Observation d’un signal de changement de distribution de la flore forestière face aux changements globaux en Nord - Pas-de-Calais et en Picardie



Mémoire de dominante d’approfondissement : gestion des milieux naturels.

Pierre DENELLE

Année 2013/2014

Crédit photographique : P.DENELLE, 03/06/2014. Creuse de la terre rouge, Gercy, Aisne.

Résumé

Dans un contexte de changement climatique, des évolutions des aires de distribution des espèces végétales forestières sont attendues. Pour évaluer ces changements, une analyse spatiale de l'évolution de la distribution a été conduite en deux étapes pour un lot de 515 espèces sylvatiques et à partir de trois bases de données de végétation configurées différemment. Le travail a été mené dans les régions Nord - Pas-de-Calais et Picardie, régions caractérisées par leur importante fragmentation de l'habitat forestier et leurs très faibles variations altitudinales. La première étape de l'étude a permis de dégager des tendances générales d'évolution de la position horizontale (azimut et intensité du déplacement) du barycentre de la distribution pour 155 espèces dont une très large majorité évoluant vers le Sud, contredisant ainsi l'hypothèse de départ de remontée des espèces vers le Nord. La deuxième étape de l'analyse visait à modéliser l'évolution temporelle de la distribution de chaque espèce retenue par la première étape, à l'aide d'un modèle global mais aussi de modèles locaux à une résolution spatiale de 100 km², puis à détecter la présence d'un signal d'autocorrélation spatiale dans les valeurs prédites de changements de distribution. Si les modèles globaux ont permis de détecter des tendances significatives de régression (39/155 espèces) ou d'expansion (44/155 espèces) d'aire, aucun résultat significatif n'a été obtenu avec l'approche par modèles locaux.

Abstract

During climate changes, shifts in forest plant species distribution are expected. To assess these range shifts, a two-steps spatial analysis has been conducted for a pool of 515 forest plant species and from three different vegetation databases. The study area includes the Nord - Pas-de-Calais and the Picardie administrative regions, characterized by a high rate of forest habitat fragmentation and a topographically flat landscape. First, changes in the horizontal position (azimuth and magnitude of the shift) of the centre of mass of species distribution over time were assessed for all 515 species and general trends were detected for a total of 155 species, of which a large proportion shifted their distribution southward, contrary to expectations. Second, in-depth analyses of changes in species distribution over time for this pool of 155 species were carried out by using both a single-global-model approach and a set of localised models at a spatial resolution of 100 km² and analysing spatial autocorrelation in the predicted values of distribution changes. Global models have shown significant trends of range retraction (39/155 species) or range expansion (44/155 species) whereas no significant result was obtained with the approach based on a set of localized models.

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu mes deux maîtres de stage, Jonathan Lenoir et Julie Pargade. Jonathan a été très présent tout au long du stage, m'a beaucoup aidé, notamment quand R refusait de se laisser appréhender, m'a donné des idées d'analyses et appris énormément de techniques/astuces, m'a emmené explorer les creuses picardes, m'a conseillé dans mes choix d'orientation, ouvert sa porte et même son potager… J'espère qu'on ne perdra pas contact !

Quant à Julie, elle m'a permis de sortir un peu des bases de données en me donnant accès à des réunions ou évènements très intéressants et donnant un aperçu de ses activités. Bravo également à sa pugnacité pour avoir obtenu des données réputées longues à avoir. Bon courage pour la suite de ta carrière en Aquitaine. Une pensée pour Noémi qui a pris le relais à la toute fin et qui a fait partie des relecteurs de ce rapport.

Je remercie également les pourvoyeurs de données, l'inventaire géographique national, le Conservatoire botanique de Bailleul et plus particulièrement Rémi François pour avoir facilité l'acquisition de Digitale et pour son regard d'expert botaniste (et ses anecdotes picardes), Daniel Mathieu, François Munoz et Pierre Cellier de nous avoir fourni les relevés de la base SOPHY pour nos deux régions d'étude. Merci également à Romain Bertrand de nous avoir donné accès à ses modèles climatiques.

J'inclus de même le Lerfob et plus particulièrement mon tuteur Jean-Claude Gégout ainsi que Vincent Pérez de nous avoir permis d'utiliser plusieurs données raster édaphiques et climatiques issues du portail Silvae (http://silvae.agroparistech.fr/home/).

Enfin, merci à l'Unité de Recherche EDYSAN qui m'a accueilli. J'ai notamment pu découvrir de nombreux thèmes de recherche au travers de séminaires ou de conférences qui m'ont particulièrement plu.

