient pas présentes cette année.

Ceci porte le nombre total de relevés utilisés à 47. Ce nombre sera suffisant pour soumettre l'ensemble des relevés à des analyses numériques traditionnelles (analyses de données) et à des tests statistiques paramétriques. Il faudra voir au cas par cas si l'on souhaite distinguer de plus petits sous-groupes au sein de cet ensemble.

Les relevés ont ensuite été numérisés sous forme d'un tableau informatique (espèces en ligne et relevés en colonne).

2.6 Analyse diachronique des relevés

Nous cherchons à étudier les différences dans la composition en végétation entre les deux jeux de relevés, et éventuellement d'en dégager de grandes tendances. La démarche se fonde sur :

- (i) la recherche de facteurs écologiques structurant la distribution des relevés d'Issler,
- (ii) l'étude de « mouvements » de ces relevés selon ces facteurs, en les comparant avec leurs homologues de 2008.

En terme d'analyses, il s'agit de mener une analyse factorielle des correspondances (AFC) sur les relevés d'Issler, et de projeter les relevés de 2008 dans l'espace créé par les axes factoriels de cette AFC, après interprétation et suivant certaines modalités qui vont être à présent détaillées.

2.6.1 Traitement des tableaux

Tout d'abord, les deux tableaux (celui des relevés d'Issler et celui obtenu avec le nouveau jeu de relevés) sont concaténés en un seul, auquel il s'agit de bien séparer (fig. 2) :

- en ligne, les deux jeux de relevés ;
- en colonnes, les espèces communes aux deux jeux, puis celles n'ayant pas été retrouvées et enfin celles apparues. Ce classement s'explique par le fait que l'analyse ne sera menée que sur les espèces communes. En effet, la méthode d'analyse utilisée n'est pas capable de prendre en compte des espèces apparues ou disparues, celles-ci générant des colonnes de marge nulle dans un des tableaux de l'analyse. Le but est, dans un premier temps, à mettre en évidence des modifications de composition floristique impliquant les espèces communes aux deux jeux ; les espèces nouvellement mentionnées ou non retrouvées seront étudiées ultérieurement.

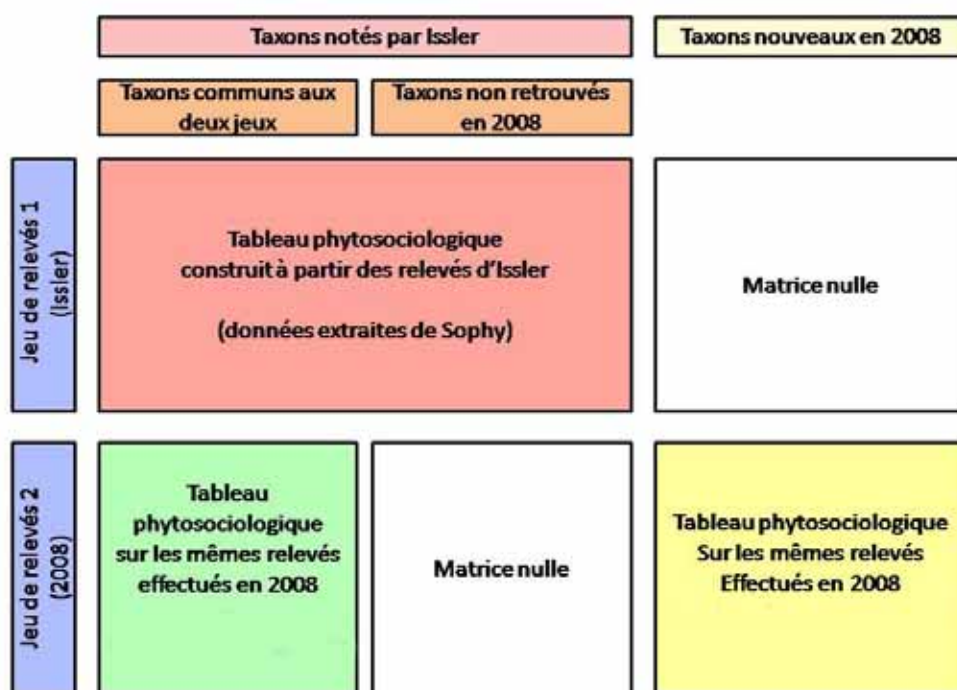


Fig. 2 – Schéma de mise en forme du tableau floristique pour les analyses.

Le critère utilisé pour les analyses de données sera celui de la présence-absence, pour des raisons de cohérence relatives à la méthodologie de l'AFC, bien que nous estimons que l'abondance-dominance reflète mieux la réalité écologique des phytocénoses étudiées. Précisons à cet égard qu'en guise de test, l'analyse avait été menée en utilisant de l'abondance-dominance et que les résultats quant à la structuration des axes factoriels étaient globalement identiques à ceux qui vont être présentés ici. Nous avons choisi de ne pas retirer les espèces dites « les moins fréquentes » du jeu de relevé, considérant que ceci conduirait à la perte considérable d'informations.

2.6.2 À la recherche des facteurs écologiques structurant les relevés d'Issler

Une AFC menée sur le tableau floristique correspondant aux relevés source permet d'identifier les axes factoriels structurant le nuage de points, et de les interpréter afin de déterminer les gradients écologiques explicatifs de la structure de ce nuage. Les analyses seront menées avec S-Plus, Statistica et certaines données seront traitées avec Excel.

Une condition limitante dans l'interprétation des données issues de ces analyses est le manque de variables écologiques pouvant être impliquées dans l'explication des axes (et donc des gradients).

En effet, Issler n'avait laissé de façon à la fois systématique, claire et non ambiguë, que l'altitude, la géologie et l'exposition. Nous choisissons donc d'utiliser les valeurs indicatrices d'Ellenberg et de Gégout *et al.* (2005) pour chaque espèce et moyennées pour chaque relevé. En annexe 4 figure la liste des variables testées.

2.6.2.1 Premiers résultats

L'examen du diagramme des valeurs propres (fig. 3) nous pousse à retenir les deux premières valeurs, représentant 21 % de l'inertie cumulée.

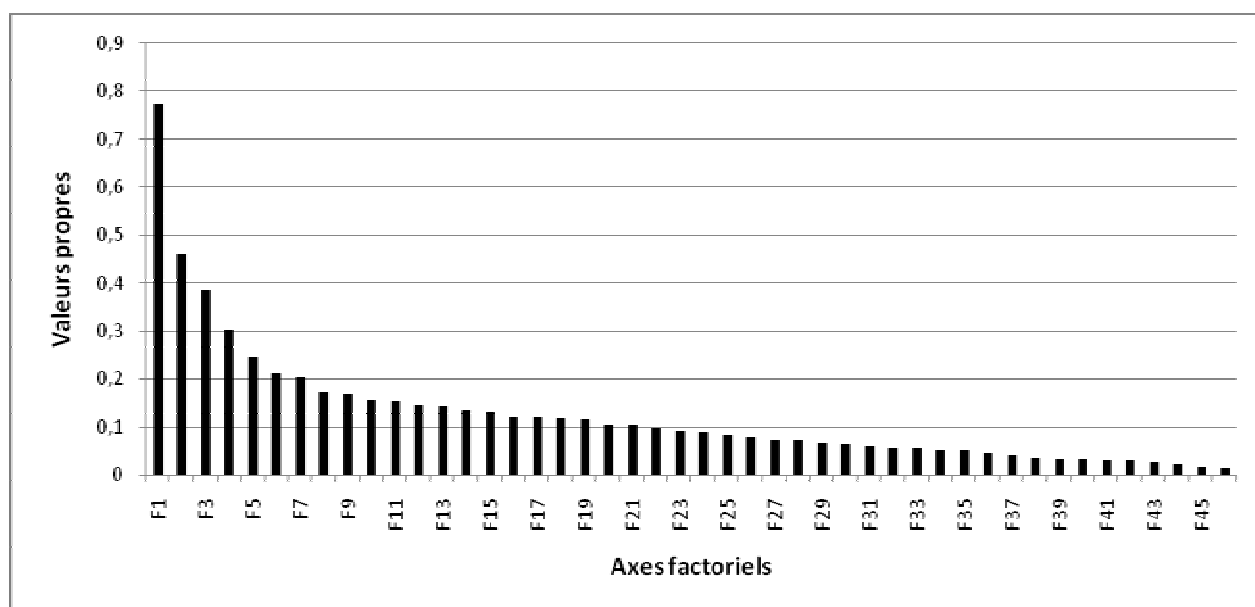


Fig. 3 – Diagramme des valeurs propres.

2.6.2.2 Apports de l'analyse de la contribution des espèces aux axes factoriels

La contribution des différentes espèces impliquées dans l'analyse à la construction des axes factoriels permet de savoir quelles espèces ont pesé le plus lourd dans leur construction. Le tabl. 4 présente, pour les parties positive et négative des axes factoriels F1 et F2, les espèces aux contributions les plus importantes.

Ceci permet d'apporter quelques premiers éléments d'interprétation des axes factoriels.

L'axe F1 est structuré, dans sa partie positive, par des orophytes sciaphiles, mésophiles) hydroclines. Dans sa partie positive, ce sont plutôt des espèces mésophiles à mésoxérophiles fréquemment rencontrées dans les forêts de basse altitude qui sont représentées. Cet axe représenterait donc un axe lié à l'altitude, ou à son bioclimat.

L'axe F2 est semblé structuré dans sa partie positive par des espèces nitrophiles à calciclines de sols riches, et dans sa partie négative par des espèces fréquemment rencontrées sur des sols neutres à légèrement acides. Cet axe pourrait donc représenter dans une certaine mesure, un gradient trophique.

Il s'agit donc maintenant de confirmer ces éléments à partir de variables écologiques.

axe F1		axe F2		
Espèce	contribution	espèce	contribution	
partie positive	<i>Oxalis acetosella</i>	2,0103	<i>Evonymus europaeus</i>	3,5435
	<i>Athyrium filix-femina</i>	1,8932	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	3,5114
	<i>Sorbus aucuparia</i>	1,7750	<i>Carex sylvatica</i>	3,3283
	<i>Galium odoratum</i>	1,7658	<i>Ulmus minor</i>	3,1798
	<i>Rubus idaeus</i>	1,6680	<i>Polygonatum multiflorum</i>	3,0267
	<i>Rumex arifolius</i>	1,6098	<i>Corylus avellana</i>	2,8609
	<i>Fagus sylvatica</i>	1,5982	<i>Helleborus foetidus</i>	2,3112
	<i>Epilobium montanum</i>	1,5468	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2,2882
	<i>Prenanthes purpurea</i>	1,5267	<i>Glechoma hederacea</i>	2,2882
	<i>Dryopteris dilatata</i>	1,4923	<i>Quercus robur</i>	2,1988
partie négative	<i>Prunus spinosa</i>	1,2054	<i>Teucrium scorodonia</i>	1,6846
	<i>Rosa canina</i>	1,1821	<i>Hieracium murorum</i>	1,3814
	<i>Cornus sanguinea</i>	1,1491	<i>Silene nutans</i>	1,1093
	<i>Crataegus monogyna</i>	1,1140	<i>Sorbus aria</i>	1,1046
	<i>Ligustrum vulgare</i>	1,0704	<i>Achillea millefolium</i>	1,0795
	<i>Sorbus torminalis</i>	1,0025	<i>Pinus sylvestris</i>	1,0383
	<i>Anemone nemorosa</i>	0,9346	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1,0358
	<i>Convallaria majalis</i>	0,9319	<i>Geranium sanguineum</i>	1,0055
	<i>Viola hirta</i>	0,9009	<i>Deschampsia flexuosa</i>	0,9651
	<i>Viburnum lantana</i>	0,8939	<i>Melampyrum pratense</i>	0,9309

Tabl. 4 – Espèces aux contributions les plus fortes à la construction des axes factoriels F1 et F2.

2.6.2.3 Un facteur altitudinal fortement impliqué

Le premier axe factoriel de l'analyse (axe F1) semble refléter la distribution altitudinale des relevés (en utilisant l'altitude donnée par Issler), depuis ceux situés à l'étage collinéen (environ 200 m) jusqu'au subalpin inférieur (jusqu'à 1250 m) (fig. 4 et 5). Une corrélation significative entre les valeurs de F1 et l'altitude est mise en évidence ($R^2 = 0,7521$). Ce modèle peut être amélioré par la prise en compte simultanée de l'altitude et des températures moyennes de janvier ($R^2 = 0,8985$).

Bien que l'exposition donnée par Issler ne semble pas jouer un rôle discriminant dans la distribution des coordonnées des relevés sur l'axe F1 (ANOVA à un facteur, $F = 0,76$; $n = 47$; $df = 8$; $P = 0,6364$), nous avons voulu tester la corrélation entre les valeurs de l'axe F1 et l'altitude compensée (voir annexe 5) qui intègre altitude brute, pente et exposition via un indice de rayonnement direct (Becker, 1979 ; Becker, 1982). Mais remplacer l'altitude brute par l'altitude compensée dans notre modèle prenant en compte la température moyenne de janvier n'améliore pas son R^2 ($R^2 = 0,8907$).

L'axe F1 traduit donc, de façon linéaire croissante, un gradient conjoint altitude – température. On peut donc dire qu'il intègre les effets bioclimatiques de l'altitude. L'ajout de variables hydriques ne permet pas d'améliorer le modèle de façon nette.

Remarque au sujet de l'altitude compensée : comme il n'avait initialement pas été prévu de faire intervenir l'altitude compensée, la pente n'a pas été systématiquement relevée. Elle a donc été calculée sur SIG à partir des résultats de pré-relocalisation des relevés d'Issler et du modèle numérique de terrain (MNT) au pas de 50 m. Il existe une différence entre l'altitude issue de cette relocalisation et celle fournie par Issler (annexe 5) mais elle n'est pas significative (test t , $t = -1,4196$, $df = 45$, $P = 0,1626$). De ce fait, nous considérons que nous pouvons utiliser n'importe laquelle de ces deux altitudes brutes pour calculer l'altitude compensée. Les deux ont été essayées. Celle issue du MNT et de la pré-relocalisation améliore légèrement le modèle de l'axe F1 que celle fournie par Issler (respectivement, $R^2 = 0,8605$ et $R^2 = 0,8544$). Mais, pour expliquer la distribution des relevés d'Issler,

nous préférons conserver celle qu'il avait fournie, par souci de cohérence et d'homogénéité. De plus, ceci ne changera en rien l'interprétation des résultats.

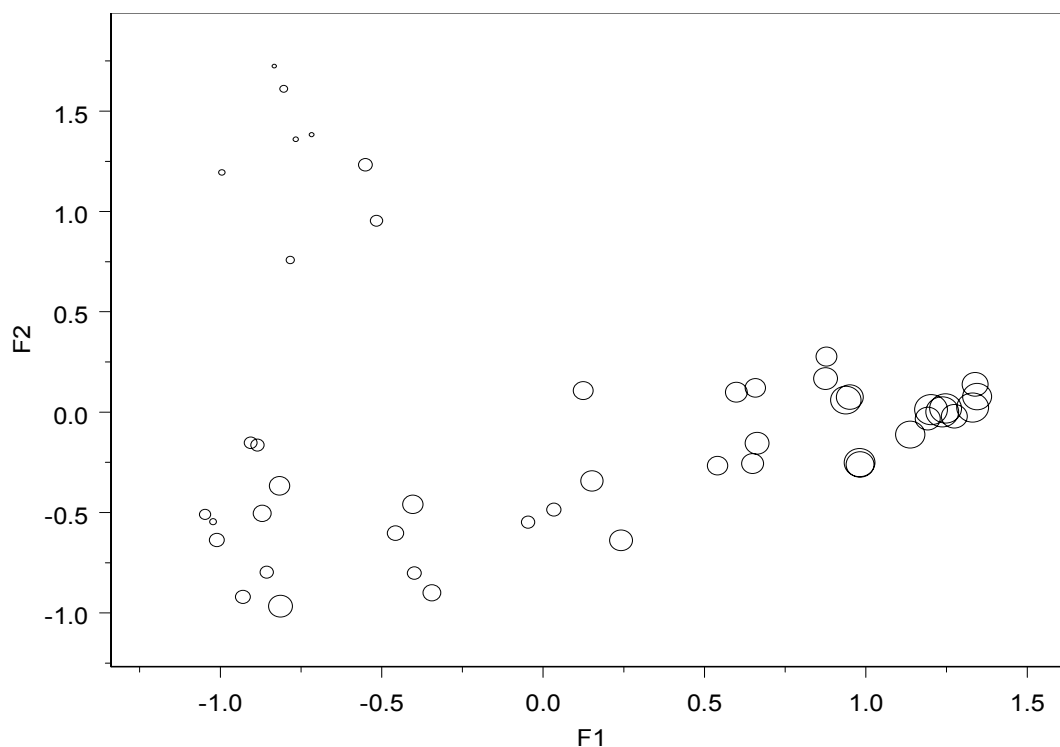


Fig. 4 – Projection des altitudes des relevés dans le plan F1-F2 de l'AFC. Chaque relevé est représenté par un cercle dont la taille est fonction croissante de l'altitude.

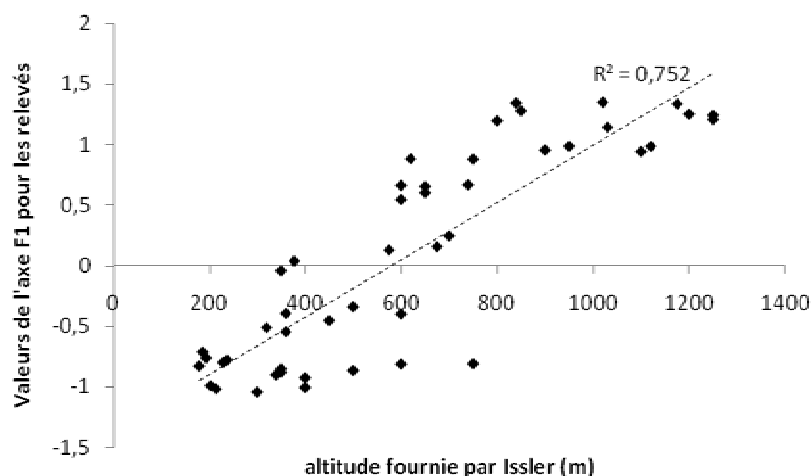


Fig. 5 – Corrélation entre les valeurs de F1 et l'altitude.

2.6.2.4 Un axe reflétant la richesse trophique du sol.

L'axe F2 pourrait refléter la richesse trophique (voir fig. 8). La nature du substrat géologique (indiquée par Issler dans ses relevés) influe les valeurs de l'axe F2 (ANOVA à un facteur, $F = 7,13$; $n = 47$; $df = 6$; $P = 3,24 \cdot 10^{-5}$). De plus, le calcul de valeurs moyennes de l'axe F2 de chaque modalité géologique montre un gradient de coordonnées croissantes (tabl. 5) depuis les modalités ayant la plus faible richesse trophique (grès, gneiss) jusqu'aux plus fortes (loess, lehm).

géologie	F2 moyen
gneiss	- 1,1355
grès	- 0,6984
granit	- 0,2473
grauwacke	- 0,0766
calcaire	0,2204
loess	0,7742
lehm	0,7894

Tabl. 5 – Valeurs moyennes de F2 pour chaque modalité géologique laissée par Issler.

Il existe une corrélation significative et forte ($R^2 = 0,7427$) entre les valeurs de l'axe F2, le ratio C/N et le pH (extraits de la base Ecoplant, Gégout *et al.*, 2005 ; fig. 6 et 7). Le fait que cet axe soit fonction décroissante du C/N et croissante du pH permet d'établir qu'il traduit un gradient trophique croissant. Les modèles obtenus avec le ratio S/T sont de moins bonne qualité, soit par un R^2 plus faible, soit par des coefficients ajustés non significatifs. Ils ne seront donc pas présentés plus avant.

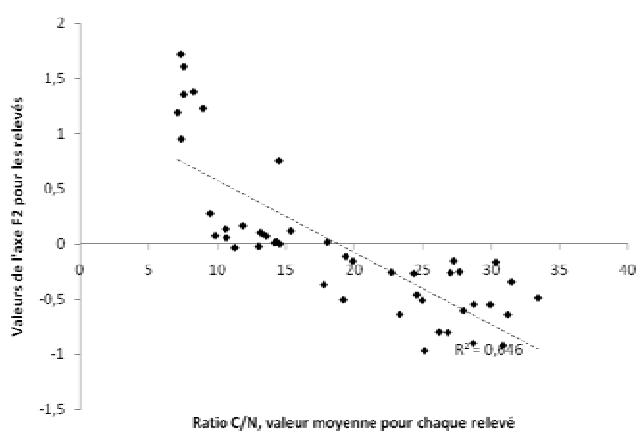


Fig. 6 – Corrélation entre les valeurs de l'axe F2 et le ratio C/N

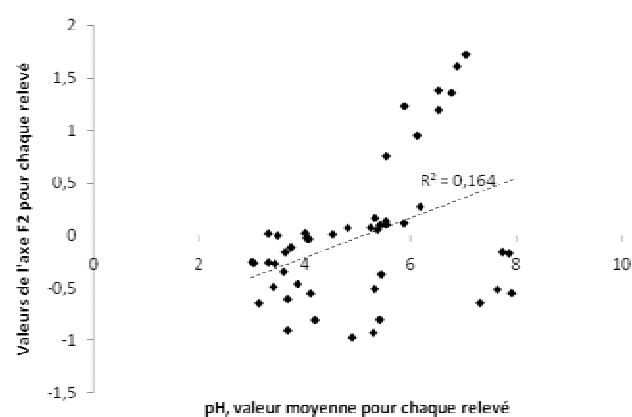


Fig. 7 – Corrélation entre les valeurs de l'axe F2 et le pH moyen de chaque relevé.

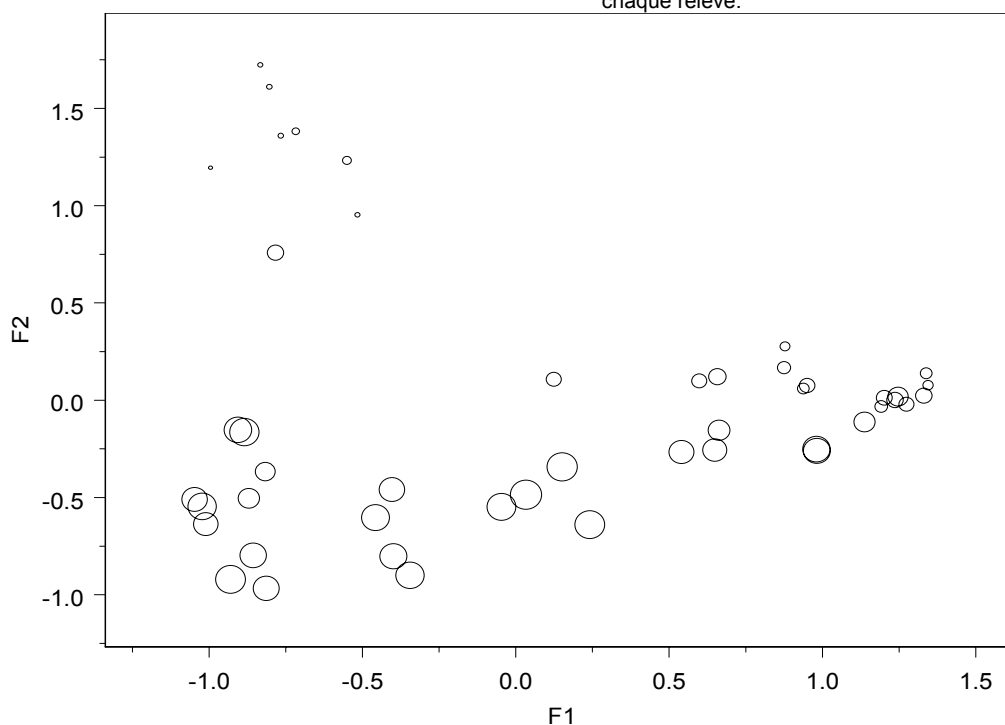


Fig. 8 – Projection des valeurs de C/N des relevés dans le plan F1-F2 de l'AFC. Chaque relevé est représenté par un cercle dont la taille est fonction croissante du C/N.

2.6.3 Évolution des relevés entre l'époque de Issler et la nôtre.

2.6.3.1 L'AFCVI : une méthode d'analyse qui se prête à l'étude diachronique.

Dans l'analyse effectuée, il est possible d'introduire les relevés effectués en 2008 en tant que variables supplémentaires. Ce jeu de relevé se positionnera dans la base engendrée par les axes factoriels et l'extraction des coordonnées factorielles de chacun des points permettra d'évaluer son évolution au sein des gradients écologiques structurants exprimés par les axes de l'AFC, en comparant les relevés homologues deux à deux. Ces relevés actuels n'entreront donc pas dans la construction des axes factoriels.

L'AFC ainsi effectuée s'appelle une AFCVI (analyse factorielle des correspondances avec variables instrumentales). Le tableau de base est celui des relevés d'Émile Issler, le tableau de relevés récent constitue des lignes supplémentaires et l'union des espèces non retrouvées et des espèces non mentionnées par Issler, des colonnes supplémentaires (voir fig. 2).

2.6.3.2 Un déplacement global le long des axes de l'AFC

Une analyse qualitative des déplacements est possible avec la projection de l'AFCVI dans les plans factoriels considérés. Nous nous attacherons ici à l'étude des mouvements des relevés selon les axes F1 et F2. La projection sur le plan F1-F2 est illustrée en fig. 9. Les grands groupes forestiers décrits par Issler garderaient, à première vue, une composition homogène, à quelques exceptions près (relevé 415, de chênaie sessiliflore, qui semble se rapprocher des sapinières et des pessières par exemple dans le plan F1-F2).