Table des matières

1. Introduction 5
1.1. Problématique et contexte 5
1.2. Objectifs et hypothèses 6
2. Matériel et méthodes 7
2.1. Présentation de la zone d'étude 7
2.2. Présentation des bases de données 8
2.2.1. Base de l'inventaire géographique national (IGN) 8
2.2.2. Base SOPHY 10
2.2.3. Base Digitale 13
2.2.4. Bilan 14
2.3. Variables climatiques et édaphiques 15
2.4. Analyses effectuées 18
2.4.1. Analyses de l'évolution du barycentre (azimut et intensité du déplacement) de la distribution par espèce en fonction du temps 18
2.4.2. Analyse spatiale du déplacement de la distribution 20
2.4.2.1. Carroyage de la zone d'étude 20
2.4.2.2. Évolutions de la probabilité de présence des espèces en Nord Pas-de-Calais / Picardie établies selon des modèles linéaires généralisés dits « locaux » 22
2.4.2.3. Évolutions de la probabilité de présence des espèces en Nord Pas-de-Calais / Picardie établies selon un modèle linéaire généralisé dit « global » 24
2.4.2.4. Évolutions de la probabilité de présence de groupes d'espèces établis grâce aux valeurs bioindicatrices 24
2.4.2.5. Autocorrélation spatiale 25
3. Résultats 26
3.1. Évolutions du barycentre de la distribution en fonction du temps 26
3.2. Analyse spatiale du déplacement de la distribution 28
3.2.1. Modèles locaux 28
3.2.2. Modèles globaux 30
3.3. Modèles GLM avec les groupes d'Ellenberg 31
4. Discussion et critiques 31
4.1. Précisions sur la notion de barycentre 31
4.2. De fortes intensités de déplacement 32
4.3. Une tendance d'évolution des barycentres dirigée vers le sud 34
4.4. Confrontation de la tendance d'évolution des barycentres vers le sud et des résultats des modèles globaux 35
4.5. Une prédiction spatiale fine rendue caduque par la complexité des phénomènes intervenant 36
Conclusion 38
Bibliographie 39
Ouvrages 39
Articles de périodiques 39
Sitographie 41
Liste des contacts 42
Annexes 44
Annexe 1 : Noms et informations relatives aux espèces forestières ayant fondé les analyses 45
Annexe 2 : Schéma explicatif de la méthode d'étude de déplacement des barycentres. 64
Annexe 3 : Positions moyennes des barycentres par année en fonction des bases de données. 65
Annexe 4 : Corrélogrammes de Moran pour chacune des covariables sélectionnées. 66

Liste des figures et tables

Figure 1 : a) Localisation des forêts en Nord - Pas-de-Calais et en Picardie et limites départementales ; b) altitude dans ces deux régions. 7
Figure 2 : Localisation des relevés de la base de l'IGN (n = 5371). 9
Figure 3 : Dispositif de mesure utilisé par les agents de l'IGN. 9
Figure 4 : Fréquence de *Hyacinthoides non-scripta* en fonction du jour julien. 10
Figure 5 : Localisation des relevés de la base SOPHY (n = 6893). 11
Figure 6 : Nombre de relevés et nombre moyen d'espèces par relevé en fonction du temps. En orange figurent les relevés forestiers de la base SOPHY (n = 2171), en rouge ceux de l'IGN ancienne méthode (n =3769) et en vert ceux de l'IGN avec l'échantillonnage national (n = 1602). 12
Figure 7 : Comparaison entre la distribution des jours juliens disponibles (IFN et Digitale) et ceux simulés pour la base SOPHY en se calant sur la distribution empirique extraite des bases IFN et Digitale pour l'espèce *Hyacinthoides non-scripta*. 13
Figure 8 : Variables retenues. De gauche à droite, de haut en bas : ph, tmax (en °C), bh (en mm d'eau) et etr (en mm d'eau). 17
Figure 9 : Différence de température sur la saison de végétation (mois compris entre Avril et Septembre) basées sur les relevés entre les périodes 1961-1985 et 1986-2010 (en °C) par pixel de 100 km² (voir 2.4.2.1. pour la construction du carroyage). 18
Figure 10 : Régressions linéaires de l'évolution temporelle de la position du barycentre de la distribution de la Prêle des bois (*Equisetum sylvaticum*). 19
Figure 11 : Densité d'échantillonnage toutes années confondues par pixel obtenues avec a) les relevés de l'IGN, b) les relevés de SOPHY, c) les occurrences des 515 espèces étudiées avec Digitale. Les échelles sont différentes. 21
Figure 12 : a) Nombre de présences toutes années et toutes bases confondues, b) nombre de présences toutes années confondues dans les bases de l'IGN et SOPHY et c) nombre d'absences toutes années confondues dans les relevés de l'IGN et SOPHY pour l'espèce *Heracleum sphondylium.* 22
Figure 13 : Comparaison entre un signal spatial aléatoire et orienté 26
Figure 14 : Rose des vents : a) pour toutes les espèces ayant satisfait la condition d'exécution b) pour les espèces dont un déplacement dans au moins une direction est significatif 27
Figure 15 : Rose des vents pour les espèces dont le déplacement en latitude et en longitude est significatif 28
Figure 16 : a) Différences de probabilités de présence de *Stachys sylvatica* entre 2010 et 1995 prédites par pixel ; les astérisques indiquent si le modèle local considéré est significatif au regard de la variable année ; b) corrélogramme de Moran associé 29
Figure 17 : Carroyage avec le nombre de pixels toutes espèces confondues où l'ajout de la variable année est significatif et a) positif ; b) négatif. c) affiche le ratio a) / b). 30
Figure 18 : a) Différences de probabilités de présence de *Stachys sylvatica* entre 2010 et 1995 prédites par pixel à partir d'un unique GLM pour toute la zone ; b) corrélogramme de Moran associé. 31
Figure 19 : a) Répartition en France métropolitaine de *Prunus padus* selon la flore forestière de France, la zone d'étude est cerclée de rouge ; b) localisation des occurrences de *Prunus padus* dans le jeu de données, le barycentre des présences strictement avant 1995 est figuré en rouge, l'équivalent post-1995 est figuré en bleu. 32
Figure 20 : Vitesse de déplacement des barycentres des 155 espèces au déplacement significatif en fonction du nombre d'années de présence. La droite de régression est affichée. 33

Table 1 : Apports et inconvénients des trois bases de données utilisées. 14
Table 2 : Matrice des corrélations entre les variables climatiques et édaphiques fournies par le Lerfob. Les coefficients supérieurs ou égaux à 0.7 en valeur absolue sont surlignés en jaune 16

Index alphabétique des sigles

CBNBL = Conservatoire botanique national de Bailleul
CRPF = Centre régional de la propriété forestière
EDYSAN = Écologie et dynamique des systèmes anthropisés
GLM = Generalized linear model
IGN = Inventaire géographique national
IFN = Inventaire forestier national
Lerfob = Laboratoire d'étude des ressources forêt-bois
OREF = Observatoire régional des écosystèmes forestiers

1. Introduction

1.1. Problématique et contexte

Le changement climatique a des conséquences avérées notamment sur l'augmentation des températures. En effet, selon les dernières prédictions du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), la température moyenne en Europe lors de la dernière décennie dépasse d'1.3 +/- 0.11 degrés Celsius la moyenne des températures de 1850 à 1899 (Kovats et al., 2014). Face à ces modifications climatiques, les aires de répartition des espèces végétales évoluent (Lenoir et al. 2008, Bertrand et al. 2011, Groom 2013, Hernández et al. 2014). Si de nombreuses études ont été publiées sur ce sujet, Lenoir & Svenning (2014) ont montré que des lacunes existaient pour les déplacements dits horizontaux, c'est à dire en latitude ou longitude, des espèces végétales. Or, en contexte de changement climatique, ces déplacements impliquent des distances plus importantes que les déplacements altitudinaux pour qu'une espèce retrouve des conditions climatiques favorables à sa survie. Ainsi, Jump et al. (2009) ont montré que pour retrouver leurs conditions optimales de développement suite à une augmentation d'un degré Celsius de la température moyenne annuelle, les espèces ligneuses devaient parcourir 167 mètres en altitude, ce qui implique de faibles déplacements horizontaux en montagne, contre 145 kilomètres en latitude. De même, dans sa thèse, Bertrand (2012) indique que la distance minimale d'une espèce pour retrouver des conditions climatiques analogues à celles régnant entre 1965 et 1986 est nettement inférieure en montagne (distance médiane de 5,7 km) qu'en plaine (distance médiane de 34,4 km). Ceci est dû au fait que la température évolue plus intensément au regard de l'altitude que de la latitude. Une différence d'un kilomètre en altitude entraîne en effet une perte moyenne de 6,4 degrés Celsius (Glickman et al. 2000) alors que l'équivalent en termes de latitude n'entraînerait qu'une chute de quelques centièmes de degrés Celsius.