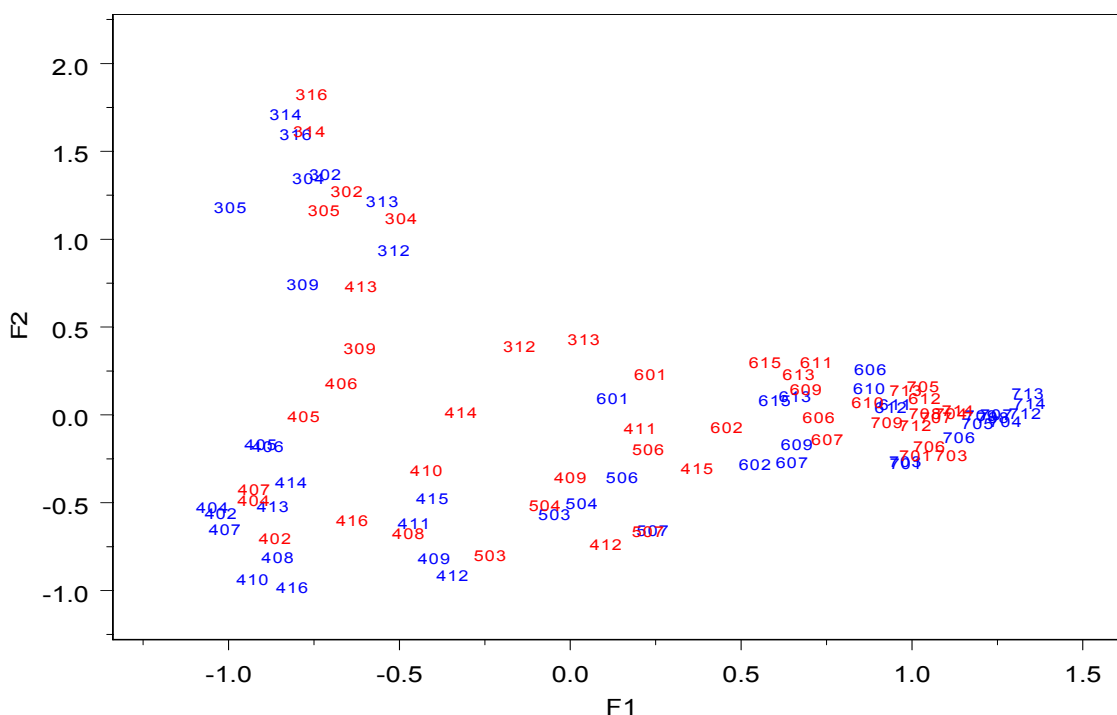


Fig. 9 – Projection des relevés Issler (en bleu) et 2008 (en rouge) dans le plan F1-F2 de l'AFC.

La fig. 10 présente les déplacements des couples de relevés sous forme vectorielle. Son examen permet de souligner que le nuage de points des relevés semble se contracter autour de l'origine du repère engendrée par les axes F1 et F2.

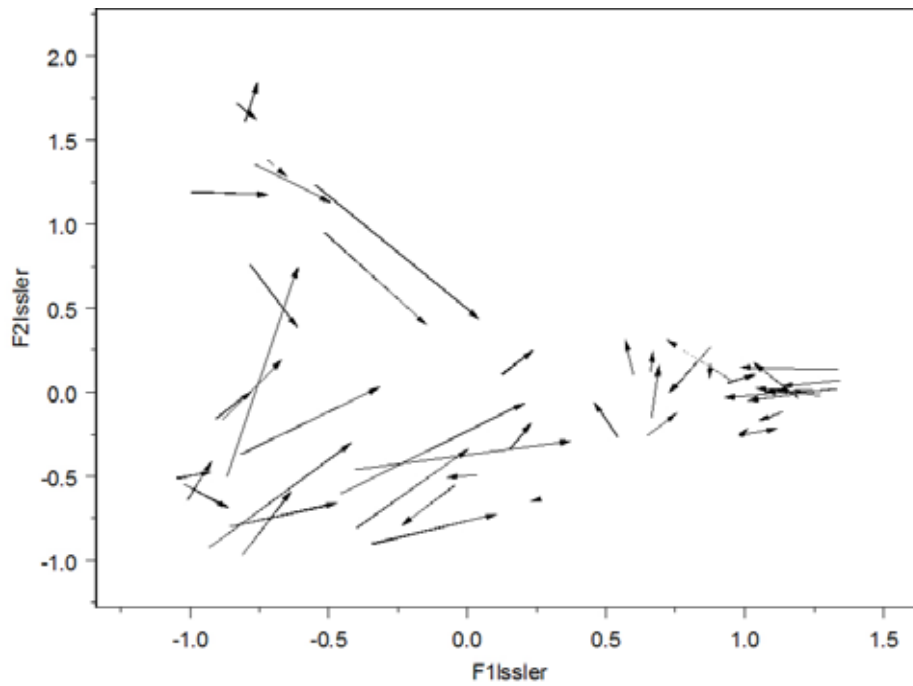


Fig. 10 – Projection des déplacements des couples de relevés sous forme vectorielle dans le plan F1-F2. L'extrémité de la flèche indique la position du relevé de 2008.

L'extraction des coordonnées factorielles des relevés de 2008 ainsi projetés permet de procéder à une analyse quantitative de ces déplacements, complémentaire des considérations qualitatives. Pour une paire de relevés homologues donnée, c'est le calcul sur chaque axe factoriel i , de la différence ΔF_i des coordonnées factorielles (notées $\text{coord}F_i$), qui permet de rendre compte d'un tel déplacement :

$$\Delta F_i = \text{coord}F_i(2008) - \text{coord}F_i(\text{Issler})$$

Ces déplacements sont représentés graphiquement selon chaque axe pour chaque relevé en fig. 11 et 12.

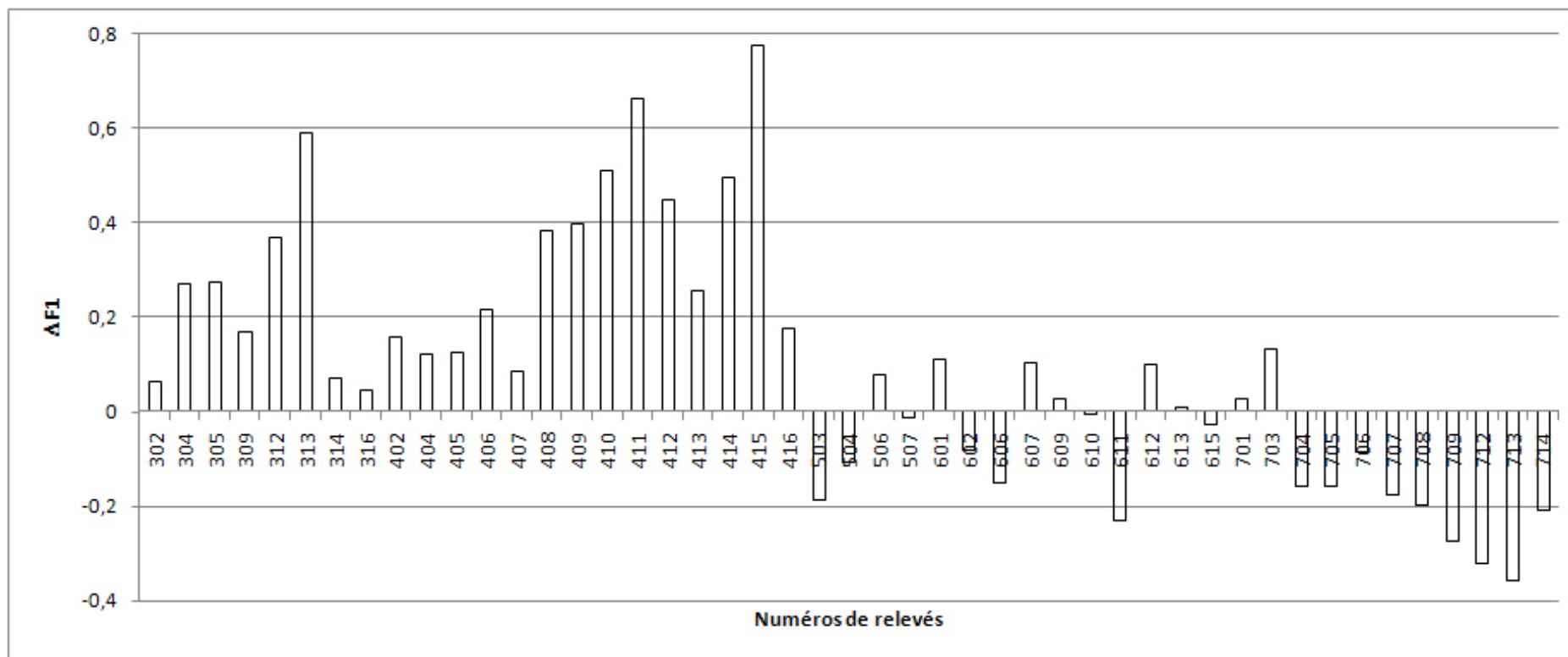


Fig. 11 – Graphique donnant les ΔF_1 de chacune des paires de relevés homologues. ΔF_1 moyen = 0,0957 ; écart-type = 0,2623.

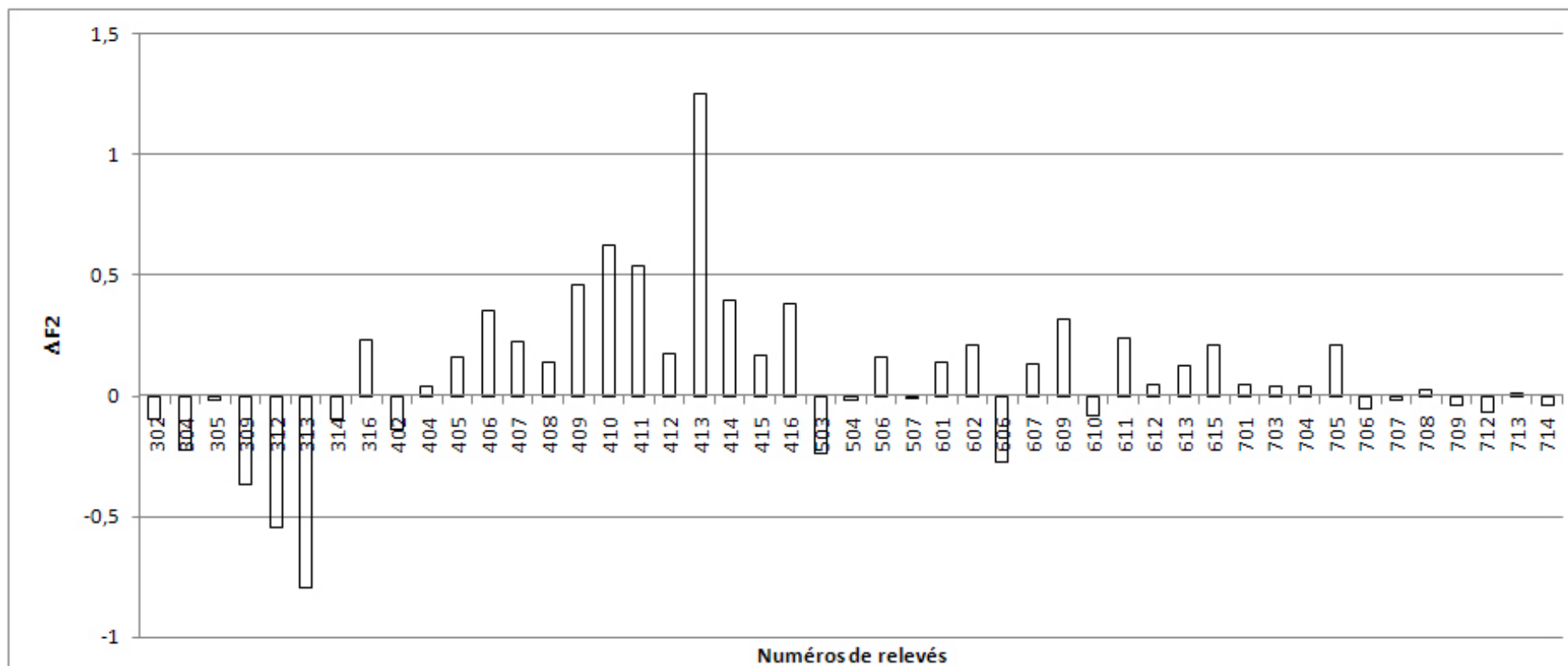


Fig. 12 – Graphique donnant les ΔF_2 de chacune des paires de relevés homologues. ΔF_2 moyen = 0,0850 ; écart-type = 0,3101.

Une première approche descriptive serait de constater que tous les relevés n'évoluent pas dans le même sens, mais que l'on semble pouvoir distinguer des groupes de relevés homogènes en termes de flore, qui auraient tendance à s'être déplacés de façon comparable : le $\Delta F1$ est globalement positif pour les chênaies et charmaies, plutôt négatif pour les formations de haute altitude (pessières, hêtraies subalpines par exemple). La situation des sapinières semble moins tranchée.

Le $\Delta F2$ semble plutôt négatif pour les charmaies, positif pour les chênaies (à l'exception nette du relevé 402). Les tendances sont moins nettes en ce qui concerne les sapinières, les pessières et les hêtraies subalpines.

Il importe de savoir si ces différences sont globalement statistiquement significatives. On montre que $\Delta F1$ est normalement distribuée (test de Kolmogorov-Smirnov ; sur $\Delta F1$: $ks = 0,1035$; $P = 0,224$). Un test t bilatéral sera donc utilisé afin de comparer les moyennes de cet échantillon apparié. Comme $\Delta F2$ n'est pas normalement distribuée (test de Kolmogorov-Smirnov : $ks = 0,1420$; $P = 0,0186$) nous utiliserons un test non paramétrique, le test de Wilcoxon signé.

Le déplacement global des relevés observé le long de l'axe $F1$ est statistiquement bien significatif à 5 % (test t : $t = 2,502$; $df = 46$; $P = 0,0160$). Celui constaté le long de l'axe $F2$ l'est également (test de Wilcoxon signé : $n = 47$; $Z = 2,11$; $P = 0,0348$).

Ce sont des tendances générales sur l'ensemble des relevés. Or cet ensemble regroupe en fait des types de végétation distincts, étudiés par Issler, et il nous apparaît intéressant de voir la façon dont ceux-ci se déplacent le long des axes.

2.6.3.3 La question des déplacements par types homogènes

Les travaux d'Issler peuvent être considérés comme ceux ayant permis de créer la première typologie phytosociologique d'Alsace. Par conséquent, l'auteur a défini un certain nombre d'associations végétales. Certaines sont aujourd'hui caduques, d'autres encore en vigueur, mais ce n'est pas l'objet de cette étude (plutôt celui du « référentiel des types forestiers d'Alsace », de Boeuf *et al.*, actuellement en cours de réalisation).

Ainsi, même si « l'homogénéité » phytosociologique et floristique des associations *sensu* Issler peut être discutable, il est intéressant, au titre du présent travail, d'étudier les déplacements des types ainsi définis le long des axes de l'AFC. Cela sera également l'occasion de soumettre les relevés issus des travaux d'Issler à des méthodes semi-automatiques de classification, en l'occurrence la classification ascendante hiérarchique (CAH). Une telle opération permettra de cibler des types homogènes vis-à-vis de leur déplacement (ou de leur non-déplacement) le long des axes de l'AFC et ainsi de cibler des groupements végétaux qui se sont montrés plus ou moins sensibles à des variations de facteurs du milieu qui seront ensuite à interpréter.

2.6.3.3.1 Les types « Issler »

Dans chaque type, correspondant à une association *sensu* Issler (1926a), nous avons étudié la significativité statistique du déplacement obtenu le long des axes de l'AFC.

Toutes les associations décrites par Issler n'ont pas le même déplacement sur l'axe $F1$ (ANOVA à un facteur sur $\Delta F1$; $F = 32,0718$; $n = 47$; $df = 1$; $P = 9,85 \cdot 10^{-7}$) ; ce déplacement semble en revanche homogène sur l'axe $F2$ (ANOVA à un facteur sur $\Delta F2$; $F = 0,8274$; $n = 47$; $df = 1$; $P = 0,3679$).

La significativité du déplacement de chaque groupe a été testée. Compte-tenu du faible nombre de relevés impliqué à chaque test, seul un test non paramétrique était d'usage légitime ici ; le test de Wilcoxon signé a été retenu. La fig. 13 présente les valeurs des déplacements moyens pour chaque type, ceux significatifs marqués d'une étoile. Sont ainsi significatifs les $\Delta F1$ et $\Delta F2$ du *Carpinetum betuli* (resp. $n = 6$; $V = 21$; $P = 0,0312$; et $n = 6$; $V = 0$; $P = 0,0312$), le $\Delta F2$ du *Quercetum lanuginosae* ($n = 5$; $V = 15$; $P = 0,0625$), et enfin les $\Delta F1$ et $\Delta F2$ du *Quercetum sessiliflora* (pour tous deux, $n = 9$; $V = 55$; $P = 0,039$).

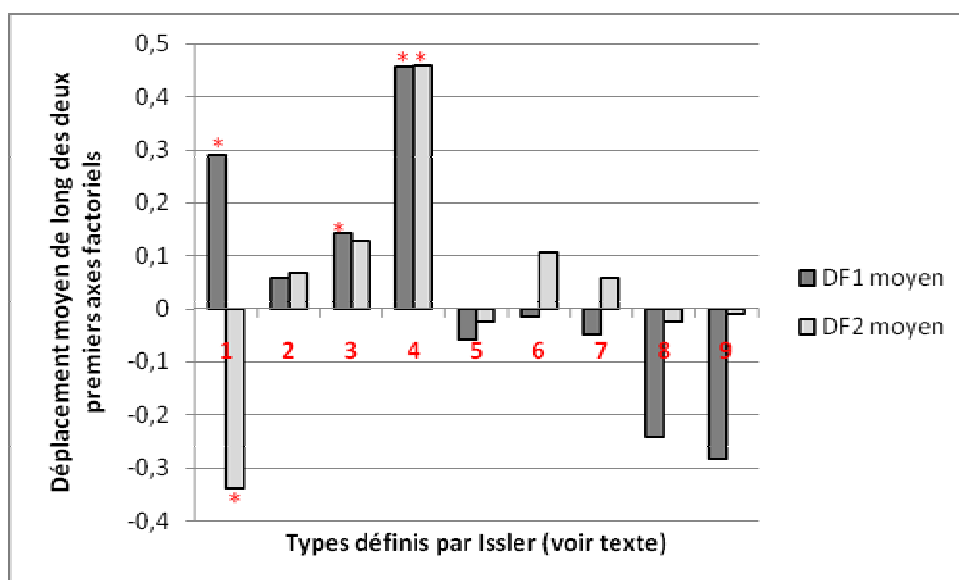


Fig. 13 – Déplacement des types définis par Issler le long des axes factoriels 1 et 2 ; les valeurs significatives sont marquées d'une étoile rouge. Types : 1 : *Carpinetum betuli* ; 2 : *Quercu-ulmetum* ; 3 : *Quercetum lanuginosae* ; 4 : *Quercetum sessiliflora* ; 5 : *Pinetum sylvestris* ; 6 : *Abietum albae* ; 7 : *Piceetum excelsae* ; 8 : *Fagetum silvaticae* ; 9 : *Ulmeto-aceretum*.

Les groupes définis par Issler se sont donc, dans l'ensemble, peu déplacés selon les axes de l'AFC. Il a néanmoins été montré qu'il existe, le long des axes, des mouvements globaux qui sont statistiquement significatifs. Il peut paraître difficilement concevable d'attribuer la significativité ces mouvements à ces trois seules associations. La question est donc de voir s'il est possible de distinguer d'autres groupes de relevés ayant bougé significativement le long des axes factoriels.

2.6.3.3.2 Cibler des types sensibles

L'étude de la fig. 13 permet de mettre en évidence certains groupes homogènes vis-à-vis de leur déplacement selon l'axe F1. Ceci peut être vérifié statistiquement ; les principaux résultats sont présentés dans le tabl. 6.

Relevés	$\Delta F1$	Significativité du déplacement (tests de Wilcoxon signés)	Descriptif du groupe considéré
302 à 416	0,3028	OUI ($n = 22$; $V = 25$; $P = 0$)	Formations feuillues de basse altitude (moyenne de 365 m). Trois des quatre types « Issler » formant ce groupe ont un déplacement significatif.
704 à 714	- 0,2160	OUI ($n = 9$; $V = 0$; $P = 0,0039$)	Formations montagnardes à subalpines (altitude moyenne de 1046 m), constitué de peuplements feuillus (hêtraies subalpines, érablaies ormaies) ou résineuses (pessières surtout) généralement caractérisés par une strate herbacée riche tendant vers la mégaphorbiaie d'altitude.
503 à 703	Non calculé	NON ($n = 16$; $V = 62$; $P = 0,782$)	Surtout des formations résineuses (pineraies, sapinières, quelques pessières) d'altitude plus modérée (moyenne de 710 m).
602 à 610	Non calculé	NON ($n = 5$; $V = 6$; $P = 0,8125$)	Ensemble des sapinières à fétuques, particulièrement stable. C'est un sous-groupe du précédent.

Tabl. 6 – Principales tendances de déplacements par groupes le long de l'axe factoriel F1.

Ceci n'apporte en revanche pas d'informations supplémentaires par rapport à l'étude des types « Issler » quant aux déplacements sur l'axe F2 des charmaies (relevés 302 à 313) et de l'ensemble des chênaies (relevés 402 à 416), tous deux significatifs, et respectivement négatif (- 0,3404) et positif (0,3410).

Pour les autres formations, le signal est un peu plus hétérogène. Il est cependant possible de mettre en évidence l'existence d'un groupe assez vaste dont le déplacement sur l'axe F2 est positif et significatif ($n = 15$; $V = 95$; $P = 0,0479$), bien que faible ($\Delta F2$ moyen = 0,09). Ce groupe est formé des relevés 601 à 706 ; il s'agit donc de formations résineuses (sapinières et pessières) d'altitude assez modérée (796 m en moyenne).

Soulignons enfin que le groupe de formations d'altitude isolé (relevés 704 à 714) ne présente pas de déplacement significatif suivant cet axe F2 ($n = 9$; $V = 19$; $P = 0,7344$).

Il convient à présent d'interpréter ces résultats.

2.6.4 Interprétation des déplacements.

2.6.4.1 Éléments relatifs à l'interprétation des déplacements

Nous avons jusqu'à présent raisonné en terme de ΔFi positif ou négatif. Quelle interprétation écologique conférer à ces considérations ?

— Si $\Delta F1$ est négatif, alors le relevé s'est rapproché du pôle de plus faible altitude de l'axe F1, c'est-à-dire vers un pôle plus chaud et plus sec. Comme la signification de cet axe a été calée sur la composition floristique des relevés, cela signifie que le relevé s'est enrichi en espèces de plus basses altitudes. Et donc que ces dernières sont montées en altitude.

— Si $\Delta F2$ est positif, alors le relevé s'est rapproché du pôle à faible C/N et à pH élevé, s'enrichissant donc en plantes neutro-nitrophiles de milieux mésotrophes à eutrophes.

— Si $\Delta F4$ est positif, alors le relevé s'est rapproché du pôle subatlantique mésophile nitrocline de l'axe et s'est donc enrichi en espèces telles.

Nous ne traiterons ici que des déplacements estimés significatifs.

2.6.4.2 Les formations de plaine et de colline sèche s'enrichissent en espèces d'altitude

Les groupes correspondant au *Carpinetum*, au *Quercetum lanuginosae* et au *Quercetum sessiliflora* possèdent tous un $\Delta F1$ positif. Ces formations sèches de plaine ou de collines se seraient donc enrichies en espèces de plus haute altitude.

Le $\Delta F2$ négatif des formations du *Carpinetum* traduirait une acidification de la flore de ces formations. En revanche, le fait que ce $\Delta F2$ soit positif chez les chênaies – en particulier celles du *Quercetum sessiliflora* – serait à rapprocher d'un enrichissement de ces formations en neutro-nitroclines.

2.6.4.3 Une remontée d'espèces de plus basses altitudes au sein des formations de montagne

L'important groupe de formations d'altitude caractérisé par un $\Delta F1$ négatif, se serait donc enrichi en espèces d'étages inférieurs. En revanche, la flore de ce groupe n'a pas connu d'évolution significative le long d'un gradient trophique.

2.6.4.4 Un signal d'eutrophisation concerne les formations résineuses montagnardes

Le groupe formé des relevés 601 à 706, donc d'un ensemble de formations résineuses d'altitude modérées, possède un $\Delta F2$ positif traduisant l'enrichissement de ces formations en nitro-nitroclines. Ce groupe n'est en revanche pas marqué par des mouvements d'espèces en altitude.

2.6.5 Apports de l'utilisation de valeurs indicatrices

Ces tendances établies peuvent être mises en lien avec l'utilisation de valeurs indicatrices (Ellenberg *et al.*, 1992 ; Gégout *et al.*, 2005). Il est possible, pour chacune des relevés étudiés, de calculer une moyenne pour chacune des valeurs indicatrices considérées. Répéter cette opération sur chacun des deux jeux de relevés, permet d'étudier une variation temporelle de ces valeurs en considérant les paires de relevés homologues. Sauf mention contraire, les tests utilisés ici sont des tests de Wilcoxon signés.

2.6.5.1 Tendances globales

Deux tendances significatives se dégagent (fig. 14) :

- Une augmentation nette de la valeur N d'Ellenberg moyenne (+ 0,5885 ; test t ; $t = 4,6869$; $df = 46$; $P = 0$) Ce résultat corrobore le mouvement moyen significatif des relevés vers le pôle eutrophe de l'analyse ($\Delta F2$ moyen positif).

- Une légère augmentation de la valeur F d'Ellenberg moyenne (+ 0,0891 ; test t ; $t = 2,4699$; $df = 46$; $P = 0,0173$). Ceci indiquerait une évolution globale de la flore de l'échantillon vers un pôle plus hygrophile, qui pourrait traduire une humidification du climat pour les relevés considérés.

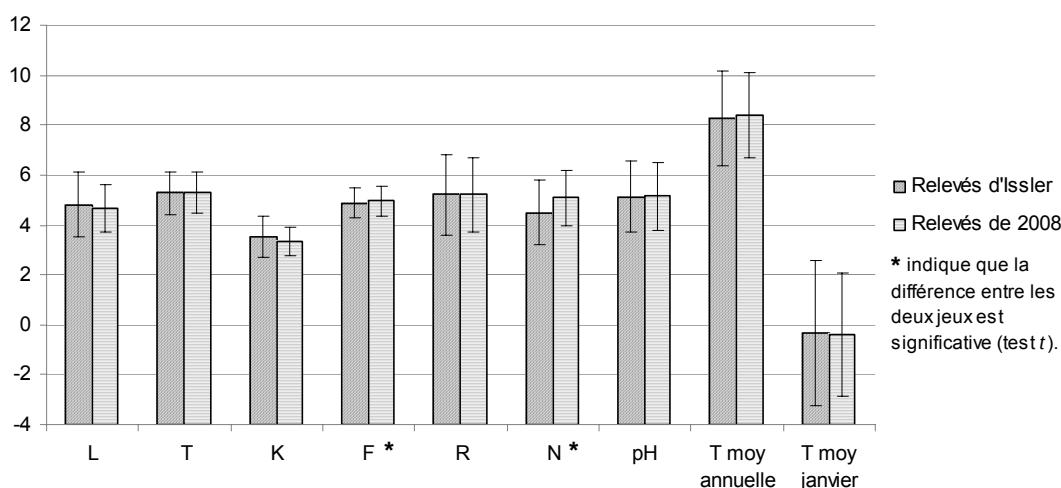


Fig. 14 – Évolution de quelques valeurs indicatrices moyennes pour l'ensemble des relevés étudiés.