A ce contexte climatique, s'ajoute la forte fragmentation des habitats liée aux activités humaines qui se sont intensifiées au cours des cent dernières années et qui contraignent fortement les déplacements d'espèces. C'est le cas notamment des habitats forestiers, dont la fragmentation en plaine participe au retard de la réponse des communautés végétales forestières face au réchauffement climatique actuel (Bertrand, 2012). De plus, le modèle de la théorie de la biogéographie des iles (McArthur, 1967) nous indique que de telles contraintes de déplacements, liées à l'isolement et la dominance d'une matrice paysagère hostile pour les espèces végétales forestières, influencent fortement la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle des petits fragments forestiers (Jamoneau et al. 2012, Sonnier et al. 2014). A cela s'ajoute la faible capacité des espèces végétales forestières à se mouvoir dans l'espace car impliquant la reproduction végétative de proche en proche ou bien la reproduction sexuée par dispersion des diaspores.

Dans ce contexte de changements globaux liés au réchauffement climatique et à la fragmentation du paysage, les régions Nord - Pas-de-Calais et Picardie constituent, en France, un territoire d'étude idéal. En effet, bien que les surfaces forestières de ces régions soient en expansion avec notamment un accroissement de 8 % mesuré en Picardie au cours des quinze dernières années, elles sont relativement faibles et fragmentées en comparaison de la moyenne nationale (schéma régional de gestion sylvicole en Picardie du CRPF). De même, l'application de modèles climatiques

spatialisés dans les deux régions fait état d'un réchauffement significatif d'un degré Celsius au cours des trente dernières années (Bertrand 2012). C'est suite à ces constats qu'en 2006, un observatoire régional des écosystèmes forestiers (OREF) fut créé à l'initiative du Centre régional de la propriété forestière (CRPF) Nord - Pas-de-Calais/Picardie. Son objectif principal est de caractériser l'évolution des massifs forestiers régionaux face aux changements globaux en réalisant un suivi d'indicateurs sur un réseau de placettes permanentes en utilisant des protocoles nationaux et en valorisant certaines données régionales existantes. C'est dans ce cadre régional que cette étude a été réalisée au sein de l'unité de recherche écologie et dynamiques des systèmes anthropisés (EDYSAN) de l'université de Picardie Jules Verne qui est directement associée à l'OREF.

1.2. Objectifs et hypothèses

L'objectif principal de la présente étude est de quantifier les déplacements horizontaux, c'est-à-dire en latitude et en longitude, des espèces végétales forestières de plaine au cours des dernières décennies dans le contexte actuel de changement climatique et de fragmentation des habitats forestiers, ceci afin de répondre aux questions suivantes : (i) peut-on déceler des déplacements malgré la forte fragmentation de l'habitat forestier dans les régions Nord - Pas-de-Calais et Picardie et la faible capacité de dispersion de la plupart des espèces végétales forestières ? Si oui, (ii) quelle est l'intensité de ces déplacements horizontaux ? (iii) et existe-t-il une direction (azimut) préférentielle au sein de la zone étudiée ?

La principale hypothèse à vérifier dans le cadre de cette étude est la remontée vers le nord de l'aire de répartition des espèces végétales. Les augmentations locales de température déplacent en effet les optimums écologiques vers des zones plus froides que l'on retrouve au nord. Certaines espèces d'affinité méditerranéenne devraient ainsi se faire plus présentes dans la zone d'étude et d'autres espèces d'affinité nordique devraient régresser. De même, si les températures extrêmes se font plus fréquentes, l'aire de répartition des espèces continentales devrait s'étendre, au contraire de l'aire de répartition des espèces atlantiques et donc des déplacements vers l'ouest sont attendus. Il est important de quantifier ces déplacements d'aires, notamment pour le cortège d'espèces sylvatiques de la strate herbacée qui constitue une véritable sentinelle des déplacements attendus, entre autres, pour les essences sylvicoles. De ce fait, la vérification ou l'infirmation de ces hypothèses intéressera les gestionnaires forestiers.

Afin de répondre à ces questions, deux séries d'analyses ayant pour socle trois bases de données de végétation différentes ont été conduites. Les trois jeux de données sont les suivants : les relevés de l'inventaire géographique national (IGN) anciennement nommé inventaire forestier national (IFN), les relevés de la base SOPHY qui est une base de données floristiques stockant des relevés phytosociologiques réalisés sur le territoire français (Brisse et al., 1995) et la base Digitale développée par le Conservatoire botanique national de Bailleul (CBNBL) regroupant des relevés naturalistes de différents horizons. La première série d'analyses a consisté à étudier si la position géographique moyenne, ou barycentre, de chaque espèce avait évolué en fonction du temps. Les espèces ayant enregistré un déplacement ont été sélectionnées pour la deuxième série d'analyses. Cette dernière devait voir si, pour chaque espèce retenue, un signal spatial cohérent du déplacement de la distribution au sein de la zone d'étude se manifestait. Pour cela, le recours à des modèles linéaires généralisés

basés sur le concept de niche écologique (Hutchinson, 1957) fut utilisé. Prédire la distribution géographique d'une espèce à partir de ce type de modèles est fréquent (Guisan et al., 2002), mais l'originalité ici a consisté à calibrer, pour chaque espèce, un modèle différent par unité spatiale de 100 km^2 (modèle local) sur l'ensemble de la zone d'étude et à tester si les prédictions de changement de probabilité de présence des différents modèles locaux étaient spatialement corrélées.

2. Matériel et méthodes

2.1. Présentation de la zone d'étude

Le travail mené se focalise sur les régions françaises Nord - Pas-de-Calais et Picardie (48.84° – 51.09°; N 1.38° – 4.26° E). Le climat régnant dans ces deux régions est de type océanique modéré avec des influences maritimes à l'ouest, continentales à l'est et méridionales au sud. La température moyenne annuelle est de l'ordre de 10°C avec des minima en janvier et des maxima en Juillet et en Août. Les précipitations varient entre 635 et 900 mm/an selon les secteurs. Elles sont bien réparties tout au long de l'année avec une moyenne comprise entre 144 et 180 jours de pluie par an (Météo France).

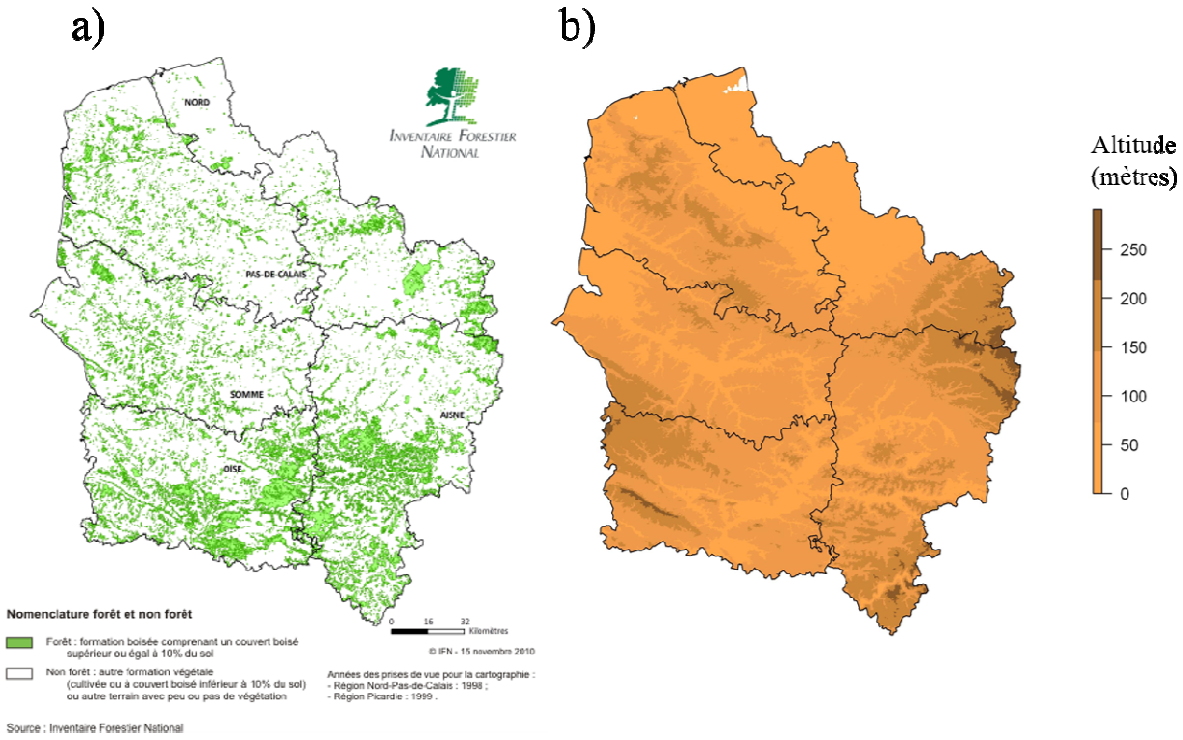


Figure 1 : **a)** Localisation des forêts en Nord - Pas-de-Calais et en Picardie et limites départementales ; **b)** altitude dans ces deux régions.