2.6.5.2 Formations d'altitude

Il s'agit du groupe des relevés 704 à 714, étudié dans la partie précédente (cf. fig. 15 et 16).

La remontée d'espèces de plus basses altitudes évoquée pour ce groupe serait à mettre en lien avec une augmentation significative des températures annuelles (+ 0,35 °C en moyenne, $n = 9$; $V = 41$; $P = 0,0273$). Une diminution significative de l'indice de De Martonne moyen est également constatée (- 7,7809 ; $V = 0$, $n = 9$, $P = 0,0039$) mais comme aucune variation de valeur indicatrice d'humidité n'est significative cette évolution pourrait être le seul fait de l'augmentation nette des températures mise en évidence. Une augmentation significative du ratio C/N est également constatée (+ 2,8380 ; $n = 9$; $V = 43$; $P = 0,0117$). Ce signal traduirait une acidification de la flore des relevés du groupe, qui n'était pourtant pas ressortie de façon significative lors de l'étude des déplacements le long de l'axe F2 de l'AFC.

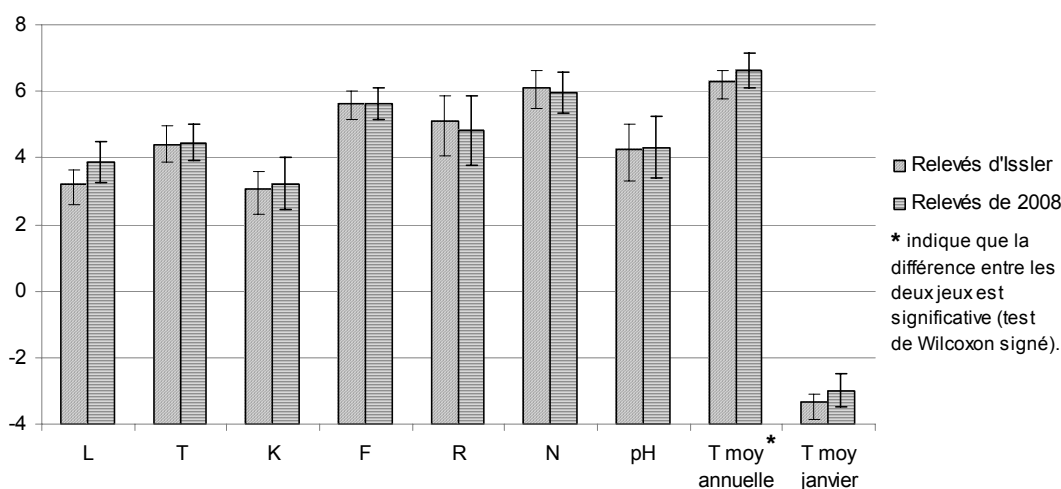


Fig. 15 – Évolution de quelques valeurs indicatrices moyennes pour les relevés 704 à 714

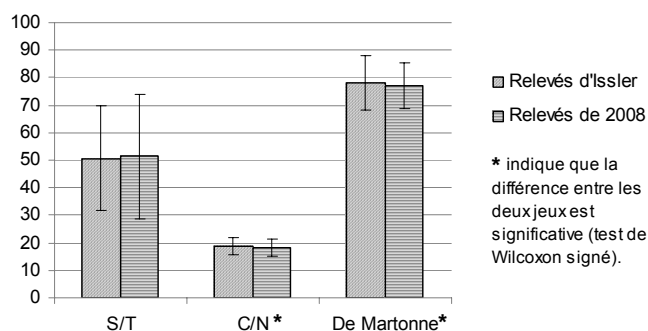


Fig. 16 – Évolution du S/T, du C/N et de l'indice de De Martonne moyens pour les relevés 704 à 714 (formations montagnardes).

2.6.5.3 Formations de plaine

L'ensemble des formations feuillues de plaines (chênaies charmaies, charmaies et chênaies, c'est-à-dire les relevés 302 à 416) se caractérise par une augmentation significative de la valeur F d'Ellenberg (+ 0,1468 ; $n = 22$; $V = 213$; $P = 0,0037$). En parallèle, on observe une baisse significative des températures moyennes de janvier ($- 0,58$ °C ; $n = 22$; $V = 52$; $P = 0,0141$) – cf. fig. 17.

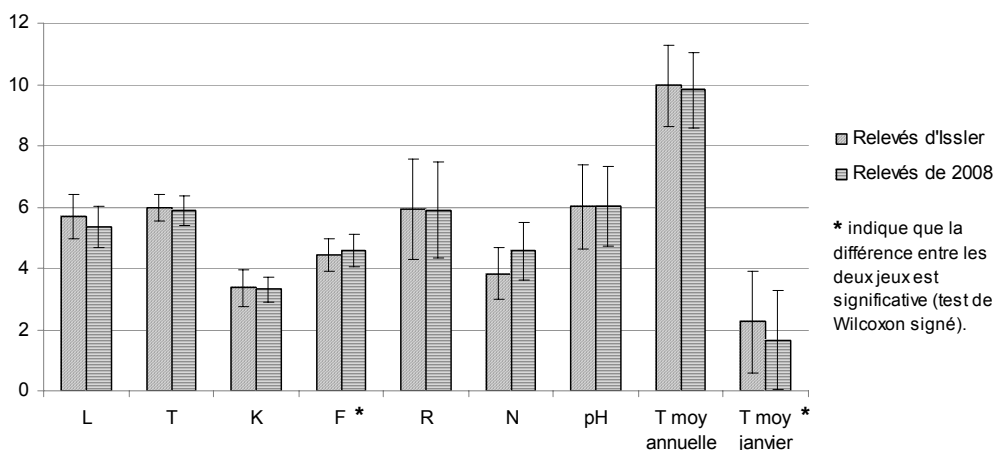


Fig. 17 – Évolution de quelques valeurs indicatrices moyennes pour les relevés 302 à 416 (formations feuillues de plaine).

Concernant le groupe des charmaies (relevés 302 à 313, voir fig. 18) plus particulièrement, on constate une diminution significative de la valeur K d'Ellenberg ($- 0,5147$; $n = 6$; $V = 0$; $P = 0,0312$). Ceci peut être interprété comme une atlantisation de la flore de ces formations. Rappelons que celles-ci, essentiellement concentrées dans la poche d'irradiation de Colmar, font partie des types forestiers d'Alsace à tonalité continentale la plus affirmée.

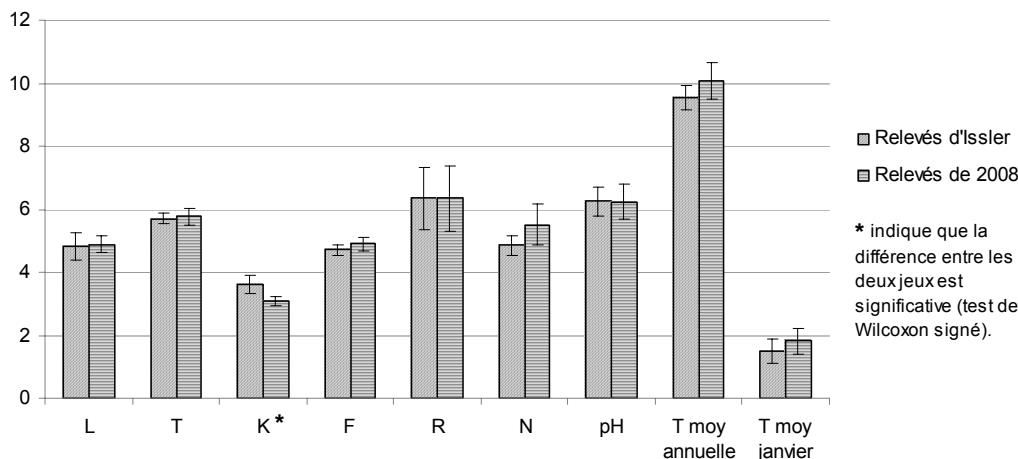


Fig. 18 – Évolution de quelques valeurs indicatrices moyennes pour les relevés 302 à 313 (charmaies et chênaies charmaies)

En revanche, dans les chênaies sessiliflores (relevés 408 à 416, voir fig. 19 et 20), cette valeur indicatrice montre une hausse significative, du même ordre de grandeur (+ 0,4060 ; $n = 9$; $V = 44$; $P = 0,0078$). Cet élément irait donc dans le sens d'une continentalisation de la flore de ces chênaies.

Nous pouvons également mettre en évidence une eutrophisation des chênaies sessiliflores *via* à la fois une baisse significative du ratio C/N (- 4,5641 ; $n = 9$; $V = 2$; $P = 0,0117$) et une augmentation de la valeur N d'Ellenberg (+ 1,1487 ; $n = 9$; $V = 43$; $P = 0,0117$). Ces deux résultats vont dans le sens de l'eutrophisation de la flore de ces chênaies, montrée suite à l'étude du déplacement de ce groupe sur l'axe factoriel F2. (§ 2.6.2.4.).

Soulignons également qu'aucune variable indicatrice n'a montré de variation significative concernant le groupe des chênaies pubescentes.

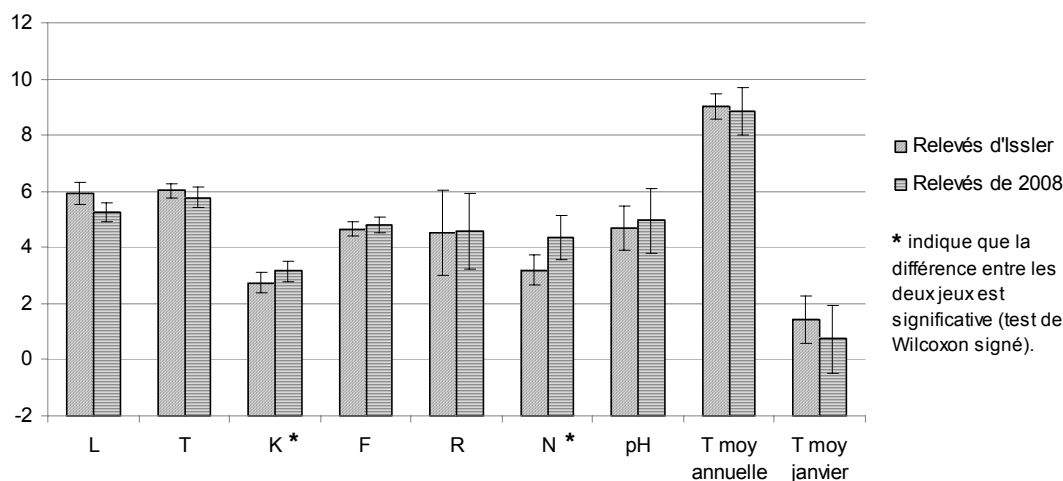


Fig. 19 – Évolution de quelques valeurs indicatrices moyennes pour les relevés 408 à 416 (chênaies sessiliflores).

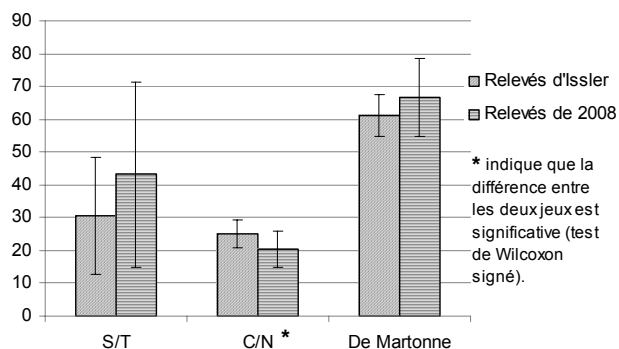


Fig. 20 – Évolution du S/T, du C/N et de l'indice de De Martonne moyens pour les relevés 408 à 416 (chênaies sessiliflores).

2.6.5.4 De l'intérêt de l'usage des valeurs indicatrices

L'introduction des valeurs indicatrices classiques à cet endroit de la démarche apporte des éléments supplémentaires non négligeables pour la discussion et l'affinement des résultats issus de l'AFCVI.

Dans l'ensemble, ces derniers se sont trouvés corroborés par la comparaison des valeurs indicatrices moyennes entre les deux jeux de relevés. En admettant leur validité dans le contexte de la présente étude, alors cela consolide les résultats obtenus suite à l'AFCVI et l'interprétation qui en avait été faite.

2.6.6 Bilan des apparitions et des disparitions

Le nombre d'espèces moyen trouvé par Issler dans les relevés étudiés est de 37, contre 32 au sein des relevés de 2008. Cette différence est significative (test t , $t = -2,58$; $n = 47$; $df = 46$; $P = 0,01$). En moyenne, moins d'espèces ont donc été rencontrées lors de la campagne de terrain de 2008.

Remarque : à ce titre, des indices de diversité auraient pu être utilisés – bien que leur emploi soit parfois contesté. L'indice de Shannon en particulier, peut être calculé à partir du tableau de relevés phytosociologiques en considérant des pourcentages de recouvrement moyen.

Mais leur mise en œuvre nécessite la connaissance du recouvrement total de la végétation, or celui-ci n'a pas été rapporté par Issler. Cette étude n'a donc pu être menée.

Cette baisse significative du nombre d'espèces rencontrées résulte du bilan d'apparitions d'une part, et d'espèces non retrouvées d'autre part (les listes correspondantes figurent en annexes 6 et 7).

Une autre hypothèse peut être soulevée pour tenter d'expliquer cette observation : il a été mentionné qu'Issler retournait plusieurs fois sur ses relevés. Ceci lui permettait de prendre plusieurs phénophases en compte, aspect qui n'a pas pu être correctement appréhendé lors du présent travail compte tenu de l'étalement de la phase de terrain entre mai et mi-juillet 2008.

L'étude de ces listes d'espèces à la lumière d'informations les concernant permettrait de déterminer ce qui les caractérise. Ceci s'impose également car il importe de comprendre les raisons de cette apparente baisse de diversité.

Ceci souligne donc la nécessité de pouvoir disposer d'informations permettant de caractériser chaque espèce.

Troisième partie – Apports de la chorologie. Vers des espèces « à suivre »...

« Chaque solution amène de nouveaux problèmes »
– Edward Aloysius Murphy Jr.

La chorologie est la science qui étudie la répartition des êtres vivants, l'histoire de cette répartition et les facteurs et modalités mis en cause (Rameau, 1985 ; Da Lage et Métailié, 2005).

La connaissance de la chorologie pourrait aider à :

- connaître le comportement des groupes biogéographiques dans l'étude diachronique ;
- déterminer et caractériser des espèces sensibles qui ont connu le plus de mouvements dans l'analyse, selon leurs affinités bioclimatiques et biogéographiques. Si ces mouvements peuvent être attribués aux changements globaux, ces espèces seront alors appelées des marqueurs floristiques des changements climatiques.

3.1 Pourquoi la chorologie ?

L'étude de la végétation d'une région montre que les aires de répartition des espèces présentes possèdent des centres de gravités différents, traduisant des cortèges floristiques différents (Rameau, 1985 ; Rameau *et al.*, 1989). La végétation d'une région n'est presque jamais composée d'un cortège floristique à l'état pur (Ozenda, 1982). Comme il a déjà été souligné, la flore de l'Alsace présente des influences variées, par exemple atlantiques, montagnardes, méditerranéennes, ou encore médio-européennes (Issler, 1932 ; Ochsenbein, 1977 ; Gagnieu, 1965 *in* Issler *et al.*, 1982 ; Sell *et al.*, 1998).

Préciser les éléments chorologiques auxquels appartiennent différents taxons permet de synthétiser les conditions écologiques auxquelles ceux-ci sont adaptés. Par extension, il est ainsi possible de cibler des taxons ou des groupements floristiques marginaux, azonaux, considérés comme relictuels d'influences écologiques anciennes pour l'Alsace.

Ceci permet également de cibler des taxons trop répandus, cosmopolites, et dont l'aire de répartition, trop vaste, ne permettrait *a priori* pas de dégager d'en observer des variations.

Bien que parfois empreints de subjectivisme dans leur attribution, les qualificatifs chorologiques se placent tous dans un référentiel commun. Ils permettent d'appréhender des caractéristiques bioclimatiques optimales pour la plante. De simples informations sur la fréquence, l'abondance, ou le degré de rareté sont souvent beaucoup plus subjectives encore, et surtout variables d'une région à une autre (et d'un point de vue à un autre).

3.2 Bâtir une base chorologique

3.2.1 Plusieurs sources de données chorologiques

Nous choisissons donc de rattacher chacun des taxons impliqués dans l'analyse diachronique à un cortège chorologique.

L'attribution d'une espèce à un cortège déterminé est souvent délicate. Les opinions varient selon les auteurs et l'homme a étendu volontairement l'aire de certaines espèces à des dates plus ou moins récentes (Rameau *et al.*, 1989). Les qualificatifs chorologiques sont donc susceptibles de différer selon les flores utilisées. Afin de minimiser cette variabilité entre sources, nous choisissons de rechercher et de comparer cette information à partir de différents ouvrages :

- La *flore forestière française* (Rameau *et al.*, 1989 ; Rameau *et al.*, 1993). L'utilisation des deux tomes a permis de maximiser le nombre de données recueillies. Bien que seules les espèces inféodées aux milieux forestiers y soient traitées, les informations chorologiques qui y figurent sont définies dans

l'introduction de l'ouvrage. Ceci permet de revenir à la définition en cas de litige avec d'autres sources. Il existe également, un document plus complet consacré à la chorologie (Rameau, 1985). Chaque cortège y est défini et des exemples sont donnés.

— La *Flore d'Alsace*, deuxième édition (Issler et al., 1982). Nous avons considéré cette flore comme incontournable car la seule explicitement consacrée à la région Alsace. Rédigée et publiée par la Société d'étude de la flore d'Alsace en 1965, actualisée en 1982, elle est fondée sur les travaux d'Émile Issler, Eugène Loyson et Émile Walter. On déplorera néanmoins que les termes chorologiques employés ne soient pas précisés ou définis dans l'ouvrage.

— L'Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France (*Baseflor*) de Philippe Julve (Julve, 1998). Le champ « chorologie » comprend, d'après l'auteur, « *une nomenclature en partie originale et harmonisée sur l'ensemble de la base. Il a été renseigné à partir des cartes de l'Atlas Flora Europaea [...], des cartes de l'Atlas partiel de la flore de France de Dupont, des cartes mondiales de Meusel et al. et des données des flores classiques (Coste, Fournier, Oberdorfer, Lambinon et al., etc.)* » (Julve, 1998). Un avantage net de cette source est qu'elle est déjà numérisée. Ainsi, l'information chorologique peut y être récupérée par une simple jonction de bases de données, sur le code BDNFF v. 4.02 (Kerguelen et Bock, 2005) et *via* une correspondance (Milcent, 2005) avec le code du CIFF utilisé dans Sophy. Bien que conçue pour la version 3.02 du code BDNFF, cette correspondance fonctionne aussi pour la version 4.02 (Milcent, comm. pers.).

Il aurait pu être intéressant d'intégrer les informations d'autres flores. Ceci n'a pas été fait car nous estimons que de disposer de trois sources différentes permettra déjà de bien dégager des consensus quant à la chorologie d'un certain nombre de taxons. En cas d'ambiguïté, au cas par cas, nous nous sommes alors référés à d'autres ouvrages : des flores générales (Guinochet et de Vilmorin, 1973 ; Oberdorfer, 1990) ou consacrées à un groupe taxonomique particulier (Prelli et Boudrie, 2001 pour les Filicophytes ; Engel et Mathé, 2002 et Delforge, 2005 pour les orchidées), ainsi que des ouvrages spécialisés en chorologie (Diels et al., 1926 ; 1930 ; 1933 ; Meusel et al., 1978 ; Rameau, 1985 ; Dupont, 1990). Nous avons également tenu compte des indications de botanistes et scientifiques rencontrés (en particulier : Richard Boeuf, Roland Carbiener, Loïc Duchamp, Jean-Pierre Reduron, Serge Muller.)

3.2.2 Hétérogénéité des informations chorologiques

Après comparaison des différentes indications chorologiques pour chaque taxon se pose le problème de leur homogénéité – ou plutôt, de leur non-homogénéité. Il a été souligné que l'attribution d'un taxon à un cortège varie souvent selon l'auteur et le contexte. L'utilisation de trois sources a permis de mettre en exergue des différences considérables par taxon. Remarquons notamment que :

(1) tous les auteurs n'utilisent pas les mêmes noms de cortèges. Certains semblent même propres à tel ou tel auteur !

(2) Tous les auteurs n'utilisent pas les mêmes noms de cortèges pour désigner les mêmes choses ! Ceci se constate empiriquement en manipulant un peu la base chorologique ainsi constituée, et peut se vérifier aisément en utilisant des indicateurs de similarité. Le calcul de l'index de Jaccard (non détaillé), qui donne la proportion d'espèces communes entre deux groupes établis. Ainsi, deux auteurs différents peuvent désigner par la même appellation chorologique des groupes qui n'ont généralement que 10 à 30 % d'espèces en commun.

Du fait de cette disparité, rechercher les taxons pour lesquels les différentes sources convergent, de façon linéaire, ne suffit pas puisque cela n'en concerne que trop peu !

Il nous est apparu nécessaire de bâtir un référentiel chorologique adapté aux besoins de l'étude, c'est-à-dire suffisamment rigoureux pour ne pas perdre d'informations par des simplifications abusives et suffisamment simple pour être opérationnel. Rappelons que nous utilisons ces qualificatifs chorologiques parce qu'ils reflètent des caractéristiques bioclimatiques optimales pour les différents taxons considérés. Nous chercherons donc à bâtir un système « bioclimatiquement homogène ».

Il faut donc partir d'une base. Nous choisissons d'utiliser les cortèges définis par Rameau. L'auteur les a clairement définis, géographiquement et climatiquement, et a donné quelques taxons s'y rattachant (Rameau, 1985 ; Rameau *et al.*, 1993). Il conviendra ensuite de voir dans quelle mesure les autres cortèges définis par différents auteurs peuvent s'y rattacher en termes d'informations bioclimatiques.

3.2.3 Adoption d'un référentiel chorologique simple et fonctionnel

Les définitions des modalités chorologiques adoptées dans le cadre de l'étude (en gras) ont été travaillées et comparées à la lumière des ouvrages suivants : Rameau (1985) ; Oberdorfer (1990) ; Da Lage et Métaillé (2005).

(1) Espèces cosmopolites et **subcosmopolites** : nous choisissons de regrouper ces deux termes sous une acceptation similaire, bien qu'ils ne soient pas strictement synonymes – le terme « subcosmopolite » traduisant un caractère « cosmopolite à lacunes » de l'aire de répartition. Exemple : *Urtica dioica* ou *Pteridium aquilinum*.

(2) Élément **circumboréal** qui fait référence à tout élément propre à l'ensemble de la zone tempérée froide de l'hémisphère nord (Da Lage et Métaillé, 2005). Le terme « holarctique » fait référence au territoire floristique situé au nord du tropique du Cancer. Nous retiendrons également ces deux termes sous une même acceptation. Exemples : *Circaea lutetiana*, *Vaccinium myrtillus*, *Athyrium filix-femina*.

(3) Élément arctique comprenant les arcticoalpines. *A posteriori* trop peu d'arcticoalpines sont concernées dans cette étude et nous les rattacherons donc aux subboréales afin d'éviter de créer un groupuscule de trop petit effectif.

(4) Élément **eurosibérien** élevé au rang de région dans les classifications biogéographiques, elle est normalement partie de l'empire holarctique. Nous traitons les deux termes sur le même rang. La différence que nous voulons mettre en exergue est le fait que les éléments holarctiques désignent ceux se trouvant dans toute la région tempérée froide de l'hémisphère nord, tandis que les eurosibériennes sont propres à l'Europe et à l'ouest de la Sibérie. On y distingue classiquement plusieurs sous-divisions :

- (4.1. Boréales : dont l'aire principale occupe la zone septentrionale de l'Eurosibérie. Les boréomontagnardes sont confinées en territoires montagneux et froids. Cet ensemble en regroupe deux autres que nous séparons ici : les orophytes et les **subboréales** typiques des régions septentrionales tempérées ; on y rattachera les nord-européennes (qui réfère aux régions septentrionales non arctiques). Exemples : *Picea abies*, *Orthilia secunda*, *Saxifraga stellaris*.
- (4.2. **Eurasiatiques**, réparties dans toute l'Europe tempérée, pénétrant parfois au delà de l'Oural. Exemples : *Filipendula ulmaria*, *Geum urbanum*, *Lonicera xylosteum*.
- (4.3. Atlantiques, réparties dans l'ouest de l'Europe tempérée, où elles recherchent principalement des hivers modérés. Les euatlantiques (atlantiques strictes) ne sont pas concernées par notre étude. Cet élément chorologique sera représenté par les **subatlantiques** auxquelles on rattachera les ouest-européennes et les subocéaniques (synonyme à l'échelle de l'Europe). Exemples : *Quercus robur*, *Genista pilosa*, *Hypericum pulchrum*.
- (4.4. **Supraméditerranéennes**, propres aux montagnes méditerranéennes. Exemples : *Amelanchier ovalis*, *Colutea arborescens*, *Buxus sempervirens*.
- (4.5. **Balkanopontiques** (aussi appelées sarmatiques ou pannoniques), relatives au secteur est-européen méridional, de l'est du bassin danubien depuis la Hongrie, jusqu'à la dépression aralo-caspienne. Exemples : *Achillea nobilis*, *Staphyllea pinnata*.

(4.6. **Médioeuropéennes** (centroeuropéennes) propres à un secteur à tonalité subcontinentale marquée, s'étendant de la plaine d'Alsace aux pays baltes, avec les Alpes comme limite sud. Les espèces peuvent pénétrer assez loin dans la plaine Russe. Exemples : *Asarum europaeum*, *Luzula luzuloides*, *Viola mirabilis*.

(4.7. Les **orophytes** sont les plantes montagnardes européennes. Les alpines et périalpines seront envisagées comme des cas particuliers d'orophytes. Exemples : *Abies alba*, *Arucus dioicus*, *Cicerbita alpina*.