Les deux régions présentent des altitudes relativement faibles comme cela est visible sur la figure 1b. L'altitude moyenne y est inférieure à 100 mètres et l'altitude maximale est légèrement

supérieure à 300 mètres. Les variations altitudinales sont relativement faibles et le contexte général est un contexte de plaine.

D'autre part, le taux de boisement est faible dans ces deux régions. Avec 9,5 % de couvert forestier, le Nord – Pas-de-Calais a le taux de boisement national le plus faible, la moyenne nationale étant de 28,6 %. La Picardie quant à elle affiche un taux de 18 %, taux également inférieur à la moyenne nationale. Ces deux régions comptent toutefois des territoires bien associés à la ressource bois comme la Sambre-Avesnois, le sud de l'Aisne et de l'Oise et quatre parcs naturels régionaux sur les 46 existants au niveau national : cap et marais d'Opale, Scarpe-Escaut, Avesnois et Oise-Pays de France (figure 1a ; Institut national de la statistique et des études économiques).

Par ailleurs, le milieu forestier est relativement fragmenté dans ces deux régions avec une surface moyenne des forêts de 124 ha en Picardie qui s'abaisse à 54 ha quand ne sont pas pris en compte les six plus grands massifs (schéma d'aménagement régional de l'Office national des forêts).

Enfin, le Nord – Pas-de-Calais est une des trois régions les plus artificialisées et densément peuplées de France avec un taux surfacique d'artificialisation de plus de 15 % (Institut national de la statistique et des études économiques, 2009).

2.2. Présentation des bases de données

2.2.1. Base de l'inventaire géographique national (IGN)

Depuis 1992, l'IFN aujourd'hui IGN conduit des relevés phytoécologiques au sein des peuplements forestiers français. La méthode d'échantillonnage utilisée a changé au cours de l'année 2004. D'abord départementale, elle est devenue nationale.

De 1992 à Novembre 2004, l'échantillonnage suivait une méthode d'inventaires départementaux tournants effectués tous les 10 à 12 ans. Les relevés étaient réalisés de telle manière à avoir un taux de sondage d'un point pour 130 hectares de surface boisée. Ceci représente de 700 à 1500 placettes par département échantillonné. A noter que les relevés les plus anciens dans les deux régions d'étude remontent à l'an 2000 ce qui offre un recul temporel de 13 ans.

A partir de Novembre 2004 et jusqu'en 2012, dernière année pour laquelle les données sont disponibles, une méthode de sondage systématique appliquée sur l'ensemble du territoire est adoptée. Plus souple, elle permet de produire des résultats nationaux et régionaux précis par agrégation de données issues de cinq campagnes annuelles. Dès lors, chaque département fait l'objet de relevés toutes les années. Le nombre de points annuels par département échantillonné chute alors drastiquement avec une moyenne d'environ quarante relevés par département et par an.

La figure 2 montre la répartition des relevés de l'IGN utilisés dans le cadre de cette étude. Les plus fortes densités sont naturellement obtenues dans les zones les plus boisées (Parc naturel régional des caps et marais d'opale, Thiérarche, pays de Bray, forêt domaniale de Compiègne, …).

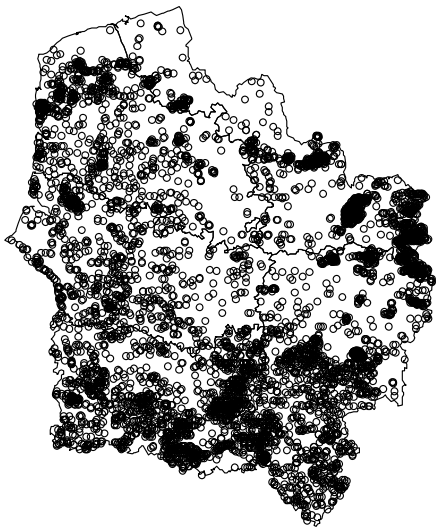


Figure 2 : Localisation des relevés de la base de l'IGN (n = 5371).

L'échantillonnage est systématique dans l'espace et dans le temps. Chaque point d'inventaire voit tout un ensemble de variable relevées. Ces variables se classent en plusieurs catégories : des données situationnelles, sylvicoles et écologiques. La situation comprend des informations cadastrales, topographiques, temporelles et spatiales, essentielles pour la suite des analyses. La description sylvicole est assez complète, avec notamment de nombreuses variables dendrométriques dont des données relatives aux taux de couvert des ligneux de plus ou moins sept mètres. Enfin, le volet écologique comprend des descriptions géologique, pédologique, de l'humus en place ainsi qu'un relevé floristique de présence/absence.

La surface du point d'inventaire se découpe en plusieurs cercles concentriques, chacun relatif à une catégorie d'informations comme présenté dans la figure 3.

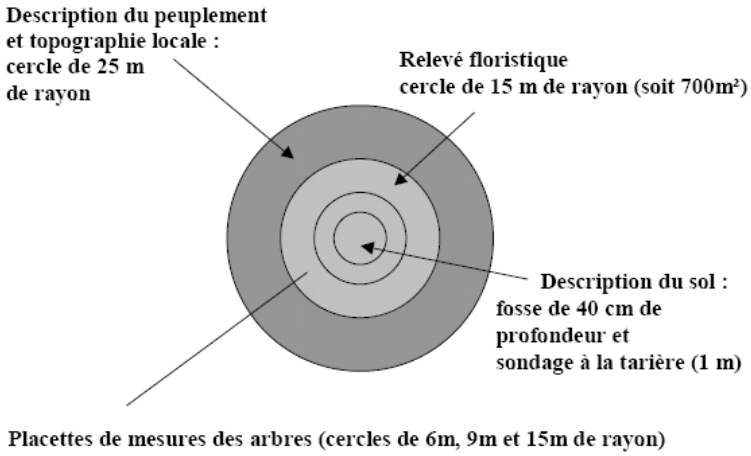


Figure 3 : Dispositif de mesure utilisé par les agents de l'IGN.

Un autre point concernant ces relevés est lié à leur qualité. Lors de la création de la base, les agents de l'IGN, qui avaient d'autres indices à mesurer que la composition floristique sur les relevés et qui n'étaient pas toujours des botanistes de formation, pouvaient être confrontés à des problèmes

d'identification. La qualité des relevés est ainsi bonne pour les espèces communes et peut être plus incertaine pour les espèces rares ou certains groupes difficiles à identifier. La qualité d'identification s'est toutefois améliorée avec le temps du fait du gain en expérience des agents et d'un contrôle rigoureux des relevés.

L'échantillonnage tel qu'il est réalisé, avec un passage toute l'année, induit un biais sur les espèces repérées. En effet, en passant dans des périodes hors saison de végétation, les agents de l'IGN ne relèvent pas des espèces qui s'expriment pourtant au point considéré. Ceci génère un nombre conséquent de « fausses absences » qu'il faut corriger avant de modéliser la distribution spatiale et temporelle d'espèces comme cela est visible sur la figure 4 où toutes les occurrences de la Jacinthe des bois ont été consignées sur une année.

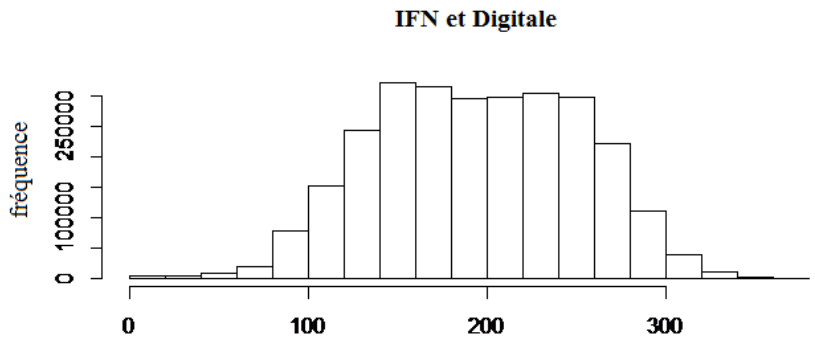


Figure 4 : Fréquence de *Hyacinthoides non-scripta* en fonction du jour julien.

Cependant, mis à part ce biais et celui lié aux erreurs ou oublis d'identification, les relevés de l'IGN permettent de disposer de vraies absences au sens où les espèces ont été cherchées dans le relevé. Ainsi et en faisant abstraction des biais évoqués, si une espèce n'est pas notée c'est qu'elle ne se développe pas sur le relevé. Cette précision prendra toute son importance lors de la description de la base Digitale où seules les occurrences des espèces sont notées.

2.2.2. Base SOPHY

Cette base provient d'une compilation de différentes sources bibliographiques et de relevés menés au cours de projets de recherche intervenant dans la zone d'étude (Brisse et al., 1995). Les milieux prospectés se situent à la fois en forêt et en milieu ouvert avec une forte représentation du littoral comme le montre la Figure 5.