(5) Élément méditerranéen : les méditerranéennes strictes ne sont pas impliquées dans la présente étude. Seules les méditerranéennes larges (euryméditerranéennes) qui seront retenues au sens de **subméditerranéennes** (bien que ça ne soit pas rigoureusement exact, mais comme le présent travail ne prend pas place en dition méditerranéenne *sensu stricto* cette approche est considérée comme acceptable). Il fait référence aux éléments d'origine méditerranéenne ayant tendance à s'étendre vers le nord et l'ouest. Exemples : *Quercus pubescens*, *Stachys recta*, *Cephalanthera rubra*.

(6) Élément **méditerranéoatlantique** correspond aux territoires bordant la Méditerranée nord-occidentale et la facade sud-ouest de l'Europe (Da Lage et Métailié, 2005). Exemples : *Anthericum liliago*, *Ilex aquifolium*, *Orchis simia*, *Daphne laureola*.

Mais la réalité n'est pas toujours aussi nette et il est souvent difficile d'attribuer un unique qualificatif à un taxon donné, surtout lorsque les sources bibliographiques divergent ou lorsque ce taxon se trouve à la transition de deux cortèges bien définis. C'est pourquoi jusqu'à deux qualificatifs seront parfois attribués à un taxon.

3.2.4 **Prise en compte de la position en limite d'aire**

Constater qu'un gradient écologique est discriminant dans la structuration d'une population nécessite d'appréhender ce gradient de la façon la plus large possible, c'est à dire dans sa plus grande amplitude et avec ses limites. C'est ainsi que les effets structurants des gradients écologiques se font le mieux ressentir.

Au cœur de l'aire de répartition, la distribution de l'espèce est quasi-homogène. Il est par conséquent difficile de trouver des gradients écologiques discriminants pour étudier sa distribution. D'où l'intérêt de prendre en compte la limite d'aire de répartition, ou, parfois, de considérer des stations relictuelles : il est plus facile d'observer des variations de la répartition d'une espèce lorsque sa dynamique est étudiée en limite de son aire.

La traduction « statistique » de cette assertion « écologique » est la nécessaire non-homogénéité de la distribution de l'espèce considérée à l'échelle de la zone d'étude.

Si variation des gradients écologiques il y a, alors tout porte à croire que c'est d'abord aux valeurs extrêmes que cela va se faire ressentir, soit, en limite d'aire de répartition. Aussi, il conviendra de cibler les espèces dont la limite d'aire se trouve en Alsace. Pour juger si une espèce se trouve en limite d'aire de répartition en Alsace nous avons utilisé les sources déjà indiquées au § 3.2.1.

3.3 **Comportement des différents groupes biogéographiques dans l'étude diachronique.**

3.3.1 **Première approche.**

Reprenons une partie des résultats de notre AFCVI : les coordonnées factorielles des espèces prises en compte. Il est maintenant possible d'attribuer à chaque espèce un cortège chorologique. Nous montrons alors que le facteur chorologique (détaillées en tabl. 7), explique significativement les valeurs de l'axe F1 (ANOVA à un facteur, $F = 5,8534$; $n = 229$; $df = 16$; $P = 1,64.10^{-10}$) mais pas sur celles de l'axe F2 ($F = 0,8811$; $n = 229$; $df = 16$; $P = 0,5917$). Il convient alors de rechercher quelles différences entre modalités sont significatives.

3.3.2 Répartition des groupes chorologiques dans les plans factoriels

Considérons la base de l'AFCVI utilisée pour l'analyse diachronique, c'est-à-dire le tableau floristique des relevés d'Issler utilisant les espèces communes aux deux jeux de relevés.

Dans la base de coordonnées factorielles issues de l'AFC sur ce tableau, base déjà connue et étudiée (§ 2.6.2.), nous projetons, en variables instrumentales, le spectre chorologique du jeu de relevés d'Issler. On appelle spectre chorologique le tableau à double entrée où figurent les espèces et les modalités chorologiques (décrites en § 3.2.3.), chaque espèce entrant dans une et une seule modalité – on obtient ainsi un tableau entièrement constitué de 0 et de 1 que l'on peut projeter comme variables instrumentales dans une AFC. La projection de ces modalités dans le plan F1-F2 de l'AFC est présentée en fig. 21 et 22.

Il est alors possible d'extraire les coordonnées factorielles et les contributions de chaque modalité chorologique et effectuer les opérations classiques : calcul de déplacements, recherches de modalités structurant le nuage de points, etc.

abréviation	modalité chorologique	abréviation	modalité chorologique
A	subatlantique	M	subméditerranéenne
AM	subatlantique subméditerranéenne	MA	méditerranéoatlantique
B	Subboréale	MB	subméditerranéenne balkanopontique
BP	balkanopontique	ME	médioeuropéenne
CB	circumboréale	MME	subméditerranéenne médioeuropéenne
ER	Eurasiatique	O	orophyte
EU	Européenne	OM	supraméditerranéenne
EU_BP	Européenne balkanopontique	sMA	subméditerranéenne subatlantique
EU_ME	Européenne médioeuropéenne		

Tabl. 7 – Modalités chorologiques et symboles utilisés

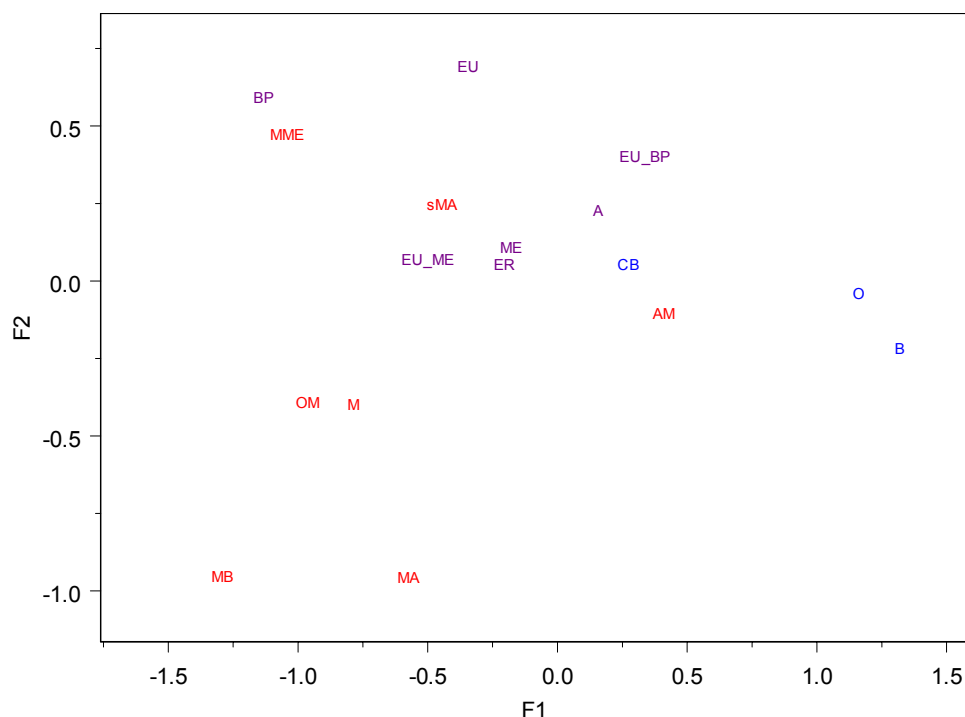


Fig. 21 – Projection des modalités chorologiques dans le plan F1-F2 de l'AFC. En rouge : cortèges à affinités subméditerranéennes ; en bleu, boréomontagnardes. Légende : voir tabl. 7.

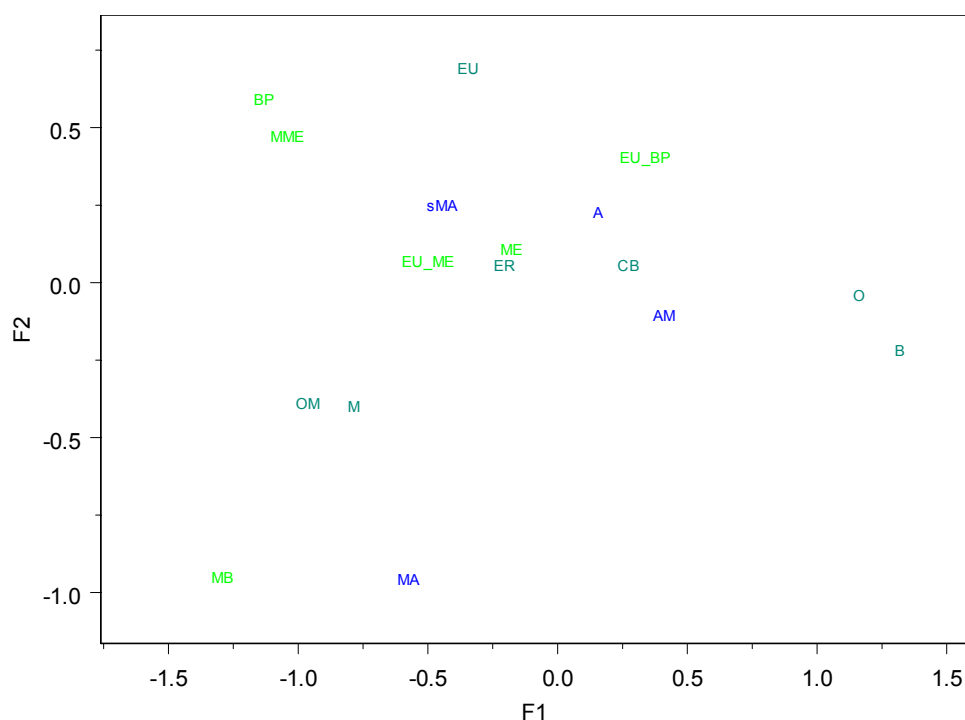


Fig. 22 – Projection des modalités chorologiques dans le plan F1-F2 de l'AFC. En vert : cortèges à affinités continentales ; en bleu, subatlantiques. Légende : voir tabl. 7.

Des premières considérations peuvent être faites sur les positions des groupes chorologiques le long de l'axe F1. C'est ici que le fait d'avoir distingué des formes de transition entre les cortèges prend toute son importance puisqu'il permet de mieux cibler de grands ensembles et leurs transitions éventuelles.

Ainsi, on distingue, du côté négatif de l'axe F1, un ensemble à tonalité subméditerranéenne, qui laisse la place à un ensemble à tonalité subatlantique, assez bien centré autour de l'origine de l'axe. Puis, dans les valeurs les plus élevées, ce dernier cède le pas aux circumboréales, subboréales et orophytes.

Cette observation s'interprète assez bien avec le gradient conjoint d'altitude et de température qui explique très fortement l'axe F1 (§ 2.6.2.2.). En effet, les espèces à affinités subméditerranéennes ont été principalement rencontrées sur les collines sèches (chênaies pubescentes et sessiliflores notamment) qui sont des formations d'assez basse altitude comparativement aux autres. Les sapinières et autres formations montagnardes sont en revanche riches en orophytes et en borémontagnardes. Il est intéressant de constater que les plantes eurasiatiques se trouvent assez proches de l'origine du repère. Enfin, les formations à affinités continentales (médioeuropéennes et balkanopontiques notamment) sont assez mal discriminées selon l'axe F1. Elles se retrouvent grossièrement mêlées aux autres formations – à l'exception, sans surprise véritable, des orophytes, tant les formations d'altitudes sont relativement pauvres en taxons à affinités continentales. On notera toutefois l'existence d'un groupe assez concentré de cortèges possédant la double affinité continentale et subméditerranéenne dans les parties très négatives de l'axe. On pourrait y voir un lien avec la richesse relativement plus importante de ces plantes dans la poche d'irradiation de Colmar, typique d'un climat assez continental, où se trouvent les relevés les plus bas en altitude parmi ceux étudiés.

Un gradient global de modalités chorologiques peut donc être observé le long de l'axe F1. De plus, avait été mentionné le fait que la chorologie expliquait significativement cet axe. L'examen des différences entre les modalités chorologiques prises deux à deux montre que ce sont principalement les subboréales et les circumboréales puis, dans une moindre mesure, les subatlantiques et les subatlantiques subméditerranéennes, qui se démarquent le plus des autres. Ce seraient donc principalement ces modalités qui expliqueraient le fait que la chorologie est significative dans la construction de l'axe F1.

Concernant l'axe F2, il avait en revanche été montré que la chorologie n'entraînait pas de façon significative dans sa construction. En effet, l'examen des différences entre les modalités prises deux à deux révèle qu'il n'existe que deux différences significatives sur l'ensemble des combinaisons testées. De plus, il est visuellement difficile de discerner un gradient ou même une tendance dans la répartition des groupes chorologiques le long de l'axe.

3.3.3 Des mouvements de ces groupes

Compte tenu de la méthode employée pour projeter les modalités chorologiques dans la base engendrée par les axes factoriels F1 et F2, il n'est pas possible d'étudier le déplacement des groupes chorologiques selon une méthode diachronique analogue à celle employée dans la partie précédente.

Un moyen de rechercher si certains cortèges ont été favorisés ou non est de comparer le nombre total d'espèces de ce cortège dans le jeu de relevés d'Issler et celui de 2008. Le tabl. 8 présente ces comparaisons. Un nombre négatif dans la colonne « 2008-Issler » permet d'indiquer un groupe chorologique défavorisé en termes de nombres d'espèces.

Relevés d'Issler	Nombre	Relevés de 2008	Nombre	2008 – Issler
Total	325	Total	298	-27
subméditerranéenne	34	subméditerranéenne	25	-9
médioeuropéenne	19	médioeuropéenne	11	-8
supraméditerranéenne	13	supraméditerranéenne	7	-6
européenne médioeuropéenne	14	européenne médioeuropéenne	9	-5
orophyte	33	orophyte	30	-3
subboréale	6	subboréale	3	-3
subméditerranéenne médioeuropéenne	6	subméditerranéenne médioeuropéenne	3	-3
méditerranéoatlantique	6	méditerranéoatlantique	4	-2
balkanopontique	5	balkanopontique	4	-1
eurasiatique	77	eurasiatique	76	-1
européenne balkanopontique	4	européenne balkanopontique	3	-1
subméditerranéenne subatlantique	10	subméditerranéenne subatlantique	9	-1
européenne	29	européenne	29	0
subatlantique subméditerranéenne	12	subatlantique subméditerranéenne	12	0
subméditerranéenne balkanopontique	2	subméditerranéenne balkanopontique	2	0
subatlantique	25	subatlantique	26	1
cosmopolite	1	cosmopolite	5	4
circumboréale	28	circumboréale	33	5
introduite	1	introduite	7	6

Tabl. 8 – Comparaison du nombre d'espèces de chaque modalité chorologique entre les jeux de relevés d'Issler et 2008.

Une baisse globale du nombre d'espèces est ici mise en exergue. Cette baisse est en adéquation avec les résultats obtenus dans le § 2.6.6. quant à la baisse du nombre moyen d'espèces par relevés.

La modalité « introduite » a été ajoutée ici afin de mettre en évidence l'augmentation des espèces introduites ou néophytes entre les deux jeux de relevés.

Dans le tableau, les groupes ont été ordonnés selon la différence entre le nombre d'espèces figurant dans le jeu de relevés 2008 et celui du jeu de relevés d'Issler afin de souligner que :

(i) la plupart des groupes chorologiques sont en nette diminution (en lien avec la diminution globale du nombre d'espèces) et peu sont en augmentation.

(ii) quelque soit l'axe factoriel considéré, il n'y a pas vraiment d'homogénéité entre sens des déplacements et grand type de cortège (en résumant : affinités subméditerranéennes, subatlantiques, continentales, subboréales).

Les situations sont tellement contrastées entre les différents groupes chorologiques formant une même tendance qu'aucun mouvement n'est significatif. Réduire le nombre de groupes simplifierait le spectre et permettrait peut être de dégager des tendances mais cette simplification conduirait probablement à la perte d'informations et de nuances importantes (notamment par la simplification des cortèges de transition).

Cette constatation est contraire aux hypothèses que nous avons faites (§ 1.3.). Quelles explications peut-on y voir ? Soit il n'y a effectivement aucun grand cortège favorisé ou défavorisé, soit il y a bien des mouvements d'un cortège particulier, mais :

- (i) soit ceci n'est pas encore clairement décelable ;
- (ii) soit nos groupes chorologiques sont « mal calés » et ne reflètent pas les véritables affinités bioclimatiques des espèces végétales considérées.

Nous allons étudier cette dernière hypothèse en utilisant les valeurs indicatrices d'Ellenberg.

3.3.4 Et Ellenberg dans tout ça ?

Afin de tester *a posteriori* le bien-fondé de la classification chorologique adoptée – ce qui constitue une sorte de moyen de « validation » de cette classification, établie sur des critères essentiellement bibliographiques et cartographiques – nous allons mettre en jeu des valeurs indicatrices d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1992).

Ces valeurs ont été extraites de la base de Gégout *et al.* (2005) pour chacune des espèces rencontrées dans les deux jeux de relevés. Les espèces ne figurant pas dans la base n'ont pas été prises en compte dans les analyses numériques suivantes, mais elles ne sauraient cependant être occultées, nous y reviendrons (§ 3.4. en partie).

3.3.4.1 Sur le gradient de continentalité

En considérant K comme une variable qualitative de 8 modalités (concrètement, de 0 à 7 dans notre cas), il est possible de montrer que la relation entre les modalités chorologiques adoptées et les valeurs de K pour les espèces incriminées est nettement significative (ANOVA à un facteur, $F = 2,9179$; $n = 257$; $df = 17$; $P = 1,47.10^{-4}$).

Si l'on calcule le K moyen de chaque type chorologique (tabl. 9) on remarque que les groupes à affinités atlantiques et continentales sont bien isolés à chaque extrémité du gradient de cette valeur moyenne de K.

Chorologie	K(Ellenberg)
Subatlantique	2.4762
subméditerranéenne subatlantique	2.5000
subatlantique subméditerranéenne	2.5833
Cosmopolite	3.0000
Méditerranéoatlantique	3.0000
Européenne	3.3333
européenne balkano pontique	3.3333
Orophvte	3.4667
Circumboréale	3.6000
Subméditerranéenne	3.6087
Supraméditerranéenne	3.6250
Eurasiatique	3.7188
Médioeuropéenne	4.0909
Introduite	4.2500
subméditerranéenne médioeuropéenne	4.3333
européenne médioeuropéenne	4.4167
Subboréale	4.6667
subméditerranéenne balkano pontique	5.0000

Tabl. 9 – Valeurs moyennes de K (Ellenberg) pour chacun des groupes chorologiques identifiés. En vert : affinités continentales ; en bleu, affinités subatlantiques.

3.3.4.2 Sur un gradient thermique

En appliquant le même principe à la valeur T, on montre que la relation entre les modalités chorologiques et les valeurs de T pour les espèces étudiée est très nettement significative (ANOVA à un facteur, $F = 5,6418$; $n = 186$; $df = 17$; $P = 5,53.10^{-10}$). On constate que les groupes à affinités méditerranéennes et boréo-montagnardes sont bien isolés à chaque extrême du gradient de T (tabl. 8)

Afin de mieux traduire la notion de sécheresse, nous avons cherché à former une variable pouvant la refléter. Bien que la valeur F d'Ellenberg soit controversée (s'agit-il d'humidité climatique ou édaphique ?) nous avons travaillé sur le rapport F/T, fonction croissante de la sécheresse du milieu, « à la manière » d'un indice de De Martonne.

La relation entre les modalités chorologiques et les valeurs de cette variable F/T pour les espèces incriminées est très nettement significative (ANOVA à un facteur, $F = 4,4257$; $n = 165$; $df = 17$; $P = 2,53.10^{-7}$). Enfin, les groupes à affinités méditerranéennes sont bien groupés vers les faibles valeurs de cette variable, tandis que les boréomontagnardes sont cantonnées aux plus fortes valeurs (tabl. 11).

Chorologie	T(Ellenberg)	Chorologie	F/T
Subboréale	3.5000	subméditerranéenne balkanopontique	0.3333
OrophYTE	4.0000	Supraméditerranéenne	0.5411
Circumboréale	4.2500	Méditerranéoatlantique	0.6154
Cosmopolite	5.0000	subméditerranéenne subatlantique	0.6774
Eurasiatique	5.1026	Subméditerranéenne	0.6822
Subatlantique	5.1667	Introduite	0.7125
Européenne	5.2143	subméditerranéenne médioeuropéenne	0.7368
euro péenne médioeuropéenne	5.3333	Médioeuropéenne	0.8485
subatlantique subméditerranéenne	5.4000	euro péenne médioeuropéenne	0.8750
Médioeuropéenne	5.5000	Européenne	0.9349
Subméditerranéenne	5.8636	euro péenne balkanopontique	0.9444
euro péenne balkanopontique	6.0000	Subatlantique	0.9779
subméditerranéenne balkanopontique	6.0000	Eurasiatique	0.9799
subméditerranéenne subatlantique	6.2000	subatlantique subméditerranéenne	1.0926
subméditerranéenne médioeuropéenne	6.3333	Cosmopolite	1.1500
Méditerranéoatlantique	6.5000	Circumboréale	1.2513
Supraméditerranéenne	6.6000	OrophYTE	1.3571
Introduite	6.6667	Subboréale	1.4286

Tabl. 10 – Valeurs moyennes de T (Ellenberg) pour chacun des groupes chorologiques identifiés. En rouge : affinités subméditerranéennes ; en gris, boréomontagnardes.

Tabl. 11 – Valeurs moyennes de F/T (Ellenberg) pour chacun des groupes chorologiques identifiés. En rouge : affinités subméditerranéennes ; en gris, boréomontagnardes.

3.3.4.3 Tout ça pour quoi ?

Pour dire que vu la relation remarquablement forte qui lie les groupes chorologiques et les variables indicatrices d'Ellenberg, nous pouvons considérer ces groupes comme fiables si on suppose que les valeurs d'Ellenberg sont également fiables dans le contexte de l'étude. Ceci posé, l'hypothèse que les groupes chorologiques soient mal fondés est plus difficilement concevable.

Il a toutefois été évoqué qu'un certain nombre d'espèces n'ont pas pu être prises en compte à chaque manipulation impliquant les valeurs d'Ellenberg. Certains taxons, par leur rareté ou leur absence de la dition où ce dernier travaillait, n'ont pas été étudiés. Ceci pourrait avoir entraîné un biais dans l'analyse menée. L'examen, pour chaque valeur indicatrice, de la liste des taxons ainsi occultés et du spectre chorologique correspondant, montre que cela en concerne un nombre assez important, dont une proportion se trouve à un extrême ou à l'autre du gradient écologique étudié (tabl. 12)

Considérations sur ...	Nombre de taxons non renseignés	Dont, parmi ces non-renseignés...		
		Taxons à un extrême du gradient	Taxons à l'autre extrême	Total
K	137 (35%)	Continental : 17%	Subatlantique : 12%	29%
T	208 (53%)	Subméditerranéen : 18%	Boréomontagnard : 22%	40%
F/T	229 (58%)	Subméditerranéen : 17%	Boréomontagnard : 22%	39 %

Tabl. 12 – Importance des taxons sans valeur d'Ellenberg dans l'étude des cortèges chorologiques.

3.4 Apparitions et disparitions à la lumière de la biogéographie.

Les listes d'espèces apparues ou non retrouvées peuvent être étudiées plus en détail à la lumière de la biogéographie. Ajoindre des informations chorologiques et autécologiques à chacun des taxons concernés (via les valeurs indicatrices d'Ellenberg et celles issues d'Ecoplant, Gégout *et al.*, 2005) pourrait nous permettre de dégager les traits des espèces qui ont pu être favorisées ou défavorisées à l'échelle du siècle passé.

Pour cela nous travaillerons sur quatre tableaux : espèces apparues, disparues, ayant fortement régressé ou en forte expansion. Dans les trois derniers cas : pour un cortège donné, ce n'est pas l'effectif brut d'espèces concernées qui sera considéré mais son rapport au nombre total d'espèces de ce cortège présent au départ dans les relevés d'Issler.

3.4.1 Apparitions

L'observation du tableau récapitulatif de la chorologie des espèces apparues (tabl. 13) souligne que les eurasiatiques et européennes sont nettement favorisées. Viennent en second plan les subatlantiques et les subméditerranéennes. Parmi elles, citons *Cephalanthera rubra* (relevés 407, 601), *Daphne laureola* (404), *Helianthemum nummularium* (407), *Campanula rapunculoides* (410). Aucune mention de *Daphne laureola* n'a été faite à Ingersheim avant 2003 (source : Brunfels), ce qui pourrait laisser à penser que cette apparition est récente. Néanmoins, cette assertion est à prendre avec précautions car il est probable qu'elle traduise également un manque d'inventaires dans cette station.

Ceci peut être rapproché de l'expansion de certaines plantes à affinités subméditerranéennes comme *Lithospermum purpureo-caeruleum*, *Viola alba* ou méditerranéoatlantiques comme *Ilex aquifolium*.

En revanche les continentales ont été très peu favorisées. Citons *Campanula trachelium* (405, 416) à affinités centre-européennes, qui n'a pas été mentionnée par Issler.

La plus grosse surprise vient d'une apparition de boréomontagnardes en fort effectif.

Espèces à affinités...	Nombre d'espèces apparues	Rapport au nombre d'espèces apparues total
Subméditerranéennes	9	12,86%
Subatlantiques	11	15,71%
Continental	3	4,29%
Boréomontagnardes	16	22,86%
Européennes	10	14,29%
Eurasiatiques	16	22,86%

Tabl. 13 – Ventilation de la chorologie parmi les espèces apparues.

Nota bene : comme il s'agit d'espèces non mentionnées par Issler, nous ne disposons pas de point de comparaison.

3.4.1.1 Nitroclines et neutroclines : l'explosion.

L'examen de cet ensemble de boréomontagnardes montre qu'il s'agit surtout de plantes mésophiles à hygrophiles, généralement neutroclines à nitroclines, donc de milieux humides plutôt riches en nutriments et en azote en particulier : *Caltha palustris*, *Polygonum bistorta*, *Ranunculus repens*, *Chelidonium majus*, *Poa trivialis*, *Circaea lutetiana*.

Ce constat peut s'étendre à l'ensemble des espèces apparues. Tous cortèges confondus, on remarque l'apparition d'un grand nombre de ces espèces, certaines étant parfois qualifiées de rudérales : *Aegopodium podagraria* (relevé 615), *Ajuga reptans* (302, 414, 610), *Alliaria petiolata* (304, 305, 312, 406, 410, 506, 606, 615), *Caltha palustris* (704, 714), *Chelidonium majus* (312, 410), *Convolvulus arvensis* (312), *Galium aparine* (406, 414, 416, 506, 606, 609, 613), *Petasites hybridus* (704), *Rumex acetosa* (402), *Urtica dioica* (406, 409, 410, 504, 606, 607, 609, 610, 613, 615, 705, 713, 714). On soulignera l'explosion de cette dernière et, dans une moindre mesure, de *Alliaria petiolata* dans tous les types de formations décrites, à des altitudes très variées.

Soulignons qu'un certain nombre de neutrophiles avaient déjà été mentionnées par Issler mais semblent avoir été rencontrées de façon plus fréquente et plus abondante dans les relevés de 2008. Ceci

concerne notamment *Geum urbanum*, *Impatiens noli-tangere*, *Glechoma hederacea*, *Ranunculus acrifolius* pour citer les exemples les plus marquants.

3.4.1.2 Néophytes

Signalons l'apparition d'une néophyte invasive : il s'agit d'*Impatiens parviflora* (607). « Apparition » car elle n'avait pas été mentionnée par Issler. Il est probable qu'il ne l'ait effectivement pas rencontrée dans son relevé, cette espèce ayant commencé à devenir invasive au début du ^{xx}^e siècle en Alsace et en Lorraine : ses premiers signalements par Émile Walter datent de 1926 (Muller, 2004), année de publication des relevés d'Issler ! Enfin, remarquons qu'il s'agit ici encore, d'une neutrophile (Rameau *et al.*, 1989).

Par ailleurs, un certain nombre d'espèces arborées ou arborescentes, introduites, se sont dispersées depuis des plantations plus ou moins proches ; c'est principalement le cas de *Aesculus hippocastanum* (413), *Cedrus atlantica* (407), *Juglans regia* (314), *Larix decidua* (609), *Pseudotsuga menziensis* (408, 409, 412, 503), *Robinia pseudoacacia* (302, 408).

3.4.1.3 Conclusion sur les apparitions

Bien qu'il y ait une légère tendance à l'apparition et à l'expansion de plantes à affinités subatlantiques et subméditerranéennes, le signal qui ressort comme étant le plus fort est l'expansion de neutrophiles et de nitrophiles, dans des milieux variés. Preuve en est de l'apparition de nombreuses circumboréales, subboréales et orophytes à fortes tendances neutrophiles. Le fait que les espèces à affinités continentales n'aient pas été favorisées au sein de l'échantillon de relevés étudié, semble assez net.

3.4.2 Disparitions

La question à étudier est ici plus ambiguë. Vu l'exhaustivité déployée par Issler dans ses relevés et le fait qu'il retournait plusieurs fois sur ses relevés, une apparition d'espèce semble sans équivoque. En revanche, une disparition remarquée dans le cadre d'un travail de six mois peut trouver deux explications :

- soit l'espèce a effectivement disparu,
- soit l'espèce est toujours présente mais n'a pas été remarquée lors de la campagne de terrain, du fait de sa « discrétion » ou du fait que l'inventaire ne s'est pas déroulé pendant sa saison de végétation ou de floraison.

Ainsi « non retrouvé » ne signifie pas forcément « disparu » !

3.4.2.1 Des espèces de milieux ouverts

Parmi les espèces mentionnées par Issler et non retrouvées, 22 peuvent être considérées comme des plantes de milieux ouverts (sources utilisées : Rameau *et al.*, 1993 ; Oberdorfer, 1990 ; Aeschmann *et al.*, 1994). Citons en particulier des plantes de lisières ou de trouées forestières (*Ajuga genevensis*, *Rosa corymbifera*), mais aussi de prairies (*Globularia punctata*, *Linum tenuifolium*), voire de dalles rocheuses (*Potentilla neumanniana*). Certaines de ces espèces absentes des relevés de 2008 (qui avaient été définies comme homogènes sur le terrain) ont été rencontrées dans des lisières ou trouées avoisinantes.

Évoquons également les plantes qui, bien que qualifiées de forestières, sont souvent mentionnées comme ayant leur optimum dans des peuplements clairs (voir en particulier les indications d'Oberdorfer, 1990). Ici encore, certaines de ces espèces absentes des relevés de 2008 ont pu être rencontrées dans le voisinage (trouées, lisières, phases pionnières). C'est en particulier le cas d'*Orchis simia* et de *Orobancha alsatica* à Sigolsheim, de *Bryonia dioica* et de *Saxifraga granulata* à l'Ortenbourg, de certaines graminées comme *Bromus erectus*, *Bromus ramosus*, *Carex pendula*, d'espèces de lisières forestières comme *Epilobium angustifolium* ou *Pteridium aquilinum*.

Deux hypothèses peuvent être soulevées pour expliquer le fait que ces espèces n'aient pas été retrouvées :

- (i) La première est liée à la méthodologie adoptée par Issler pour faire ses relevés. Bien qu'il précise sa méthode de façon assez exhaustive, on peut toujours avoir un doute quant à la mise en œuvre exacte de cette méthode. Il n'est pas à exclure qu'Issler ait eu tendance à « déborder » des 400 ou 500 m² indiqués et

avoir ainsi noté un peu toutes les espèces qu'il aurait rencontrées sur son cheminement dans les environs immédiats. Les espèces de milieux ouverts auraient été observées dans des ourlets, des lisières ou encore des trouées dans le peuplement.

(ii) Néanmoins – et cette possibilité ne doit pas non plus être occultée – cette modification de la composition floristique via un appauvrissement notable de la flore en espèces de milieux ouverts pourrait également être mis en lien avec des changements dans les pratiques de gestion silvopastorales entre l'époque d'Issler et la notre. Il se peut que de nombreux sous-bois aient été alors pâturés. Un tel mode de gestion, alliant cueillette sylvicole, pâturage extensif peut avoir garanti une certaine ouverture du peuplement forestier et ainsi favorisé des espèces de milieux ouverts. De telles perturbations extensives peuvent favoriser, dans une certaine mesure, la biodiversité du milieu et sa richesse spécifique en particulier. Pour mieux appréhender le rôle de ce facteur et l'importance de cette hypothèse dans les phénomènes observés, il est nécessaire de faire le lien entre l'histoire locale de l'occupation du sol et les modifications de flore observées. Un tel travail relève de celui d'un historien, nécessiterait de consulter des archives (à supposer que celles-ci existent) et n'a pas été entrepris ici.

L'état de nos connaissances ne permet donc pas de valider une des deux hypothèses. Mais ceci conduit à ne pas se focaliser sur la « disparition » de plantes de milieux ouverts dans le cadre de ce travail sur les évolutions climatiques. Il est également possible de voir ici une explication possible de la différence significative de richesse spécifique évoquée dans le § 2.6.6.

3.4.2.2 Certaines espèces n'ont probablement pas été remarquées

Il est fort probable qu'un certain nombre d'espèces nous ait échappé car leur période de floraison, voire de végétation, ait été disjointe de la campagne de terrain (essentiellement en mai et en juin 2008). Il s'agit bien sûr des géophytes vernaies comme *Corydalis solida*, *Leucojum vernum*, *Scilla bifolia*, dont même la partie épicée de l'appareil végétatif disparaît rapidement après la floraison.

Ceci pourrait également concerner certaines plantes à floraison tardive et qui sont :

- particulièrement discrètes hors floraison, comme certaines pyroles (exemple : *Orthilia secunda*) ;
- d'identification hasardeuse hors floraison, comme certains *Hieracium* spp.

3.4.2.3 Pas de caractérisation chorologique marquée des espèces non retrouvées

Le tabl. 14 présente la ventilation des espèces non retrouvées – hors celles qui auraient pu ne pas l'être pour les raisons mentionnées ci-dessus. La régression plutôt accrue des continentales, évoquée précédemment, n'y trouve pas confirmation. Ce sont surtout les espèces à affinités subméditerranéennes et une bonne partie des européennes qui n'ont pas été retrouvées.

Affinités	Rapport	Nombre d'espèces	Nombre total	%
Subméditerranéennes	32,65%	16	83	19,28%
Subatlantiques	14,29%	7	53	13,21%
Continental	14,29%	7	50	14,00%
Boréomontagnardes	16,33%	8	68	11,76%
Européennes	14,29%	7	47	14,89%
Eurasiatiques	18,37%	9	77	11,69%

Tabl. 14 – Ventilation de la chorologie parmi les espèces non retrouvées.

3.4.2.4 Majoritairement des plantes oligotrophes acidiphiles... et héliophiles

L'examen des valeurs indicatrices d'Ellenberg pour ces espèces non retrouvées souligne qu'il s'agit plutôt d'oligotrophes (N moyen = 2,9). L'utilisation des valeurs Ecoplant (pH moyen = 3,6 et S/T moyen = 31,5) laisse présager qu'il s'agit de plantes de milieux acides, désaturés, pauvres en nutriments. Ces caractéristiques édaphiques et trophiques seraient à être rapprochées de l'explosion des neutro-nitrophiles évoquée précédemment (§ 3.4.1.2.).

Enfin, le calcul du L moyen (6,2) montre qu'il s'agit plutôt d'hélioclines, ce qui tendrait à souligner que le facteur « espèces de milieux ouverts » évoqué a été sous-estimé.

3.4.3 Conclusion sur les apparitions et « disparitions » d'espèces

Le premier résultat qui ressort de ces considérations est que la chorologie n'apparaît pas comme étant un paramètre discriminant pour caractériser les espèces impliquées dans ces deux phases. La régression supposée des boréomontagnardes au profit des subatlantiques et des subméditerranéennes ne trouve pas ici de confirmation. La tendance chorologique la plus nette qui s'y dégage est une défavorisation des plantes du cortège continental.

Mais le résultat apparaissant le plus nettement est l'explosion des neutrophiles au détriment des oligotrophes acidiphiles (bien que ce dernier point pourrait amplement mériter des études supplémentaires). Cette évolution globale est confirmée par une augmentation hautement significative de la valeur indicatrice N d'Ellenberg pour l'ensemble des relevés (évoquée en § 2.6.5.1.).

Ces considérations trophiques semblent mieux expliquer les dynamiques d'espèces que celles sur la chorologie, tant on a pu voir que de nombreuses boréomontagnardes neutrophiles ont été favorisées – souvent mieux que des subatlantiques ou des subméditerranéennes.

La régression rapportée des espèces subatlantiques et subméditerranéennes est probablement plus « emblématique » car concerne des espèces souvent relictuelles, azonales ou « atypiques » bénéficiant d'une attention plus soutenue de la part des naturalistes et donc d'un suivi botanique plus solide.

Synthèses, discussions et perspectives.

« Prévoir, c'est toujours risqué, surtout lorsqu'il s'agit de l'avenir »
– Niels Bohr

4.1 Les résultats trouvés ici confirment :

— La remontée d'espèces en altitude en zone de montagne. Ce résultat avait été assez bien établi suite à diverses études pour la haute montagne (Grabherr *et al.*, 1994 ; Bodin, 2004 ; Dobbertin, 2005 *in* Dupouey et Bodin, 2007 ; Walther, 2005 ; Dupouey et Bodin, 2007 ; Thuiller, 2007). Mais l'impact des changements globaux sur la flore de la moyenne montagne n'avait jusqu'à une époque très récente pas été traité. Bien que Thuiller *et al.* (2005) aient suggéré qu'il puisse ne pas être négligeable, il faudra attendre 2008 (Lenoir *et al.*, 2008) pour être sérieusement étudié. La présente étude, prenant en compte une partie des forêts des hautes Vosges, a établi une telle remontée d'espèces pour les formations montagnardes et subalpines (pessières, hêtraies subalpines, certaines sapinières).

— L'eutrophisation de la flore observée à l'échelle de l'Europe occidentale (Thimonier *et al.*, 1992 ; Thimonier, 1994 ; Cluzeau *et al.*, 2001 ; Kraft *et al.*, 2003). Ce signal est apparu très nettement dans nos résultats, à la fois lors de l'analyse de données (mouvements le long d'un axe directement corrélé au pH et au rapport C/N) et lors d'études utilisant les valeurs indicatrices d'Ellenberg ou de Gégout (base Ecoplant, Gégout *et al.*, 2005). Cette eutrophisation prend l'aspect d'une forte expansion de neutrophiles de tous cortèges chorologiques à des altitudes et des étages de végétation très variées. Elle pourrait, dans certains cas, contribuer à une banalisation de la flore via l'explosion de rudérales.

4.2 De la prise en compte de la chorologie

Une telle démarche n'avait été, à notre connaissance, jusqu'ici pas entreprise. De la synthèse des observations botaniques et naturalistes ressortait une tendance de régression des boréomontagnardes au profit des subméditerranéennes et des subatlantiques. Nous avons donc voulu, par la prise en compte de la chorologie de chaque taxon impliqué dans l'analyse, vérifier ces tendances.

Le résultat de ces manipulations s'avère être peu convaincant. Dans notre cas, les espèces subatlantiques et subméditerranéennes ne s'avèrent pas favorisées et les boréomontagnardes ne régressent pas de façon significative. Seules les espèces à affinités continentales semblent avoir été plutôt défavorisées. La prise en compte d'un faible gradient de continentalité dans un des axes de l'AFCVI laisse présager une légère atlantisation de la flore des chênaies pubescentes et des formations montagnardes. Cette atlantisation pourrait être à recouper avec l'augmentation globale de l'humidité sur l'ensemble des relevés, appréhendée *via* une (petite !) augmentation significative de 0,09 sur la valeur F d'Ellenberg (évoquée en § 2.6.5.1.).

Nous jugeons cependant ce signal comme trop faible pour pouvoir le présenter comme structurant de façon majeure l'évolution de la flore d'Alsace pendant le siècle passé. Il y a néanmoins certaines plantes à affinités subméditerranéennes et subatlantiques qui ont été, il est vrai, favorisées. Mais une proportion tout à fait comparable a régressé ou n'a pas été retrouvé et nous ne sommes pas en mesure de dire si cela est lié à un changement climatique.

On peut reprocher à l'utilisation de critères qualitatifs chorologiques un certain subjectivisme (Rameau, 1985 ; Rameau *et al.*, 1993). Nous avons cherché à atténuer cet effet au maximum en confrontant des sources bibliographiques variées. De plus, nos classes ont été validées *a posteriori* en utilisant des indicateurs basés sur les valeurs d'Ellenberg.

Ces qualitatifs chorologiques traduisent ici un ensemble de facteurs climatiques favorables à telle ou telle espèce. N'oublions pas qu'il peut y avoir des cas de compensation de facteurs pouvant permettre à l'espèce à se maintenir de façon plus ou moins azonale ou relictuelle, hors de son aire climatique potentielle. Ainsi certaines aires « échappent » plus ou moins à un qualificatif chorologique. On pourra citer le cas d'*Hepatica nobilis* (voir Parent, 2006b).

4.3 Importance des changements climatiques dans les modifications de la flore

Nos travaux ont mis en évidence une évolution de la flore dans les relevés que nous avons relocalisés.

De nombreux facteurs, autres que ceux liés aux changements globaux, peuvent expliquer des modifications dans la végétation d'une région naturelle. Dupouey *et al.* (2007) en offrent un bon récapitulatif : évolution de l'acidité des pluies, des niveaux de dépôts azotés, accroissement du volume sur pied des peuplements forestiers, progression des forêts sur abandons culturels en plaine et zones de déprise agricole en montagne, intensification de la sylviculture (tassement du sol lié à une mécanisation croissante, augmentation de la densité du réseau des routes forestières...), introduction d'espèces. Nous pouvons y rajouter la gestion conservatoire. Les auteurs suggèrent que ces facteurs réunis ont très certainement jusqu'à présent joué un bien plus grand rôle que le changement climatique dans la dynamique de la végétation. À l'échelle locale et à court terme en particulier, Parmesan et Yohe (2003) soulignent que la plupart des changements biologiques sont attribuables à des changements d'utilisation du sol et par une fluctuation naturelle dans l'abondance et la distribution des espèces. Les auteurs ne précisent toutefois pas ce qu'ils entendent par les termes « échelle locale » et « court terme ».

Il semble logique que l'importance de facteurs autres que ceux liés au changement climatique décroisse lorsque l'échelle de travail augmente. À l'échelle d'une région, le facteur de changement d'utilisation du sol peut être dans bien des cas un facteur clé pour l'explication des modifications de présence, d'absence, d'abondance des espèces végétales.

Ceci pose la question – légitime – du rôle des changements climatiques dans les modifications de flore observée. Le signal qui nous apparaît le plus net dans la modification de la flore est celui lié à l'eutrophisation. Le fait que de nombreuses circumboréales et orophytes neutrophiles aient été favorisées tend à souligner le fait que ce signal trophique est plus structurant qu'un signal climatique.

Soulignons néanmoins que les mouvements significatifs de plantes que nous avons mis en évidence le long d'un axe reflétant les aspects bioclimatiques de l'altitude semblent difficilement se rattacher à des conséquences d'une eutrophisation des communautés végétales. En particulier lorsque ces déplacements sont plus fréquents et plus significatifs que ceux le long d'un axe trophique.

Il a été mis en évidence le long d'un tel axe, une descente d'espèces de haute altitude vers des bioclimats correspondant à des altitudes plus basses, pour les peuplements d'altitudes basses (charmaies, chênaies, chênaies-charmaies notamment).

Il est intéressant de considérer la notion de bioclimat inféodé à une altitude plus que l'altitude elle-même. Nous avons évoqué le cas, certes intellectuellement très satisfaisant, où la végétation « remonte », c'est-à-dire en altitude. En dépit de son intérêt heuristique et du progrès réalisé ces dernières années dans ce domaine (passer des hypothèses à la synthèse d'observations naturalistes puis aux recherches systémiques), cette approche peut paraître réductrice. Elle fait la part belle aux variations mésoclimatiques (à l'échelle de la région) et topoclimatiques de grande échelle (prise en compte globale d'un massif montagneux, d'un effet d'opposition de versant ou d'un gradient bioclimatique) mais occulte les variations topoclimatiques à une échelle de résolution spatiale plus fine.

Or c'est à cette échelle plus fine que s'observent des situations climatiques particulières qui abritent généralement une végétation dite azonale. Il peut s'agir d'une zone refuge où s'est confinée une végétation relictuelle témoin de conditions climatiques passées, ayant régressé lorsque celles-ci se sont faites plus défavorables. Les actuelles érablaies et tillaies d'éboulis peuvent ainsi être considérées comme des reliques de la chênaie mixte de l'époque atlantique (Trepp, 1947 ; Rupf, 1952 ; Moor, 1976 ; Clot, 1990).

Les populations isolées dans ces zones refuges peuvent ensuite être impliquées dans des phénomènes de recolonisation rapide lorsque les conditions climatiques globales leur deviennent plus favorables (Pearson, 2006).

La question qui se pose alors est la suivante :

(i) face aux changements climatiques avérés, la végétation migre. Mais ne va-t-elle pas plutôt se confiner dans des zones refuges à topoclimat favorable plutôt que de remonter en altitude de façon quasi-linéaire ? Cette remontée ne pourra d'ailleurs se faire indéfiniment et devrait conduire inéluctablement à la disparition des espèces considérées.

(ii) Les cortèges reliques actuels de conditions chaudes et humides vont-ils devenir des berceaux d'expansion d'espèces végétales thermophiles et mésohygroclines à l'avenir ? Ou, en d'autres termes, va-t-on réellement observer une restructuration des phytocénoses actuelles par des espèces venues de latitudes inférieures ou plutôt une redistribution du pool d'espèces présentes à l'échelle locale ?

Cela pose donc plus que jamais la question des zones refuges. C'est pourquoi nous soulignons qu'il est important de suivre l'évolution des formations végétales azonales. Certaines d'entre elles ont été prises en compte dans notre étude.

Les formations montagnardes à hautes herbes et les formations d'éboulis se sont bien enrichies en espèces d'altitude inférieure, tandis que les formes plus typiques de sapinière, de pessière et de hêtraie d'altitude se montrent plus stables.

Les chênaies pubescentes, formations considérées comme relictuelles du réchauffement postglaciaire (voir par exemple Issler, 1953 ; Ochsenbein, 1977) se montrent en revanche particulièrement stables. Ce phénomène trouverait une explication possible dans la fragmentation des habitats concernés (Pitelka, 1997). La plupart des chênaies pubescentes, sur les collines sous-vosgiennes, se trouvent cernées de vignobles et de cultures. Par conséquent, les flux migratoires d'espèces se trouveraient davantage compromis que dans les continuums forestiers des étages supérieurs de végétation dans les Vosges.

On suggère de trouver un moyen de mettre en lien les mouvements d'espèces et des caractéristiques topoclimatiques des zones refuges considérées (par exemple, des indices de confinement).

Les relations interspécifiques ne sont pas à exclure de l'étude des réactions des communautés végétales face aux changements climatiques ; en particulier la compétition entre espèces, mais aussi les relations de symbiose et de parasitisme. En particulier, nous posons la question de savoir si la force de l'association symbiotique (qui concerne de nombreux végétaux forestiers) ne garantira-t-elle pas une certaine plasticité écologique permettant l'adaptation du couple plante-symbiote à de nouvelles conditions environnementales, comme elle a déjà su le faire par le passé (voir Le Tacon et Selosse, 1997). Nous ignorons si cette question a déjà été abordée ou si elle fait d'ores et déjà l'objet de recherches.

Mais ceci pose la question de l'impact du changement climatique sur la sociabilité et le pouvoir concurrentiel intra- et interspécifique des végétaux. Or ce dernier est un moteur essentiel de la sylvigénèse. On pourrait imaginer que l'expansion d'une espèce qui ne devrait a priori pas être favorisée par le changement climatique pourrait indirectement s'expliquer par la disparition d'une autre (à fort pouvoir concurrentiel par exemple) et l'occupation de la niche vacante. Ainsi, les espèces entretenant des relations les unes avec les autres, ce qui affecte une espèce peut en affecter d'autres. Et ce sont finalement des combinaisons d'espèces qui sont susceptibles d'être remaniées.

4.4 Limites et critiques

Outre les points soulevés jusqu'à présent concernant le rôle exact des changements globaux dans les modifications de flore mises en évidence, un certain nombre de critiques inhérentes à la méthodologie se doivent d'être évoquées et discutées.

4.4.1 Erreurs possibles dans le jeu de relevés source

Nous avons déjà évoqué les doutes qu'on peut avoir sur la méthodologie mise en œuvre par Issler (§ 3.4.2.1.).

Détaillons plus particulièrement ici les erreurs possibles de relocalisation qui auraient pu être engendrées par des indications erronées laissées par Issler dans les notes relatives à ses relevés. Nous

avons expliqué en quoi le couple « altitude et exposition » adjoint aux indications toponymiques et topographiques jouait un rôle majeur dans notre méthodologie de relocalisation. Nous nous sommes aperçus lors de la phase de pré-relocalisation sur SIG que l'ensemble de ces informations ne définissent pas d'endroit existant. C'est par exemple le cas des relevés 506 et 704.

Le relevé 707 également est intéressant à évoquer ici ; selon Issler, le relevé devrait être localisé dans une hêtraie subalpine à 1200m d'altitude. Or l'examen des cartes et orthophotos montre qu'il n'existe pas de forêt à l'endroit indiqué. Celle-ci s'étale entre 1220 et 1250m : erreur de localisation de la part d'Issler, changement d'utilisation du sol ou remontée effective de la végétation en altitude ?

4.4.2 L' « effet observateur »

Il est souvent reproché une forte subjectivité à l'attribution des coefficients d'abondance dominance : c'est l' « effet observateur » (Camaret et al., 2004 ; Chevalier et al., 2007).

Cependant, avec un peu d'habitude, il est avéré que l'usage de ces indices est suffisamment correct pour ne pas remettre en cause la comparaison de relevés effectués par plusieurs observateurs (Bouzillé, 2007).

C'est pourquoi nous avons effectué des comparaisons fondées sur des coefficients d'abondance-dominance, parfois traduits en pourcentages de recouvrement moyen.

Un autre aspect de cet « effet observateur » est la non-prise en compte d'espèces lors des relevés, ou la non-distinction d'espèces semblables. Cet aspect, qui a déjà été discuté (§ 2.6.5.), tend évidemment à être minimisé lorsque les opérateurs sont plusieurs (deux ou trois si possible) pour effectuer le même relevé.

4.5 Mise en perspective du travail effectué

La plupart des études diachroniques de flore menées jusqu'à présent concernent essentiellement le suivi de mesures de gestion comme la fertilisation (voir Kraft *et al.*, 2003 en Forêt Noire) les mesures agri-environnementales (Page, 2007 dans les hautes Vosges) ou l'impact de la gestion forestière (Falkengren-Grerup et Tyler, 1991 en Suède). Thimonier *et al.* (1992) puis Thimonier (1994) utilisent cette méthode pour étudier l'impact des dépôts atmosphériques sur la flore en Lorraine.

De telles études dans le but de traquer des effets des réchauffements climatiques sont relativement récentes et concernent surtout les zones de haute montagne. Ces études avaient été citées en première partie.

Nous espérons que d'autres études de ce type suivront. *Il est important de souligner que la présente étude ne concerne qu'une cinquantaine de relevés forestiers effectués par un observateur à une époque bien précise.* Il est donc illusoire de vouloir en extrapoler des tendances générales sur l'Alsace entière. Cette étude mérite donc d'être approfondie ; ceci permettrait de vérifier, dans une perspective plus large, les tendances évoquées en conclusion de la présente étude. Un tel approfondissement pourrait passer par la prise en compte d'autres relevés dans des zones non étudiées par Issler par exemple. La consultation de la base Sophy (de Ruffray *et al.*, 2008) permet de dégager certains travaux. En choisissant des relevés à la fois anciens et suffisamment bien localisés, nous suggérons de retenir les travaux suivants : Jung, 1962 (Haguenau) ; Schilly, 1964 (Brumath) ; Huttel, 1965 (Hohwald) ; Lapraz, 1965 (Rountzenheim) ; Walter, 1966 (La Vancelle) ; Lapraz, 1967a et 1967b (Urlosenholz) ; Lapraz, 1969a et b (Région d'Ottrott). Nous déplorons de n'avoir pu obtenir les relevés du professeur Roland Carbiener, essentiellement réalisés dans l'étage subalpin des Hautes Vosges dans les années 1960 qui auraient certainement été la base d'une intéressante comparaison.

Nous avons *a priori* soulevé l'éventualité de travailler sur les relevés d'Issler en milieux ouverts (landes, garides, prairies, tourbières). Cette phase resterait à faire mais le signal le plus marquant risque d'être lié au changement d'utilisation du sol ou à celui du mode de pratiques agropastorales. Les prairies de plaine sont souvent mal localisées et les prairies ont, de façon générale, été le cadre de modifications très importantes de pratiques agropastorales qui se répercutent sur la flore, masquant ainsi largement l'effet éventuel dû au changement climatique.

Mais les milieux forestiers sont généralement des milieux à forte résilience. C'est dans certains milieux ouverts, régulièrement perturbés, que sont le plus susceptibles d'apparaître de nouvelles espèces indicatrices des changements climatiques, comme souligné par les travaux de Boeuf (2004) sur les digues du Rhin.

Nous n'avons pas étudié le cas des végétaux aquatiques car nous ne disposons pas de relevés dans ces milieux. Cette perspective serait néanmoins intéressante, bien que les impacts anthropiques directs risquent d'être un signal bien plus structurant. En milieu aquatique, les variations de températures sont tamponnées (Trémolières, comm. pers.) et par conséquent, les effets des changements climatiques se feront peut-être moins rapidement sentir. Néanmoins, il n'est pas à exclure que ces effets influent la disparition de certaines plantes, soient directement, soit via une modification de la pression partielle en CO₂. Aussi une étude consacrée aux végétaux aquatiques trouverait toute sa pertinence si on souhaitait vérifier ces hypothèses. À ce titre, signalons qu'a été mentionnée pour la première fois dans le Nord-Est *Baldelia ranunculoides*, hydrophyte méditerranéo-atlantique (Simmler, 2007, dét. Boeuf, 2007).

4.6 Le point sur quelques espèces :

Nous avons parlé des types d'habitats qui pourraient être sensibles aux changements globaux. Evoquer quelques espèces serait complémentaire.

— Le houx (*Ilex aquifolium*) dont le rôle comme marqueur des changements climatiques a déjà été évoqué précédemment dans la revue de bibliographie. Il a montré une sensible expansion dans l'étude diachronique. Une enquête a été lancée auprès des agents de l'ONF en poste afin de mieux appréhender la répartition de cette espèce en Alsace. La cartographie des données pour l'instant réunies ne permet pas de dresser de conclusions étant donné du faible taux relatif de réponses parvenu.

— Un autre feuillu sclérophylle, le buis (*Buxus sempervirens*) pourrait être proposé. Une station que nous avons étudiée, celle du Kastenwald au nord-est d'Andolsheim, présente plusieurs pieds de buis dont l'origine est encore méconnue. Elle avait fait l'objet d'une publication d'Issler (date inconnue) où l'on trouve en particulier une carte assez précise des pieds pouvant servir de base pour un suivi de leur évolution.

— Puisque les espèces à affinités continentales auraient été plutôt défavorisées, notons le staphylier (*Staphylea pinnata*) présent en plusieurs endroits de la bande rhénane et en particulier dans un des relevés étudiés (316). Cet espèce, à l'indigénat controversé, peut être introduite de Hongrie, se trouve ici en limite occidentale de son aire (Parent, 2000 ; Parent, 2006).

— Nous avons évoqué le suivi des formations azonales d'altitude. Deux aspects complémentaires se devraient alors d'être appréhendés ; il conviendrait de prêter attention à toute expansion :

(i) toute expansion ou apparition de plante d'ordinaire plus typique d'un étage de végétation inférieur. En particulier, il semblerait que le hêtre (*Fagus sylvatica*) et la grande luzule (*Luzula sylvatica*) aient connu une forte expansion dans ces milieux depuis l'époque des relevés d'Issler ;

(ii) toute expansion, de plantes caractéristiques de ces milieux. On pourrait raisonnablement penser que la prise en compte des mouvements naturels de flore dans les pratiques de gestion courante contribueraient, à terme, à améliorer la résilience des écosystèmes forestiers aux changements climatiques.

Bibliographie

- AESCHIMANN (D.), BURDET (H.M.), ARNOUX (A.), PALESE (R.), PERRET (P.), 1994. – *Flore de la suisse et des territoires limitrophes. Le nouveau Binz*. – Neuchâtel : éditions du Griffon. Deuxième édition. 603 p. ISBN 2-88006-506-1.
- ANONYME, 1953. – Liste des œuvres d'Émile Issler (1872-1952). – *Bulletin de l'association philomathique d'Alsace et de Lorraine*, tome IX, fascicule 1, p. 81-84.
- BADEAU (V.), DUPOUEY (J.L.), CLUZEAU (C.), DRAPIER (J.), LE BAS (C.), 2004. – *Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises*. – [en ligne]. [consulté en avril 2008]. Disponible sur <http://www/nancy.inra.fr/extranet/com/carbofor/carbofor-D1-resume.htm>
- BADEAU (V.), DUPOUEY (J.L.), CLUZEAU (C.), DRAPIER (J.), 2007. – Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100. – *Rendez-vous techniques de l'office national des forêts*, hors-série n° 3 « Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques », p.62-66.
- BARKMANN (J.J.), DOING (H.), SEGAL (S.), 1964. – Kritische Bemerkung und Vorschläge zur quantitative Vegetationsanalyse. – *Acta bot. neerl.* n° 13, p. 394-419.
- BECKER (M.), 1979 – Indices de climat lumineux combinant pente et exposition. – *Bull. Ecol.*, n° 10, vol. 2, p. 125-137.
- BECKER (M.), 1982. – Influence relative du climat et du sol sur les potentialités forestières en moyenne montagne. Exemple des sapinières à Fétuque (*Festuca silvatica* Vill.) dans les Vosges alsaciennes. – *Ann. Sci. Forest.*, n° 39, vol. 1, p. 1-32.
- BÉGIN (Y.), TESSIER (L.), 1998 – Changements environnementaux en milieu alpins et boréaux. – *Géographie physique et Quaternaire*, vol. 52, n° 2, p. 1-3.
- BERGER (A.), LOUTRE (M.F.), 1991. – Insolation values for the climate of the last 10 million of years. – *Quaternary sciences review*, vol. 10, n° 4, pp. 297-317.
- BODIN (J.), 2004. – *Dynamique de la végétation herbacée des forêts de montagne. Impact du réchauffement climatique*. – Nancy : Université Henri Poincaré (Nancy I). Mémoire soutenu en vue de l'obtention du diplôme d'études approfondies (DEA) de biologie forestière. 23 p. hors annexe.
- BOEUF (R.), 2004. – Fiche habitat 6210 : pelouses ouvertes des digues du Rhin à *Centaurea stoebe* et *Scrophularia canina*. – *Référentiel des habitats reconnus d'intérêt communautaire de la bande rhénane : description, états de conservation et mesures de gestion*, p. 129-139. Conservatoire des sites alsaciens et office national des forêts (coord.). Programme LIFE nature de conservation et restauration des habitats de la bande rhénane.
- BOEUF (R.), UNTEREINER (A.), 2006. – Aperçu et cartographie des groupements végétaux du camp militaire d'Oberhoffen [Haguenau – Bas Rhin, France]. 2^e édition. – documentation Natura 2000 direction régionale de l'environnement – office national des forêts. 42 p. et un tableau.
- BOUZILLÉ (J.B.), 2007. – *Gestion des habitats naturels et biodiversité. Concepts, méthodes et démarches*. – Paris : éditions Lavoisier Tec&Doc, 325 p. ISBN 978-2-7430-0987-9.

BRISSE (H.), KERGUÉLEN (M.), 1994. – Code informatisé de la flore de France. – *Bulletin de l'association d'informatique appliquée à la botanique*, tome 1, p. I-V et p. 1-125.

CAMARET (S.), BOURJOT (L.), DOBREMEZ (J.F.), BRÊTHES (A.), COQUILLARD (P.), CORRIOL (G.), DUMÉ (G.), DUPOUEY (J.L.), FORGEARD (F.), LEBRET (M.), GUEUGNOT (J.), PICARD (J.F.), SCHMITT (A.), TIMBAL (J.), ULRICH (E.), 2004. – *RENECOFOR, Suivi de la composition floristique des placettes du réseau (1994/95-2000) et élaboration d'un programme d'assurance qualité intensif*. – Fontainebleau : office national des forêts, direction technique. 86 p. ISBN 2-84207-290-1

CARBIENER (R.), 1963. – Les sols du massif du Hohneck, leurs rapports avec le tapis végétal – In : *Le Hohneck – aspects physiques, biologiques et humains*. Strasbourg, édité par l'association philomathique d'Alsace et de Lorraine pour le centenaire de l'association, p. 103-154.

CARBIENER (R.), 1963b. – Un remarquable groupement végétal des hautes Vosges : la Calamagrostidaie subalpine. – *Comptes rendus de l'académie des sciences*, tome 256, p. 4967-4969.

CARBIENER (R.), 1966. – *La végétation des Hautes Vosges dans ses rapports avec les climats locaux, les sols et la géomorphologie*. – Thèse de doctorat d'État ès sciences, Faculté des Sciences de Paris Orsay, 2^e édition 2000, ODONAT, Strasbourg. 75 p. hors annexes.

CARBIENER (R.), 1969. – Subalpine primäre Hochgrasprärien im herzynischen Gebirgsraum Europas, mit besonderer Berücksichtigung der Vogesen und des Massif Central. Ein Beitrag zur pflanzensoziologischen und landschaftökologischen Kenntnis des *Calamagrostion arundinaceae*. – *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F.* Heft 14, p. 322-345.

CHEVALIER (R.), GAUTIER (G.), LEGRAND (J.P.), ROYER (E.), TEMOIN (J.L.), ARCHAU (F.), 2007. – *Méthodes de suivi de la biodiversité en forêt, action flore menée en 2006 : méthode de relevé de végétation par parcelle entière, étude de l'effet opérateur en forêt de Rambouillet (78)*. – Rapport disponible à l'unité de recherche « écosystèmes forestiers » du Cemagref, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson. 34 p.

CLOT (F.), 1990. – Les érablaies européennes : essai de synthèse. – *Phytocoenologia*, vol. 18, t. 4, p. 409-564.

CLUZEAU (C.), DRAPIER (J.), VIRION (R.), DUPOUEY (J.L.), 2001. – *Changements à long terme dans la végétation forestière : apport des données de l'IFN*. – Rapport projet GIP-ECOFOR « Forêt et modifications de l'environnement ». Paris : GIP-ECOFOR. 36 p. hors annexes.

DA LAGE (A.), METAILIE (G.) (coord.), 2005. – *Dictionnaire de biogéographie végétale*. – Paris : CNRS éditions, collection « CNRS dictionnaires ». 579 p. ISBN 2-271-06367-1.

DARMOIS-THÉOBALD (M.), DENEFLÉ (M.), MENILLET (F.), 1976. – Tourbières de moyenne altitude de la forêt de la Haute-Meurthe (Vosges, France). – *Bulletin de l'association française pour l'étude du quaternaire*, n° 2, p. 99-107.

DAVIS (B.A.S.), BREWER (S.), STEVENSON (A.C.), GUIOT (J.), Data contributors, 2003. – The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. – *Quaternary science review* n° 22, p. 1701-1716.

DAVIS (M.B.), SHAW (R.G.), 2001. – Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change – *Science* n° 292, p.673-679.

DAVIS (M.B.), ZABINSKI (C.), 1992. – Changes in geographical range resulting from greenhouse warming: effects on biodiversity in forests. – In: *Global warming and biological diversity*. PETERS (R.L.), LOVEJOY (T.E.), ed. – Yale University Press, New Haven, CT, p. 297-330

DELFORGE (P.), 2005. – *Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. 3e édition entièrement revue et augmentée.* – Paris, Delachaux et Niestlé, collection « les guides du naturaliste », 640 p. ISBN 2-603-01323-8.

DEMESURE (B.), MUSCH (J.), 2001. – L'évolution de la forêt française après la dernière glaciation : l'apport de la palynologie, l'archéologie et de la biologie moléculaire. – Les dossiers de l'environnement de l'institut national de la recherche agronomique (INRA), n° 21, p. 23-28.

DE VALK (E.J.), 1981. – *Late holocene and present vegetation of the Kastelberg (Vosges, France).* – Thèse de doctorat. Utrecht : Université d'Utrecht, laboratoire de paléobotanique et de palynologie. 197 p. avec annexes.

DIELS (L.), SAMUELSSON (G.), HANNIG (E.), WINKLER (H.), 1926. – *Die Pflanzenareale, Sammlung kartographischer Darstellungen von Verbreitungsbezirken der lebenden und fossilen Pflanzen-Familien, -Gattungen und -Arten. Erste Reihe.* – Jena: Gustav Fischer Verlag. 96 p. et 80 cartes.

DIELS (L.), SAMUELSSON (G.), HANNIG (E.), WINKLER (H.), 1930. – *Die Pflanzenareale, Sammlung kartographischer Darstellungen von Verbreitungsbezirken der lebenden und fossilen Pflanzen-Familien, -Gattungen und -Arten. Zweite Reihe.* – Jena: Gustav Fischer Verlag. 89 p. et 80 cartes.

DIELS (L.), SAMUELSSON (G.), HANNIG (E.), WINKLER (H.), 1933. – *Die Pflanzenareale, Sammlung kartographischer Darstellungen von Verbreitungsbezirken der lebenden und fossilen Pflanzen-Familien, -Gattungen und -Arten. Dritte Reihe.* – Jena: Gustav Fischer Verlag. 98 p. et 80 cartes.

DION (J.), 1985. – *Les forêts vosgiennes. Étude biogéographique.* – Paris : aux amateurs de livres. – 484 p. ISBN 2-905053-08-9.

DUBOIS (G.), 1932. – Les modifications postglaciaires de la sylvie européenne, d'après les résultats des analyses polliniques des tourbes. – *Annales de géographie*, n° 232, p. 339-350.

DUBOIS (G.), DUBOIS (C.), 1937. – Note sur les affleurements tourbeux de la route de crêtes au nord de la Schlucht (Vosges). – *Bulletin du service de la carte géologique d'Alsace et de Lorraine*, tome n° 4, p. 80-82.

DUBOIS (G.), DUBOIS (C.), THÉOBALD (N.), 1937. – Caractéristiques paléobotaniques d'une tourbe d'Heimersdorf en Sundgau. – *Bulletin du service de la carte géologique d'Alsace et de Lorraine*, tome n° 4, p. 83-84.

DUBOIS (G.), 1947. – L'analyse pollinique et l'histoire des forêts françaises depuis dix mille ans. – *Bulletin de la société forestière de Franche-Comté*, 3^e trimestre 1947, p. 100-115.

DUCHÊNE (E.), SCHNEIDER (C.), 2005. – Grapevine and climatic changes: a glance at the situation in Alsace. – *Agron. Sustain. Dev.* n° 25, p. 93-99.

DUPONT (P.), 1990. – *Atlas partiel de la flore de France.* – Paris, Muséum national d'histoire naturelle, secrétariat de la faune et de la flore, collection « patrimoines naturels » volume 3, série « patrimoine génétique », 442 p. ISBN 2-86515-062-3.

DUPOUEY (J.L.), BODIN (J.), 2007. – Déplacements déjà observés des espèces végétales : quelques cas emblématiques mais pas de migrations massives. – *Rendez-vous techniques de l'office national des forêts*, hors-série n° 3 « Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques », p.34-39.

EDELMAN (H.J.), 1985. – *Late glacial and Holocene vegetation development of la Goutte Loiselot (Vosges, France)*. – Thèse de doctorat. Utrecht : Université d'Utrecht, laboratoire de paléobotanique et de palynologie. 197 p. avec annexes.

ELLENBERG (H.), WEBER (H.E.), DÜLL (R.), WIRTH (V.), WERNER (W.), PAULIßEN (D.), 1992. – *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*, 2. Auflage 1992. – Scripta Geobotanica 18.

ENGEL (R.), MATHÉ (H.), 2002. – *Orchidées sauvages d'Alsace et des Vosges*. – Saverne : éditions du Griffon. 215 p. ISBN 2-913162-20-7.

FALKENGREN-GRERUP (U.), TYLER (G.), 1991. – Dynamic floristic changes of Swedish beech forest in relation to soil acidity and stand management. – *Vegetatio* n° 95, p. 149-158.

FIRBAS (F.), 1949a. – *Waldgeschichte Mitteleuropas. Erster Band*. – Jena : Gustav Fischer. 480 p.

FIRBAS (F.), 1949b. – *Waldgeschichte Mitteleuropas. Zweiter Band*. – Jena : Gustav Fischer. 256 p.

GÉGOUT (J.C.), COUDUN (C.), BAILLY (G.), JABIOL (B.), 2005. – Ecoplant : a forest site database linking floristic data with soil and climate variables. – *Journal of vegetation science*, n° 16, p. 257-260.

GEISSERT (F.), 1992. – Aspects historiques et floristiques de deux forêts rhénanes : Dalhunden et Senssenheim. – *Bulletin de la société industrielle de Mulhouse*, n° 824 « Espaces naturels rhénans ». p. 231-244.

GIEC (2007). – *Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Equipe de rédaction principale, Pachauri (R.K.) et Reisinger (A.) (publié sous la direction de.)]*. – GIEC, Genève, Suisse. 103 p.

GOEPP (S.), 2007. – *Origine, histoire et dynamique des Hautes-Chaumes du massif vosgien*. – Thèse de doctorat. Strasbourg : Université Louis Pasteur, Strasbourg I. 304 p. avec annexes.

GOEPP (S.), SCHWARTZ (D.), THINON (M.), JEUNESSE (C.), 2004. – Pédanthracologie, dynamiques de végétation et anthropisation dans les Hautes-Vosges (Massif du Rossberg, Haut-Rhin, France). – In : *La mémoire des forêts*. Actes du colloque « Forêt, archéologie et environnement », coédité par l'office national des forêts, l'institut national de la recherche agronomique et la direction régionale des affaires culturelles de Lorraine. p. 35-43.

GRABHERR (G.), GOTTFRIED (M.), PAULI (H.), 1994. – Climate effects on mountain plants. – *Nature*, vol. 369, n° 6480, p. 448.

GUILLET (B.), 1971. – Étude palynologique des podzols. II. La podzolisation sur les versants secs gréseux des basses-Vosges. – *Pollen et spores*, vol. 13, no 2, p. 233-254.

GUILLET (B.), 1972. – *Relation entre l'histoire de la végétation et la podzolisation dans les Vosges*. – Thèse de doctorat ès sciences naturelles. Nancy : université de Nancy 1. – 112 p. hors annexes.

- GUILLET (B.), 1974. – Le problème de l'évolution des podzols vosgiens et ses relations avec l'histoire de la végétation. – *Revue forestière française*, vol. 26, n° 2, p. 31-44.
- GUILLET (B.), JANSSEN (C.R.), KALIS (A.J.), DE VALK (E.J.), 1976. – La végétation pendant le post-glaciaire dans l'Est de la France. – In : *La préhistoire française, tome 2*. – Nice, ix^e congrès de l'union internationale des sciences préhistoriques et protohistoriques, p. 82-87.
- GUINOCHET (M.), VILMORIN (R. de), 1973. – *Flore de France*. – Paris: éditions du centre national de la recherche scientifique. Fascicules 1:5. 1879 p.
- HATT (P.), 1937. – *Contribution à l'analyse pollinique des tourbières du Nord-est de la France*. – Thèse de doctorat ès sciences. Strasbourg : université de Strasbourg, faculté des sciences. – 77 p. (extrait avant publication du bulletin du service de la carte géologique d'Alsace et de Lorraine, tome n° 4, p. 1-79).
- HUNTLEY (B.), BIRKS (H.J.B.), 1983. – *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0 – 13000 years ago*. – Cambridge: University Press. 667 p.
- HUNTLEY (B.), CRAMER (W.), MORGAN (A.V.), PRENTICE (H.C.), ALLEN (J.R.M.), 1995 – Predicting the response of terrestrial biota to future environmental changes. – In: *Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop 'past and future rapid environmental changes: the spatial and evolutionary responses of terrestrial biota'*, held at Crieff, Scotland, June 26-30, 1995, p. 487-504. Berlin: Springer Verlag. ISBN 3-540-61877-5.
- HUTTEL (C.), 1965. – Étude de la végétation de la région forestière du Hohwald. – Diplôme d'études supérieures de l'université de Strasbourg. 71 p.
- ISSLER (E.), date inconnue. – Une station de buis (*Buxus sempervirens*) dans les charmaies de la plaine haut-rhinoise. – Bulletin de la société d'histoire naturelle de Colmar, numéro inconnu, p. 3-21.
- ISSLER (E.), 1924. – Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. Première partie : Les forêts. A. Les associations d'arbres feuillus. Diagnose phytosociologique. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 1922/1923*, tome 17, p. 1-67.
- ISSLER (E.), 1925. – Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. Première partie : Les forêts. B. Les associations d'arbres résineux et les hêtraies des sommets. Diagnose phytosociologique. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 1924*, tome 18, p. 203-278.
- ISSLER (E.), 1926a. – Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. Diagnose phytosociologique. Première partie : Les forêts. C. Les forêts (fin). Documents sociologiques. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar, 1925*, tome 19, p. 1-109.
- ISSLER (E.), 1926b. – Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. Deuxième partie : Les garides et les landes : diagnose phytosociologique et documents sociologiques. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar*, tome 19, p. 1-61.
- ISSLER (E.), 1928. – Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. Deuxième partie : Les garides et les landes : diagnose phytosociologique et documents sociologiques. Suite et fin. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 1927/1929*, tome 22, p. 49-157.

ISSLER (E.), 1931. – Les associations sylvatiques haut-rhinoises (Classification sociologique des forêts du département du Haut-Rhin à l'exclusion du Sundgau et du Jura alsacien). – *Bulletin de la société botanique de France*, tome 73, p. 62-141.

ISSLER (E.), 1932. – Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. Troisième partie : Les prairies. A. Les prairies non fumées du Ried ello-rhénan et le Mesobrometum du Haut-Rhin. Diagnoses phytosociologiques. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 1931-1932*, tome 23, p. 43-129.

ISSLER (E.), 1934. – Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. Troisième partie : Les prairies. B. Les prairies grasses rhénano-vosgiennes et les prairies primitives. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 1933-1934*, tome 24, p. 55-139.

ISSLER (E.), 1937. – Les prairies grasses rhénano-vosgiennes et les prairies primitives. Diagnoses phytosociologiques. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 1935-1936*, tome 25, p. 53-140.

ISSLER (E.), 1939. – Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. Les tourbières. Diagnose phytosociologique. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 1933-1934*, tome 43, p. 5-53.

ISSLER (E.), 1942. – Vegetationskunde der Vogesen. – In : *Pflanzensoziologie*. Reichsstelle für Naturschutz. Gustav Fischer, Jena, band 5. 6 + 192 p.

ISSLER (E.), 1953. – L'histoire de la forêt haut-rhinoise dans ses rapports avec les climats et les premiers hommes au cours du Quaternaire. – *Bulletin de la société d'histoire naturelle de Colmar*, vol. 44, fascicule 1, p. 4-11.

ISSLER (E.), LOYSON (E.), WALTER (E.), 1982. – *Flore d'Alsace. Plaine rhénane, Vosges et Sundgau*. – 2e édition. Société d'étude de la flore d'Alsace, Institut de botanique, Strasbourg. 637 p.

JANSSEN (C.R.), CUP-UITERWIJK (M.J.J.), EDELMAN (H.J.), MEKEL-TE RIELE (J.), PALS (J.P.), 1975. – Ecologic and paleoecologic studies in the Feigne d'Artimont (Vosges, France). – *Vegetatio*, Vol. n° 30, tome n° 3, p. 165-178.

JANSSEN (C.R.), JANSSEN-KETTLITZ (E.L.), 1972. – A post-atlantic pollen sequence from the tourbière du Tanet (Vosges, France). – *Pollen et spores*, vol. 1, n° 1, p. 65-77 et une planche.

JALUT (G.), 1969. – La végétation dans les Vosges, le Jura, les Alpes septentrionales et les Pyrénées pendant le tardiglaciaire et le post-glaciaire. – Dans : *Bibliographie commentée des travaux sur la flore et la végétation française au quaternaire*. Études françaises sur le quaternaire, présentées à l'occasion du VIII^e congrès international de l'international union for quaternary research, p. 116-126.

JETTÉ (H.), 1995. – A canadian contribution to the paleoclimate model intercomparison projet (PMIP). – *Géographie physique et Quaternaire*, vol. 49, n° 1, p. 4-12.

JULVE (P.), 1998. – *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version du 2 décembre 2007*. – [en ligne] [consulté en avril 2008]. Disponible sur <http://pagesperso-orange.fr/philippe.julve/catminat.htm>

JUNG (G.), 1962. – *Études éco-pédologiques dans le massif forestier de Haguenau (Bas-Rhin)*. – diplôme d'études supérieures de l'université de Strasbourg. 57 p.

- KALIS (A.J.), 1984. – L'indigénat de l'épicéa dans les hautes Vosges. – *Revue de paléobiologie*, volume spécial, p. 103-115.
- KERGUELEN (M.), BOCK (B.), 2005 – *BDNFF version 4.02* – [en ligne] [consulté en avril 2008]. Disponible sur www.tela-botanica.org/page:liste_projets?id_projet=1&act=document&id_repertoire=87
- KERGUELEN (M.), PLONKA (F.), 1989. – *Les Festuca de la flore de France, Corse comprise*. – *Bulletin de la Société botanique du Centre-ouest*, numéro spécial, n° 10. 367p.
- KRAFT (M.), REIF (A.), SCHREINER (M.), ALDINGER (E.), 2003. – Veränderungen der Bodenvegetation und der Humusaufbau im Nordschwarzwald in den letzten 40 Jahren. – *Forstarchiv* n° 74, p. 3-15.
- KREMER (A.), PETIT (R.-J.), 2001. – L'épopée des chênes européens. – *La Recherche*, n° 342, p. 40-43.
- KREMER (A.), PETIT (R.-J.), DUCOUSSO (A.), 2002. – Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé. – *Revue forestière française*, vol. LIV, n° 2, p. 111-130.
- LAMBINON (J.), DELVOSALLE (L.), DUVUGNEAUD (J.), GEERINCK (D.), LEBEAU (J.), SCHUMACKER (R.), VANNEROM (H.), 2004. – *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes)*. – Meise : Jardin botanique national de Belgique. Cinquième édition. 1167 p. ISBN 90-72619-58-7
- LAPRAZ (G.), 1965. – Étude de la végétation et des sols de la forêt communale de Rountzenheim (Bas-Rhin). – *Bulletin de la société botanique de France*, vol. 112, n° 5-6, p. 291-312.
- LAPRAZ (G.), 1967a. – Les groupements végétaux de la forêt d'Urlosenholz et de ses environs. – *Bulletin de l'Association Philomathique d'Alsace et de Lorraine*, vol. 12, fascicule 2, p.179-211.
- LAPRAZ (G.), 1967b. – Les robinieraies et les châtaigneraies des régions d'Andlau, Barr, Saint-Nabor et Ottrott. – *Bulletin de l'Association Philomathique d'Alsace et de Lorraine*, vol. 12, fascicule 2, p. 212-221.
- LAPRAZ (G.), 1969a. – Les hêtraies-sapinières à mélisse et à fétuque des régions du Treiskopf, Schwarzenberg, Kagenfels et Sainte-Odile (versant oriental des Vosges moyennes). 1^{ère} partie : flore et phytosociologie. – *Riviera Scientif.*, Nice, vol. 2, p. 31-45.
- LAPRAZ (G.), 1969b. – Les hêtraies-sapinières à mélisse et à fétuque des régions du Treiskopf, Schwarzenberg, Kagenfels et Sainte-Odile (versant oriental des Vosges moyennes). 2^e partie : écologie. – *Riviera Scientif.*, Nice, vol. 3, p. 50-60.
- LAUBER (K.), WAGNER (G.), GFELLER (E.) et KURZ (G.) (trad.), 1998. – *Flora Helvetica : flore illustrée de Suisse*. – Paris : Belin. Traduction française basée sur la deuxième édition (Berne : Paul Haupt). 1616 p. ISBN 2-7011-2762-9.
- LECHNER (A.), 2005 – *Paläoökologische Beiträge zur Rekonstruktion der holozänen Vegetations-, Moor-, und Flussauenentwicklung im Oberrheintiefland*. – Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Fakultät für Forst- und Umweltwissenschaften der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Brsg. 282 p. hors annexes.
- LEMÉE (G.), 1948. – La méthode de l'analyse pollinique et ses apports à la connaissance des temps quaternaires. – *Ann. Biol.*, tome n° 24, fascicule n° 2.

- LEMÉE (G.), 1955. – L'évolution de la forêt française au cours du quaternaire d'après les analyses polliniques. – *Revue forestière française*, n° 6, p. 442-460.
- LEMÉE (G.), 1963. – L'évolution de la végétation et du climat des Hautes Vosges centrales depuis la dernière glaciation. – In : *Le Hohneck – aspects physiques, biologiques et humains*. Strasbourg, édité par l'association philomathique d'Alsace et de Lorraine pour le centenaire de l'association, p. 185-192.
- LEMÉE (G.), 1967. – *Précis de biogéographie*. – Paris : Masson éditeurs. 358 p.
- LENOIR (J.), GEGOUT (J.C.), MARQUET (P.A.), RUFFRAY (P. de), BRISSE (H.), 2008. – A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. – *Science* n° 320, p. 1768-1771.
- LE TACON (F.), SELOSSE (M.A.), 1997. – Le rôle des mycorhizes dans la colonisation des continents et la diversification des écosystèmes terrestres. – *Revue forestière française*, numéro spécial 1997 « Champignons et mycorhizes en forêts », p. 15-24.
- MAGRI (D.), GIOVANNI (G.V.), COMPS (B.), DUPANLOUP (I.), GEBUREK (T.), GÖMÖRY (T.), LATAŁOWA (M.), LITT (T.), PAULE (L.), ROURE (J.M.), TANTAU (I.), VAN DER KNAAP (W.O.), PETIT (R.J.), BEAULIEU (DE J.L.), 2006. – A new scenario for the quaternary history of european beech populations : palaeobotanical evidence and genetic consequences. – *New Phytologist*, n° 171, p. 199-221.
- Mc LACHLAN (J.S.), CLARK (J.S.), MANOS (P.S.), 2005. – Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. – *Ecology*, n° 86, tome 8, p. 2088-2098.
- MEUSEL (H.), JÄGER (E.), RAUSCHERT (S.), WEINERT (E.), 1978 – *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Band II*. – Jena : Gustav Fischer Verlag. 418 p. et cartes.
- MILCENT (J.P.), 2005 – *Correspondance CIFF BDNFF* – [en ligne] [consulté en avril 2008]. Disponible sur www.tela-botanica.org/page:liste_projets?id_projet=1&act=document&id_repertoire=13933
- MOISSELIN (J.M.), SCHNEIDER (M.), CANELLAS (C.), MESTRE (O.), 2002. – Les changements climatiques en France au xxe siècle. Étude de longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. – *La météorologie*, n° 38, p. 45-56 – [en ligne] [Consulté en février 2008]. Disponible sur <http://www.smf.asso.fr/Ressources/Moisselin38.pdf>
- MOOR (M.), 1976. – Gedanken zur Systematik mitteleuropäischer Laubwälder. – *Schweiz. Zeitschrift. Rostw.* n° 127, p. 327-340.
- MORIN (X.), 2006. – *Biogéographie des espèces d'arbres européens et nord-américains : déterminisme et évolution sous l'effet du changement climatique*. – Thèse pour obtenir le grade de docteur de l'université Montpellier II. Montpellier : Université Montpellier II, sciences et techniques du Languedoc. 124 p. hors annexes.
- MORIN (X.), CHUINE (I.), 2007. – Réponse des essences ligneuses au changement climatique – modification de la phénologie, des risques de gel et de la répartition des essences ligneuses nord-américaines. – *Rendez-vous techniques de l'office national des forêts*, hors-série n° 3 « Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques », p. 15-20.
- MULLER (S.), 1985 – La flore vasculaire du pays de Bitche (Vosges du Nord), mise au point sur les espèces les plus remarquables. Evolution de leur distribution depuis les temps de F.W. Schultz. Les actions de protection entreprises. – *Bulletin de l'association philomathique d'Alsace et de Lorraine*, tome 22, p. 129-157.

- MULLER (S.), 1986 – *La végétation du pays de Bitche (Vosges du Nord), analyse phytosociologique, application à l'étude synchronique des successions végétales*. – Thèse présentée pour obtenir le grade de Docteur d'Etat ès-sciences. Paris : université de Paris-Sud, centre d'Orsay. 283 p. hors annexes.
- MULLER (S.) (coord.), 2004. – *Plantes invasives en France*. – Paris : Muséum national d'histoire naturelle, patrimoines naturels n° 62, 168 p.
- MULLER (S.), 2005. – Les phytocénoses d'indigénat du Pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) sur les affleurements de grès du Pays de Bitche (Vosges du Nord). – In : *Ferrantia* n° 44 « Sandstone landscapes in Europe : past, present and future », p. 119-122.
- OBERDORFER (E.), 1990. – *Pflanzensoziologische Exkursionsflora, sechste überarbeitete und ergänzte Auflage*. – Stuttgart : Ulmer Verlag. 1050 p. ISBN 3-8001-3454-3.
- OCHSENBEIN (G.), 1977. – Reconstitution du tapis végétal après les glaciations. – *Saisons d'Alsace*, n° 61-62, p. 27-43.
- OZENDA (P.), 1982. – *Les végétaux dans la biosphère*. – Paris : Doin éditeurs, 431 p. ISBN 2-7040-0399-8.
- PAGE (C.), 2007. – *Évaluation et suivi de l'état de conservation et de l'effet des mesures agri-environnementales sur les Hautes Chaumes*. – Metz : Université Paul-Verlaine. Rapport de stage de master 1 parcours « écologie et aménagement », option « conservation et restauration des écosystèmes ». 70 p. hors annexes.
- PARENT (G.H.), 2000. – La question controversée de l'indigénat du Staphylier, *Staphylea pinnata* L., en limite occidentale de son aire. – *Bulletin de la société des naturalistes luxembourgeois*, n° 100, p. 3-30.
- PARENT (G.H.), 2006. – Données nouvelles sur le staphylier, *Staphylea pinnata* L., en limite occidentale de son aire et époque probable de sa mise en place. – *Bulletin de la société des naturalistes luxembourgeois*, n° 106, p. 17-32.
- PARENT (G.H.), 2006b. – Les limites des aires régionales lorraine et vosgienne d'*Hepatica nobilis* Schreb. et son écologie. – *Bulletin de la société des naturalistes luxembourgeois*, n° 107, p. 75-87.
- PARMESAN (C.), YOHE (G.), 2003. – A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. – *Nature*, vol. 421, n° 6918, p. 37-42.
- PEARSON (R.G.), 2006. – Climate change and the migration capacity of species. – *Trends in ecology and evolution*, vol. 21, n° 3, p. 111-113.
- PEARSON (R.G.), DAWSON (T.P.), 2005. – Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. – *Biological conservation*, no 123, p. 389-401.
- PÉGUY (C.P.), 1970. – *Précis de climatologie*. – Paris : Masson éditeurs. 468 p.
- PEÑUELAS (J.), BOADA (M.), 2003 – A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). – *Global Change Biology*, vol. 9, n° 2, 131-140.

PETIT (R.), 1999. – *Compte-rendu final sur l'étude de diversité moléculaire des chênes en forêt de La Hardt*. – Rapport non publié disponible à l'ONF Direction territoriale Alsace, Direction forêt, 14 rue du Maréchal Juin, 67084 Strasbourg Cedex.

PITELKA (L.F.), 1997. – Plant migration and climate change. – *American Scientist*, vol. 85, n° 5, p. 464-473.

PLANCHAIS (N.), 1969. – La végétation dans les plaines forestières pendant le tardiglaciaire et le post-glaciaire. – In : *Bibliographie commentée des travaux sur la flore et la végétation française au quaternaire*. Études françaises sur le quaternaire, présentées à l'occasion du VIII^e congrès international de l'*international union for quaternary research*, p. 111-115.

PORTAL (R.), 1999. – *Festuca de France*. – édit. Robert Portal, 372 p.

PRELLI (R.), BOUDRIE (M.), 2001. – *Les fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale*. – Paris : Belin. 431 p. ISBN 2-7011-2802-1.

RAMEAU (J.C.), 1985. – *Éléments de chorologie appliqués aux espèces forestières*. – Document de cours disponible à l'Ecole nationale du génie rural, des eaux et des forêts, 14 rue Girardet, CS 54042 Nancy Cedex. 2 vol. 117 p.

RAMEAU (J.-C.), MANSION (D.), DUMÉ (G.), LECOINTE (A.), TIMBAL (J.), DUPONT (P.), KELLER (R.), 1989. – *Flore forestière française, guide écologique illustré. Tome 1 : plaines et collines*. – Paris : IDF. 1785 p. ISBN : 2-904740-16-3.

RAMEAU (J.-C.), MANSION (D.), DUMÉ (G.), LECOINTE (A.), TIMBAL (J.), DUPONT (P.), KELLER (R.), 1993. – *Flore forestière française, guide écologique illustré. Tome 2 : montagnes*. – Paris : IDF. 2421 p. ISBN : 2-904740-41-4.

REMPP (G.), 1937. – La température au Grand Ballon et l'existence du hêtre sur les sommets et crêtes des Hautes Vosges. – Bulletin de l'association philomathique d'Alsace et de Lorraine, tome 8, fascicule 4, p. 319-327.

ROTHMALER (W.), 1995 – *Exkursionsflore von Deutschland, Bd. 3, Gefäßpflanzen : Atlasband*. – Jena : Gustav Fischer Verlag. 9. Auflage 1995. Durchgesehene und verbesserte Auflage. Begründet von W. Rothmaler. Herausgegeben von E.J. Jäger und K. Werner. Unter Mitarbeit zahlreicher Fachleute. 753 p. ISBN 3-334-60938-3.

RUFFRAY (P. de), BRISSE (H.), GRANDJOUAN (G), BOCK (B.), LEGER (J.F.), PONTICO (J.L.), GARBOLINO (E.), 2008. – « SOPHY » : *banque de données botaniques et écologiques*. – [en ligne] [consulté en avril 2008]. <http://sophy.u-3mrs.fr/sophy.htm>.

RUPF (E.), 1952. – *Beiträge zur Chorologie des Laubmischwaldgürtels*. - Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde vorgelegt der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. 104 p. + 26 p. annexes.

SCHILLY (J.M.), 1964. – Étude phytosociologique et écologique de la forêt de Brumath. – Diplôme d'études supérieures de l'université de Strasbourg. 93 p.

SCHNITZLER (A.), MERCIER (J.L.), 2001. – Le sapin dans les Vosges depuis le dernier interglaciaire. – In : *Le sapin, enjeux anciens, enjeux actuels*. CORVOL (A.) dir. – Paris : éditions l'Harmetton, p. 11-29.

SELL (Y.), BERCHTOLD (J.-P.), HOFF (M.), GALL (J.-C.), WALTER (J.-M.), 1998. – *L'Alsace et les Vosges : géologie, milieux naturels, flore et faune*. – Lausanne : Delachaux et Niestlé. Collection : bibliothèque du naturaliste. 352 p. ISBN 2-603-01100-6.

SEPPÄ (H.), ANTONSSON (K.), POSKA (A.), 2003. – Holocene annual mean temperatures changes in the boreal zone of Europe: pollen-based reconstructions (abstract). – In: XVI INQUA congress, paper n° 48-5. – [en ligne]. [Consulté en mars 2008]. Disponible sur http://gsa.confex.com/gsa/inqu/finalprogram/abstract_53909.htm.

SITTLER (L.), 1953 – Émile Issler. – *Bulletin de la société d'histoire naturelle de Colmar*, vol. n° 44, fascicule 1, p.2-3.

SKOV (S.), SVENNING (J.C.), 2004. – Potential impact of climatic change on the distribution of forest herbs in Europe. – *Ecography*, vol. 27, p. 366-380.

THIMONIER (A.), DUPOUEY (J.L.), TIMBAL (J.), 1992. – Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. – *Forest ecology and management*, n° 55, p. 149-167.

THIMONIER (A.), 1994. – *Changements de la végétation et des sols en forêt tempérée européenne au cours de la période 1970-1990. Rôle possible des apports atmosphériques*. – Thèse de doctorat en sciences de la vie. Paris : Université Paris XI Orsay. 178 pages hors annexes.

THUILLER (W.), LAVOREL (S.), ARAÚJO (M.B.), SYKES (M.T.), PRENTICE (I.C.), 2005. – Climate change threats to plant diversity in Europe. – *PNAS*, vol. 102, n° 23, p.8245-8250.

THUILLER (W.), 2007. – Coup de chaud sur la biosphère. – In : *Sciences et avenir*, hors série n° 150, « Le réchauffement climatique », p. 48-52.

TREPP (W.), 1947. – Der Lindenmischwald (Tilieto - Asperuletum taurinae) des schweizerischen voralpinen Föhn- und Seenbezirkes, seine pflanzensoziologische und forstliche Bedeutung. – *Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz*, heft 27. 128 p.

TINGUY (H.), 2007 – Strasbourg, ville tropicale ? – *Bulletin de liaison de la société botanique d'Alsace*, numéro inconnu.

WALTER (E.), 1928. – Les grands froids de l'hiver 1928-29 et leur influence sur la végétation. – *Bulletin de l'association philomathique d'Alsace et de Lorraine*, tome 7, fascicule 4, p. 258-281.

WALTER (E.), 1952 – Le botaniste colmarien Émile Issler. – *Bulletin du Club vosgien*, fascicule 4.

WALTER (J.M.), 1966. – *Recherches écologiques dans le massif forestier de La Vancelle (Val de Villé)*. – Thèse de spécialité, faculté des sciences, université de Strasbourg. 117 p.

WALTHER (G.R.), 2002. – Weakening of climatic constraints with global warming and its consequences for evergreen and broad-leaved species. – *Folia Geobotanica*, vol. 37, n° 1, p. 129-139.

WALTHER (G.R.), BEIßNER (S.), BURGA (C.A.), 2005a. – Trends in the upward shift of alpine plants. – *Journal of vegetation science*, n° 16, p. 541-548.

WALTHER (G.R.), BERGER (S.), SYKES (M.T.), 2005b. – An ecological 'footprint' of climate change. – *Proceedings of the Royal Society B*, n° 272, p. 1427-1432.

Liste des contacts

Jean-Pierre BERCHTOLD, maître de conférences en biologie animale à l'université Louis Pasteur (e.r.), 12 rue de l'université, 67000 Strasbourg ; berchtold@neurochem.u-strasbg.fr

Jeanne BODIN, UMR INRA-UHP 1137 « Forest ecology and ecophysiology unit », INRA Nancy, 54280 Champenoux ; 03.83.39.41.30. ; bodin@nancy.inra.fr

Richard BOEUF, chargé de développement technique en phytoécologie à l'ONF, direction forêt, direction territoriale Alsace, cité administrative, 14 rue du Maréchal Juin, 67084 Strasbourg Cedex ; 03.88.76.81.00. ; richard.boeuf@onf.fr

Roland CARBIENER, professeur honoraire de l'université Louis Pasteur de Strasbourg, 64 rue principale, 67150 Daubensand.

Pierre-Marie DAVID, observateur nivo-météo dans les Vosges, 9 rue des aulnes, 88520 Ban de Laveline ; pmd88100@yahoo.fr

Yannick DESPERT, technicien des réserves naturelles gérées par le parc naturel régional des Ballons des Vosges, 2 place des verriers, 68820 Wildenstein ; y.despert@parc-ballons-vosges.fr

Loïc DUCHAMP, conservateur de la réserve naturelle des rochers et tourbières du pays de Bitche, Sycoparc, le Château, maison du parc, BP 24, 67290 La Petite Pierre ; 03.88.01.47.32. ; l.duchamp@parc-vosges-nord.fr

Fabien DUPONT, chargé de mission Natura 2000 au parc naturel régional des Ballons des Vosges, maison du parc, 1 cour de l'abbaye, 68140 Munster ; f.dupont@parc-ballons-vosges.fr

Eric DUCHÊNE, chercheur à l'unité mixte de recherche « santé de la vigne et qualité du vin » INRA-ULP, 28 rue de Herrlisheim, 68021 Colmar Cedex ; 03.89.22.49.84. ; duchene@colmar.inra.fr

Gilles GAUDINAT, service développement à l'ONF, agence de Colmar, 22 rue de Herrlisheim, 68000 Colmar ; 03.89.22.96.16. ; gilles.gaudinat@onf.fr

Stéphanie GOEPP, docteur en géographie physique à l'université Louis Pasteur, faculté de géographie et d'aménagement, 3 rue de l'Argonne, 67083 Strasbourg Cedex ; goepp@equinoxe.u-strasbg.fr

Pierre GOUBET, docteur de l'université Blaise Pascal de Clermont-Ferrand ; pierre.goubet@wanafoo.fr

Gaëlle GRANDET, responsable du pôle scientifique du conservatoire des sites alsaciens, maison des espaces naturels, écomusée, 68190 Ungersheim ; 03.89.83.34.28. ; csa.grandet@free.fr

Michel HOFF, maître de conférences à l'université Louis Pasteur, conservateur de l'Herbier de Strasbourg (STR), institut de botanique, 28 rue Goethe, 67083 Strasbourg Cedex ; 03.90.24.18.62. ; michel.hoff@bota-ulp.u-strasbg.fr

Yves HAUSS, ingénieur responsable du service départemental Météo France Bas-Rhin ; 03.90.40.06.31. ; yves.hauss@meteo.fr

Pascal HOLVECK, agent patrimonial ONF 67, spécialisé flore, 63 rue principale, 67320 Rauwiller ; pascal.holveck@onf.fr

Jonathan LENOIR, étudiant en thèse à AgroParisTech, centre de Nancy, 14 rue Girardet, CS4216, 54042 Nancy Cedex ; jonathan.lenoir@engref.agroparistech.fr

Jean-Luc MERCIER, professeur, directeur de l'unité de recherche « systèmes géographiques complexes JE 2741 », université Louis Pasteur, faculté de géographie et d'aménagement, 3 rue de l'Argonne, 67083 Strasbourg Cedex ; 03.90.24.09.08. ; jl@equinoxe.u-strasbg.fr

Hans-Gerhard MICHIELS (Dr.), Waldökologie Abteilung, Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Wonnhaldestraße 4, D-79100 Freiburg i. Br. ; hans-gerhard.michiels@forst.bwl.de

Jean-Pascal MILCENT, chef de projets Tela Botanica ; jpm@tela-botanica.org

Serge MULLER, professeur au laboratoire des interactions écotoxicologie, biodiversité, écosystèmes (LIEBE), université Paul Verlaine – CNRS, campus Bridoux, rue du Général Delestraint, 57070 Metz ; 03.87.37.84.05 ; muller@univ-metz.fr

Jean-Christophe RAGUE, chargé d'études scientifiques au conservatoire des sites lorrains (CSL), 58 route de Granges, Kichompré, 88400 Gérardmer ; 03.29.60.91.91. ; jc.rague@cren-lorraine.fr

Jean-Pierre REDURON, directeur du service développement durable et environnement, responsable du conservatoire botanique, communauté de l'agglomération Mulhouse Sud-Alsace, 2 rue Pierre et Marie Curie, BP 10020, 68948 Mulhouse Cedex 9 ; 03.89.33.79.85. ; jean-pierre.reduron@agglo-mulhouse.fr

Patrice DE RUFFRAY, ingénieur d'étude à l'institut de biologie moléculaire des plantes, 12 rue du Général Zimmer, 67000 Strasbourg ; 03.88.41.72.69. ; patrice.deruffray@ibmp-ulp.u-strasbg.fr

Annik SCHNITZLER, professeur au laboratoire des interactions écotoxicologie, biodiversité, écosystèmes (LIEBE), université Paul Verlaine – CNRS, campus Bridoux, rue du Général Delestraint, 57070 Metz ; 03.87.37.84.27 ; schnitz@univ-metz.fr

Dominique SCHWARTZ, professeur à la faculté de géographie et d'aménagement, 3 rue de l'Argonne, 67083 Strasbourg Cedex ; 03.90.24.09.34. ; schwartz@geographie.u-strasbg.fr

Nicolas SIMLER, étudiant à l'université Paul Verlaine, campus Bridoux, rue du Général Delestraint, 57070 Metz ; nicolas.simler@laposte.net

Hugues TINGUY, adjoint au chef de service de la protection et de la gestion de l'espace, DIREN Alsace, 8 rue Adolphe Seyboth, 67080 Strasbourg Cedex ; 03.88.22.74.02. ; hugues.tinguy@alsace.ecologie.gouv.fr

Michèle TRÉMOLIÈRES, professeur responsable du centre d'écologie végétale et d'hydrologie (CEVH), université Louis Pasteur, institut de botanique, 28 rue Goethe, 67083 Strasbourg Cedex ; 03.90.24.18.75. ; michele.tremolieres@bota-ulp.u-strasbg.fr

Alain UNTEREINER, agent patrimonial ONF 68 (e.r.), spécialisé flore et bryologie, maison forestière Antoine Brun, 68610 Linthal ; aluntereiner@wanadoo.fr

Table des annexes

Annexe 1 – Coefficients d'abondance-dominance utilisés et correspondances en pourcentages moyens de recouvrement.....	88
Annexe 2 – Les relevés étudiés	89
Annexe 3 – Fiche de relevés type	91
Annexe 4 – Liste des variables écologiques testées pour l'explication des axes factoriels	94
Annexe 5 – De l'altitude compensée	95
Annexe 6 – Liste des espèces mentionnées par Issler et non retrouvées en 2008 dans l'échantillon (47 relevés).....	97
Annexe 7 – Liste des plantes apparues dans les relevés de 2008 et non mentionnées par Issler dans l'échantillon (47 relevés).....	99
Annexe 9 – Carte de situation des relevés.....	101

**Annexe 1 – Coefficients d'abondance-dominance utilisés et correspondances en pourcentages
moyens de recouvrement**

coefficient d'abondance- dominance (*) ; (**)	recouvrement correspondant (*)	effectif correspondant (*)	recouvrement <i>sensu</i> Braun-Blanquet (**)	effectif <i>sensu</i> Braun- Blanquet (**)	pourcentage de recouvrement moyen
<i>I</i>	r<5%	1 unique			non attribué
<i>R</i>	r<5%	2 à 3			0,50%
+	r<5%	3 à 5	très faible	très faible	1,00%
1	r<5%	6 à 50	faible	assez fort	3,00%
<i>M</i>	r<5%	> 50			5,00%
<i>A</i>	5 à 15%				10,00%
<i>B</i>	16 à 25%				20,50%
3	26 à 50%		20 à 50%		37,50%
4	51 à 75%		51 à 80%		62,50%
5	>75%		>80%		87,50%
2			faible	fort	15,00%

(*) d'après Issler, 1926a ; (**) d'après Barkmann *et al.*, 1964., modifié R. Treiber.

Annexe 2 – Les relevés étudiés

L'annexe présente la liste des relevés qui ont pu être pré-relocalisés (sur SIG, notamment à partir des données Sophy, sur Scan25 et orthophotos). Certains n'ont finalement pas été retrouvés sur le terrain ou pas retenus. Lorsque c'est le cas, ceci est précisé.

« code » : L'ensemble des relevés étudiés sont forestiers et sont ceux décrits par Issler dans le volume C des relevés forestiers (Issler, 1926a) – code Sophy 21. Le numéro du relevé provient de la concaténation du numéro du tableau d'où il est issu et de son numéro au sein de ce tableau. Ainsi, le relevé 612 est le 12^e relevé du 6^e tableau.

« nom » est le nom du relevé tel qu'issu de la base Sophy, d'après les indications d'Issler (1926a).

- « precision » est un code de précision relatif à la relocalisation du relevé :
- 1- Précision excellente (certitude d'avoir retrouvé la station décrite par Issler)
 - 2- Bonne précision (station identique ou équivalente)
 - 3- Station retrouvée mais profondément modifiée
 - 4- Station non relocalisable

« retenu » précise si le relevé pré-relocalisé ou relocalisé a été retenu pour être pris en compte dans l'AFCVI.

« raison_rejet » explique la raison de la non prise en compte éventuelle du relevé dans l'AFCVI.

« operateurs » les initiales des personnes ayant refait le relevé ; par ordre alphabétique : BV Bjorn Volkert ; GG Gilles Gaudinat ; GGr Gaëlle Grandet ; JCD Jean-Charles Deninger ; JRJ Jean-Renaud Journée ; LD Loïc Duchamp ; MA Myriam Arnal ; NS Nicolas Simler ; PH Pascal Holveck ; PM Pierre Meltz ; PhM Philippe Meyer ; RB Richard Bœuf.

code	nom	prec	retenu	raison_rejet	opérateurs
109	ETANG DE HANAU	3	NON	Seul relevé d'aulnaie - station très modifiée	BV - LD
302	NIEDER-KASTENWALD	1	OUI		BV - GG
304	KASTENWALD PRES WOLFGANTZEN	1	OUI		BV - RB - NS
305	HARTWALD PRES HEITEREN	2	OUI		BV
309	FORET DE LA HART (E DE RIXHEIM)	1	OUI		BV - RB - NS
312	RAIN DES CHENES (FRELAND)	1	OUI		BV
313	SCHAEFERTHAL	1	OUI		BV
314	SCHNIEDRICH NE D'ARTZENHEIM	1	OUI		PhM
316	NE DU PETIT LANDAU	1	OUI		RB - GGr
402	ROTLAUBE A L'E DE REGUISHEIM	1	OUI		BV - RB - NS
404	SOMMET DU FLORIMONT	1	OUI		BV
405	COLLINE DE SIGOLSHEIM	1	OUI		BV
406	BOLLENBERG	1	OUI		BV
407	COLLINE DE SIGOLSHEIM	1	OUI		BV
408	ENTRE VALLONS STE GERTRUDE ET HAGENECK	1	OUI		BV
409	HOHLANDSBOURG VERS FERME ST GILLES	2	OUI		BV
410	ORTENBOURG	1	OUI		BV
411	SCHOENBERG (SCHAEFERTHAL)	2	OUI		BV
412	GOUTTE DE POMME (STE MARIE AUX MINES)	1	OUI		BV - PH - PM
413	SCHLOSSBERG. RIBEAUVILLE, SAINT ULRICH	1	OUI		BV
414	HOHE SCHWERZ PRES KAYSERSBERG	2	OUI		BV
415	SCHLOSSBERG (HT-RAPPOLSTEIN)	1	OUI		BV
416	SOMMET DU STAUFEN	1	OUI		BV
503	M.F D'ASPACH (WALBACH)	1	OUI		BV
504	KUGELBERG PRES BERGHEIM	1	OUI		BV
506	FRAUENACKERKOPF PRES HOHRODBERG	1	OUI		BV
507	TAENCHEL (GRANDE VERRERIE)	1	OUI		BV
601	S-W DE LA M.F D'OSENBUHR	1	OUI		MA - JRJ - JCD
602	ENTRE LE PETERNIT ET MUNSTERAECERLE	2	OUI		BV
605	M.F DU BAERENHUTTE	3	NON	Station trop modifiée (plantations)	BV
606	IBERG PRES DE LA GRANDE VERRERIE	2	OUI		BV
607	FORET ENTRE SEELACKER ET ST NICOLAS	2	OUI		BV
608	MASSIF DE LA HOHE SCHWERTZ	4	NON	Non retrouvé	BV
609	COL DE MARBACH	2	OUI		BV
610	VALLON DE ZIMMERBACH	2	OUI		BV
611	FORET DE RETOURNEMER	2	OUI		BV
612	SCHIESSROT, AU DESSUS DU LAC	1	OUI		BV
613	GEISSKOPF (PETERNIT-MUNSTERAECERLE)	1	OUI		BV
615	CANTON SCHMEITZRUNTZ (KLINTZEBENE)	2	OUI		BV
616	MASSIF DU DRUMONT (RAMERSBACH)	4	NON	Pas relocalisable	BV
701	RAPPENKOPF	1	OUI		BV
702	HIRSCHSTEINRIED	3	NON	Non retrouvé	BV
703	KERBHOLTZ	1	OUI		BV
704	STOLTZ ABLASS, ROTRIED	1	OUI		BV
705	VALLON DE LA SCHLUCHT	1	OUI		BV
706	HIRSCHSTEINRIED	1	OUI		BV
707	MASSIF DU HOHNECK (SCHMALGURTEL)	1	OUI		BV
708	MONTABEY	1	OUI		BV
709	MASSIF DU GRAND BALLON	2	OUI		BV
711	HAUT FALIMONT	4	NON	Non retrouvé	BV
712	KLINZKOPF	2	OUI		BV
713	SENTIER DU FISCHBOEDLE AU KERBHOLTZ	1	OUI		BV
714	ENTRE SCHIESSROTRIED ET WORMSPEL	1	OUI		BV

Annexe 3 – Fiche de relevés type

Annexe 4 – Liste des variables écologiques testées pour l'explication des axes factoriels

code	détails
alt	altitude fournie par Issler
AcMNT	altitude compensée, base MNT
AcIssler	altitude compensée, base Issler
etages	étages de végétation, base Issler: collinéen, montagnard inférieur, montagnard moyen, montagnard supérieur, subalpin inférieur
expo	exposition, base Issler
code_geol	Modalités de géologie, base Issler: loess, lehm, calcaire, granit, grès, grauwacke, gneiss
L (Ellenberg)	Valeur indicatrice L d'Ellenber, source Gégout et al., 2005
T (Ellenberg)	Valeur indicatrice T d'Ellenber, source Gégout et al., 2005
K (Ellenberg)	Valeur indicatrice K d'Ellenber, source Gégout et al., 2005
F (Ellenberg)	Valeur indicatrice F d'Ellenber, source Gégout et al., 2005
R (Ellenberg)	Valeur indicatrice R d'Ellenber, source Gégout et al., 2005
N (Ellenberg)	Valeur indicatrice N d'Ellenber, source Gégout et al., 2005
pH	pH Ecoplant, source Gégout et al., 2005
S/T	S/T Ecoplant, source Gégout et al., 2005
C/N	C/N Ecoplant, source Gégout et al., 2005
De Martonne	Indice de De Martonne Ecoplant, source Gégout et al., 2005
T moy annuelle	Température moyenne annuelle (°C) Ecoplant, source Gégout et al., 2005
T moy janvier	Température moyenne de janvier (°C) Ecoplant, source Gégout et al., 2005

Annexe 5 – De l'altitude compensée

– Définition

Les variations d'exposition peuvent interférer avec l'altitude brute. Becker (1979 ; 1982) a cherché à « compenser » l'altitude brute en fonction de l'exposition et de la pente, selon la formule :

$$Ac = Ao + 440 (1 - Ir)$$

Avec : Ac = altitude compensée, Ao = altitude brute, Ir = indice de rayonnement direct lu sur un graphique (Becker, 1979) et fonction de la pente et de l'exposition.

– Utilisation

Deux altitudes brutes ont pu être utilisées : celle fournie par Issler et celle issue de la phase de pré-relocalisation sur SIG, extraite du MNT au pas de 50m. Nous avons démontré que dans notre cas, il n'y avait pas de différence significative entre les deux (Partie 3, § 8.2.1.).

Nous présentons ici les données SIG utilisées et les résultats des calculs effectués sous tableur.

– Signification des champs

- « Station » correspond au numéro de station (voir partie appropriée)
- « Alt_MNT » est l'altitude (en mètres) extraite du MNT suite à la phase de pré-relocalisation des relevés d'Issler sur SIG.
- « Alt_Issler » est l'altitude (en mètres) donnée par Issler pour chacun de ses relevés.
- « Diff_Alt » est la différence entre ces deux altitudes.
- « Expo » est l'exposition, en degrés, obtenue à partir du SIG suite à la phase de pré-relocalisation. S'il n'y a pas d'exposition (terrain plat), la valeur retournée est -1.
- « Z » est un paramètre défini par Becker (1979) pour le calcul de l'indice de rayonnement direct. C'est l'angle opposé à l'exposition.
- « Pente » est la pente en degrés obtenue à partir du SIG suite à la phase de pré-relocalisation.
- « Ir » est l'indice de rayonnement direct tel que défini par Becker (1979), sans unité. Si cet indice n'a pas lieu d'être calculé (pas d'exposition, pente nulle, terrain plat) alors on a reporté la valeur N et on a considéré $Ac = Ao$.
- « Ac_MNT » est l'altitude compensée (Becker, 1982) calculée sur la base de l'altitude brute « Alt_MNT ».
- « Ac_Issler » est l'altitude compensée (Becker, 1982) calculée sur la base de l'altitude brute « Alt_Issler ».
- « Diff_Ac » est la différence entre ces deux altitudes compensées.

Station	Alt_MNT	Alt_Issler	Diff_alt	Expo	Z	Pente	Ir	Ac_MNT	Ac_Issler	Diff_Ac
302	187	187	0	336	156	2	0,88	239,8	239,8	0
304	195	194	-1	-1	179	0	N	195	194	-1
309	238	238	0	-1	179	0	N	238	238	0
312	318	320	2	171	351	28	1,30	186	188	2
313	359	360	1	88	268	3	0,98	367,8	368,8	1
314	179	180	1	270	90	1	1,00	179	180	1
316	225	230	5	-1	179	0	N	225	230	5
402	212	215	3	315	135	0	1,00	212	215	3
404	301	300	-1	319	139	8	0,90	345	344	-1
405	343	340	-3	288	108	5	1,00	343	340	-3
406	350	350	0	45	225	11	0,85	416	416	0
407	395	400	5	188	8	18	0,23	733,8	738,8	5
408	360	350	-10	107	287	28	1,05	338	328	-10
409	344	360	16	75	255	10	0,95	366	382	16
410	421	400	-21	133	313	24	1,19	337,4	316,4	-21
411	435	450	15	65	245	8	0,93	465,8	480,8	15
412	536	500	-36	199	19	32	1,31	399,6	363,6	-36
413	501	500	-1	136	316	18	1,17	426,2	425,2	-1
414	578	600	22	105	285	25	1,05	556	578	22
415	585	600	15	14	194	13	0,75	695	710	15
416	773	750	-23	158	338	32	1,33	627,8	604,8	-23
503	351	350	-1	245	65	30	1,11	302,6	301,6	-1
504	380	378	-2	315	135	0	1,00	380	378	-2
506	747	675	-72	299	119	11	0,90	791	719	-72
507	720	700	-20	98	278	4	1,01	715,6	695,6	-20
601	586	575	-11	254	74	6	0,96	603,6	592,6	-11
602	596	600	4	299	119	27	0,61	767,6	771,6	4
606	639	620	-19	126	306	25	1,16	568,6	549,6	-19
607	633	650	17	302	122	7	0,92	668,2	685,2	17
609	726	740	14	346	166	28	0,43	976,8	990,8	14
610	742	750	8	19	199	21	0,60	918	926	8
611	900	900	0	260	80	25	1,00	900	900	0
612	1122	1100	-22	217	37	23	1,22	1025,2	1003,2	-22
613	561	600	39	357	177	21	0,58	745,8	784,8	39
615	701	650	-51	168	348	31	1,30	569	518	-51
701	962	950	-12	166	346	6	1,10	918	906	-12
703	1082	1120	38	15	195	20	0,60	1258	1296	38
704	835	850	15	80	260	5	0,97	848,2	863,2	15
705	893	800	-93	169	349	28	1,30	761	668	-93
706	1006	1030	24	72	252	20	0,82	1085,2	1109,2	24
707	1219	1200	-19	272	92	15	0,97	1232,2	1213,2	-19
708	1241	1250	9	-1	179	0	N	1241	1250	9
709	1251	1250	-1	107	287	23	1,05	1229	1228	-1
712	1209	1175	-34	26	206	25	0,50	1429	1395	-34
713	889	840	-49	45	225	48	0,12	1276,2	1227,2	-49
714	1014	1020	6	152	332	32	1,30	882	888	6

Annexe 6 – Liste des espèces mentionnées par Issler et non retrouvées en 2008 dans l'échantillon (47 relevés)

taxon	forestier	choro
<i>Aconitum lycoctonum subsp. vulparia</i>	O	eurasiatique
<i>Ajuga genevensis</i>	N	européenne médioeuropéenne
<i>Anthericum ramosum</i>	O	européenne médioeuropéenne
<i>Anthyllis vulneraria</i>	O	subméditerranéenne subatlantique
<i>Asperula cynanchica</i>	N	subméditerranéenne
<i>Asperula tinctoria</i>	O	européenne
<i>Aster amellus</i>	O	médioeuropéenne
<i>Aster linosyris</i>	O	subméditerranéenne
<i>Bromus benekenii</i>	OM	européenne médioeuropéenne
<i>Bromus erectus</i>	OM	subméditerranéenne
<i>Bromus ramosus</i>	OM	subatlantique subméditerranéenne
<i>Bryonia dioica</i>	OM	subméditerranéenne subatlantique
<i>Bupthalmum salicifolium</i>	O	médioeuropéenne
<i>Bupleurum falcatum</i>	O	européenne
<i>Calamintha nepeta</i>	O	supraméditerranéenne
<i>Campanula glomerata</i>	N	eurasiatique
<i>Campanula latifolia</i>	O	eurasiatique
<i>Carex pendula</i>	OM	subatlantique subméditerranéenne
<i>Carex spicata</i>	N	eurasiatique
<i>Carex tomentosa</i>	O	européenne médioeuropéenne
<i>Circaea alpina</i>	O	subboréale
<i>Circaea x intermedia</i>	O	européenne
<i>Corydalis solida</i>	N	européenne médioeuropéenne
<i>Crepis praemorsa</i>	N	médioeuropéenne
<i>Cynoglossum germanicum</i>	O	supraméditerranéenne
<i>Dactylis glomerata subsp. lobata</i>	OM	médioeuropéenne
<i>Danthonia decumbens</i>	O	subatlantique subméditerranéenne
<i>Epilobium alpestre</i>	O	orophyte
<i>Epilobium angustifolium</i>	OM	circumboréale
<i>Euphorbia flavicoma subsp. verrucosa</i>	O	subméditerranéenne
<i>Festuca rubra</i>	N	circumboréale
<i>Fourraea alpina</i>	O	subméditerranéenne
<i>Galium glaucum</i>	N	subméditerranéenne médioeuropéenne
<i>Geum hispidum</i>	N	orophyte
<i>Globularia punctata</i>	N	subméditerranéenne
<i>Goodyera repens</i>	O	circumboréale
<i>Gymnadenia conopsea</i>	OM	eurasiatique
<i>Hieracium peleterianum</i>	O	européenne
<i>Hieracium pilosella</i>	O	eurasiatique
<i>Hieracium umbellatum</i>	O	subatlantique
<i>Hordelymus europaeus</i>	OM	européenne
<i>Hypericum pulchrum</i>	O	subatlantique
<i>Hypochaeris maculata</i>	OM	eurasiatique
<i>Inula salicina</i>	O	eurasiatique
<i>Juniperus communis</i>	OM	circumboréale
<i>Knautia dipsacifolia</i>	OM	orophyte
<i>Koeleria pyramidata</i>	O	subméditerranéenne subatlantique
<i>Leontodon hispidus</i>	N	européenne
<i>Leucojum vernum</i>	N	européenne médioeuropéenne
<i>Linum tenuifolium</i>	N	européenne balkanopontique
<i>Listera cordata</i>	O	circumboréale
<i>Lithospermum officinale</i>	O	eurasiatique

<i>Malus sylvestris</i>	O	eurasiatique
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	N	subboréale
<i>Muscari botryoides</i>	OM	balkanopontique
<i>Noccaea montana</i>	N	subméditerranéenne
<i>Ophrys insectifera</i>	OM	médioeuropéenne
<i>Orchis purpurea</i>	OM	méditerranéoatlantique
<i>Orchis simia</i>	OM	méditerranéoatlantique
<i>Orobanche alsatica</i>	OM	médioeuropéenne
<i>Orthilia secunda</i>	N	subboréale
<i>Phleum phleoides</i>	O	subméditerranéenne médioeuropéenne
<i>Phyteuma nigrum</i>	O	médioeuropéenne
<i>Platanthera bifolia</i>	O	eurasiatique
<i>Potentilla heptaphylla</i>	O	médioeuropéenne
<i>Potentilla incana</i>	N	supraméditerranéenne
<i>Potentilla neumanniana</i>	N	eurasiatique
<i>Potentilla rupestris</i>	O	circumboréale
<i>Potentilla valderia</i>	N	orophyte
<i>Prunella grandiflora</i>	O	supraméditerranéenne
<i>Prunus cerasus</i>	O	subméditerranéenne
<i>Pteridium aquilinum</i>	OM	cosmopolite
<i>Pulmonaria montana</i>	O	subatlantique
<i>Pyrola minor</i>	O	subboréale
<i>Pyrus communis</i>	O	introduite
<i>Ranunculus tuberosus</i>	O	supraméditerranéenne
<i>Rosa agrestis</i>	O	subméditerranéenne
<i>Rosa arvensis</i>	O	européenne
<i>Rosa corymbifera</i>	N	européenne
<i>Rosa jundzillii</i>	OM	médioeuropéenne
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	OM	eurasiatique
<i>Rosa rubiginosa</i>	N	eurasiatique
<i>Rosa tomentosa</i>	O	eurasiatique
<i>Rubus canescens</i>	O	subméditerranéenne
<i>Saxifraga granulata</i>	OM	subatlantique subméditerranéenne
<i>Scabiosa columbaria</i>	N	subméditerranéenne
<i>Scilla bifolia</i>	N	subméditerranéenne médioeuropéenne
<i>Securigera varia</i>	O	supraméditerranéenne
<i>Senecio ovatus</i>	OM	orophyte
<i>Senecio sylvaticus</i>	N	eurasiatique
<i>Sesleria caerulea</i>	O	orophyte
<i>Tephrosia helenitis</i> subsp. <i>helenitis</i>	O	subatlantique
<i>Thalictrum minus</i>	O	eurasiatique
<i>Thymus pulegioides</i> subsp. <i>chamaedrys</i>	OM	européenne
<i>Valeriana tripteris</i>	O	orophyte
<i>Vicia tenuifolia</i>	O	subméditerranéenne
<i>Viola mirabilis</i>	O	médioeuropéenne

Le champ « forestier » indique si la plante est forestière ou inféodée à des milieux associés (lisières, trouées, phases pionnières...) : « O » si la plante est forestière. « OM » si peut être forestière mais souvent inféodée aux milieux associés. « N » s'il s'agit d'une plante caractéristique d'un milieu ouvert.

**Annexe 7 – Liste des plantes apparues dans les relevés de 2008 et non mentionnées par Issler
dans l'échantillon (47 relevés)**

Taxon	Chrologie
<i>Aegopodium podagraria</i>	eurasiatique
<i>Aesculus hippocastanum</i>	introduite
<i>Ajuga reptans</i>	eurasiatique
<i>Alliaria petiolata</i>	eurasiatique
<i>Asplenium trichomanes</i>	cosmopolite
<i>Blechnum spicant</i>	subatlantique
<i>Calamagrostis epigejos</i>	eurasiatique
<i>Caltha palustris</i>	circumboréale
<i>Campanula rapunculoides</i>	européenne médioeuropéenne
<i>Campanula rotundifolia</i>	eurasiatique
<i>Campanula trachelium</i>	eurasiatique
<i>Cardamine amara</i>	européenne
<i>Cardamine pratensis</i>	circumboréale
<i>Cardaminopsis arenosa</i>	médioeuropéenne
<i>Carduus personata</i>	orophyte
<i>Carex remota</i>	subatlantique subméditerranéenne
<i>Cedrus atlantica</i>	introduite
<i>Centaurea scabiosa</i>	eurasiatique
<i>Cephalanthera rubra</i>	subméditerranéenne
<i>Chaerophyllum temulum</i>	eurasiatique
<i>Chelidonium majus</i>	circumboréale
<i>Circaea lutetiana</i>	circumboréale
<i>Convolvulus arvensis</i>	cosmopolite
<i>Daphne laureola</i>	subméditerranéenne subatlantique
<i>Deschampsia cespitosa</i>	cosmopolite
<i>Dryopteris affinis subsp. borrieri</i>	subatlantique
<i>Epilobium parviflorum</i>	européenne
<i>Epipactis helleborine</i>	subméditerranéenne
<i>Epipactis microphylla</i>	subatlantique subméditerranéenne
<i>Euphorbia platyphyllos</i>	subméditerranéenne
<i>Festuca lemarii</i>	subatlantique
<i>Festuca ovina subsp. guestfalica</i>	subatlantique
<i>Galium aparine</i>	subatlantique
<i>Galium uliginosum</i>	européenne
<i>Gentiana lutea</i>	orophyte
<i>Helianthemum nummularium</i>	européenne
<i>Hieracium bifidum</i>	orophyte
<i>Hieracium glaucinum</i>	subméditerranéenne subatlantique
<i>Hieracium lachenalii</i>	européenne
<i>Hieracium laevigatum</i>	eurasiatique
<i>Hieracium maculatum</i>	subatlantique subméditerranéenne
<i>Hypericum perforatum</i>	eurasiatique
<i>Impatiens parviflora</i>	introduite
<i>Juglans regia</i>	introduite
<i>Larix decidua</i>	introduite
<i>Leucanthemum vulgare</i>	eurasiatique
<i>Luzula multiflora</i>	circumboréale
<i>Monotropa hypopitys</i>	circumboréale
<i>Myosotis ramosissima</i>	européenne
<i>Myosotis sylvatica</i>	orophyte
<i>Neottia nidus-avis</i>	eurasiatique
<i>Petasites hybridus</i>	européenne

<i>Poa trivialis</i>	circumboréale
<i>Polygala comosa</i>	médioeuropéenne
<i>Polygonum bistorta</i>	circumboréale
<i>Prunus padus</i>	eurasiatique
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	introduite
<i>Ranunculus bulbosus</i>	circumboréale
<i>Ranunculus repens</i>	circumboréale
<i>Robinia pseudoacacia</i>	introduite
<i>Rubus caesius</i>	eurasiatique
<i>Rumex acetosa</i>	cosmopolite
<i>Rumex sanguineus</i>	subatlantique subméditerranéenne
<i>Sambucus nigra</i>	eurasiatique
<i>Saxifraga stellaris</i>	subboréale
<i>Silene vulgaris</i>	européenne
<i>Urtica dioica</i>	cosmopolite
<i>Viburnum opulus</i>	eurasiatique
<i>Vicia cracca</i>	européenne
<i>Viola palustris</i>	circumboréale

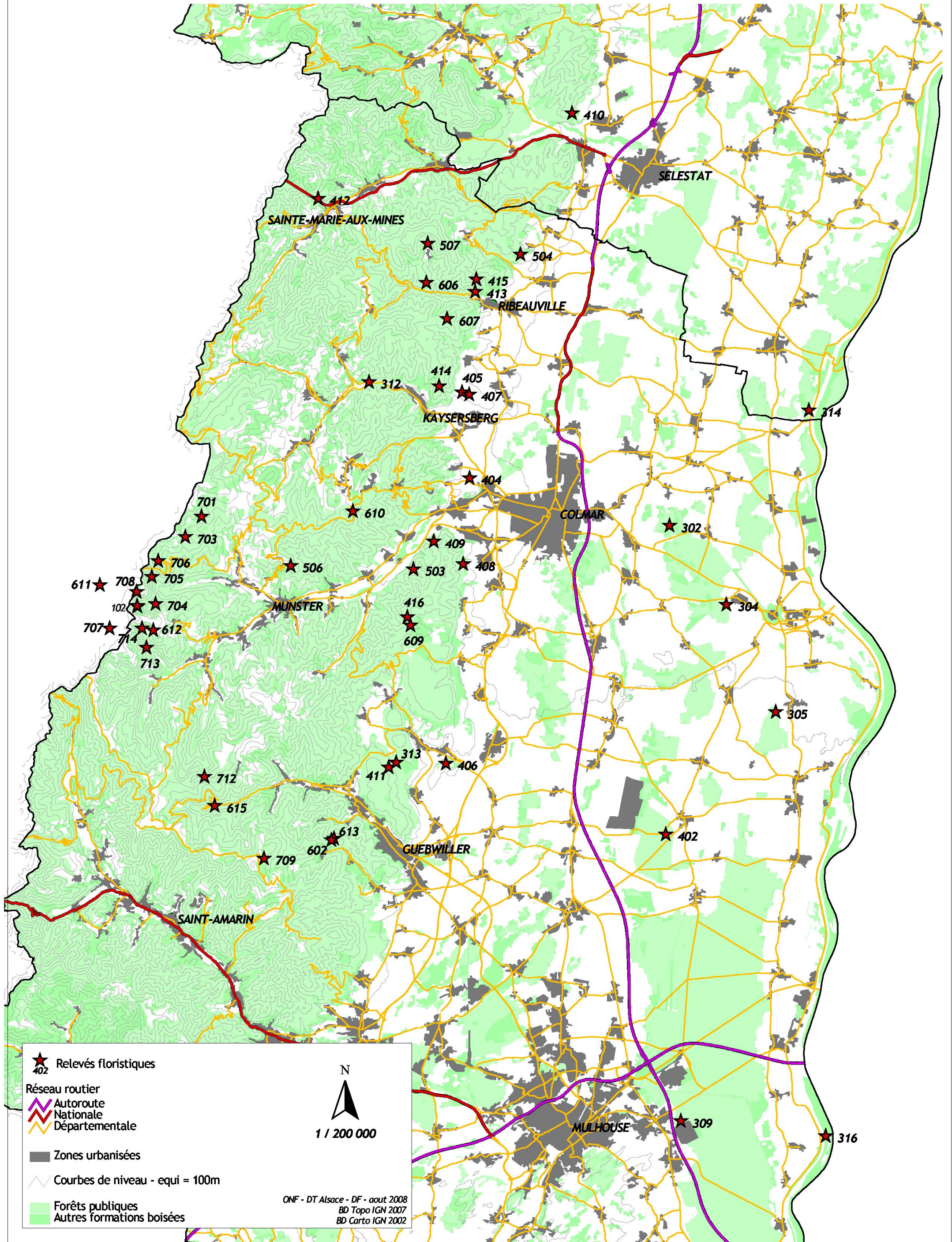
Annexe 9 – Carte de situation des relevés

La carte suivante précise où sont localisés les relevés étudiés au sein de la région Alsace.

Note : les pages suivantes devraient également fournir les tableaux floristiques complets des relevés phytosociologiques étudiés dans le présent mémoire, à savoir :

- (1) les relevés d'Issler extraits de Sophy et complétés à l'aide des publications Issler, 1926a ; 1931 ; 1942 ;
- (2) les relevés effectués en 2008, avec une modification notable effectuée : l'hybride *Quercus x calvescens* a été reporté sous la dénomination *Quercus pubescens* car Issler n'avait pas fait la distinction dans ses relevés.

Néanmoins, un incident informatique de dernière minute, indépendant de notre volonté, nous empêche de les faire figurer dans les délais impartis. Les tableaux sont disponibles sur simple demande auprès de l'auteur.



Résumé

Une hausse de la température et des modifications des précipitations lors du siècle passé, sont maintenant avérées. Une étude diachronique de flore menée à l'échelle de la région Alsace permet d'en identifier certaines conséquences sur le tapis végétal. Certains des relevés phytosociologiques forestiers d'Émile Issler (années 1920) ont été re-localisés et ré-échantillonnés. L'analyse diachronique est fondée sur une analyse factorielle des correspondances sur les relevés originaux d'Issler dans laquelle ont été projetés ceux effectués en 2008. Cette analyse a permis de montrer un déplacement de certains relevés le long d'un axe reflétant les effets bioclimatiques de l'altitude d'une part, et le long d'un axe trophique d'autre part. Ces résultats sont analysés en prenant en compte des valeurs indicatrices reflétant des paramètres écologiques (Ellenberg, Ecoplant) et des qualificatifs chorologiques afin de caractériser les espèces et groupes d'espèces ayant été particulièrement sujets à déplacements au cours du siècle passé.