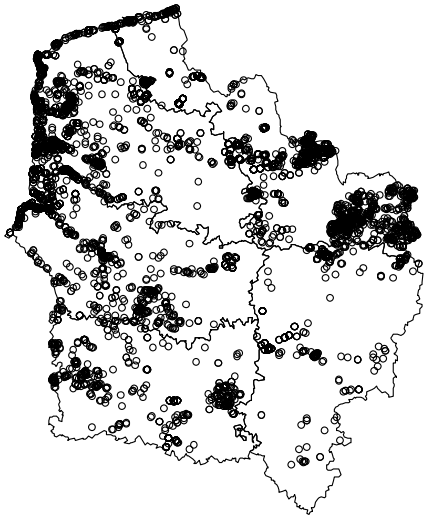


Figure 5 : Localisation des relevés de la base SOPHY (n = 6893).

Le recul temporel est nettement plus conséquent que celui offert par l'IGN puisque les données les plus anciennes remontent jusqu'en 1961, l'année la plus récente étant l'année 2000.

A l'échelle du relevé, de vraies absences sont obtenues à l'instar des données de l'IGN au sens où les espèces ont été cherchées. Le nombre de relevés annuels obtenu est fonction du nombre de références disponibles. Sa plage de valeurs est donc relativement étalée mais ne dépasse jamais les 200 relevés annuels (voir Figure 6).

Un éventuel biais lié à l'opérateur nous a été cependant signalé. En effet, certains auteurs ayant contribué à l'élaboration de la base SOPHY étaient avant tout autre chose des phytosociologues intéressés par la description des communautés végétales. Ceci a éventuellement pu aboutir à des espèces faussement absentes car ne concordant pas avec la liste de la communauté décrite. S'il mérite d'être cité, ce possible biais n'est pas corrigeable.

Une importante lacune de ce jeu de données est liée à l'absence de covariables explicatives, qu'elles soient liées à la richesse trophique, au climat des sites ou à la gestion qui y est pratiquée. Cette absence est problématique puisqu'elle obligera à sacrifier les potentiels facteurs explicatifs en cas de déplacement spatial ou temporel d'espèces.

En ce qui concerne la qualité des relevés forestiers effectués, le nombre moyen d'espèces recensées par relevé oscille globalement entre 10 et 30. La moyenne est de 19,7 espèces par relevé contre 19 pour l'IGN. Ceci fait état d'une qualité de relevés semblable à celle de l'IGN comme cela est visible sur la Figure 6.

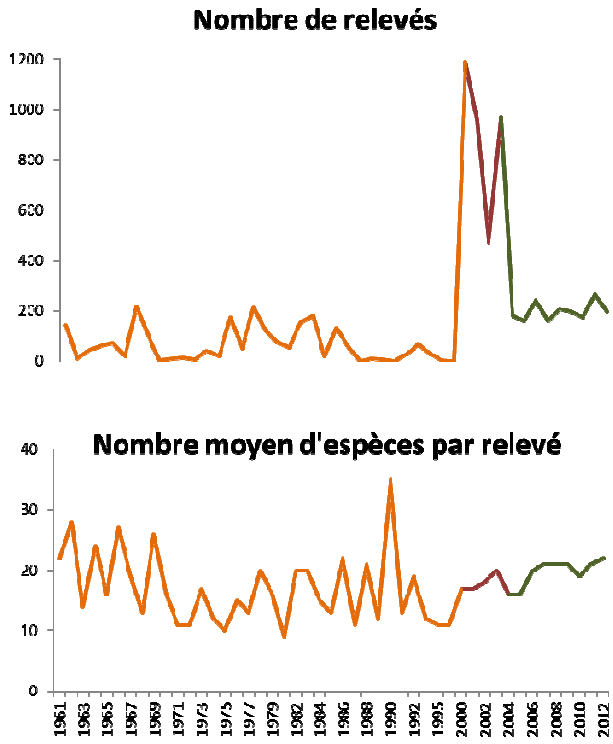


Figure 6 : Nombre de relevés et nombre moyen d'espèces par relevé en fonction du temps. En orange figurent les relevés forestiers de la base SOPHY (n = 2171), en rouge ceux de l'IGN ancienne méthode (n =3769) et en vert ceux de l'IGN avec l'échantillonnage national (n = 1602).

Une deuxième faiblesse du jeu de données par rapport à la base de l'IGN est liée à l'absence de date précise pour chaque relevé, seule l'année étant disponible. Afin de se caler sur la donnée temporelle des bases IGN et Digitale (voir 2.2.3) qui disposent toutes deux de l'information du jour julien pour chaque occurrence d'espèce, le jour julien fut tiré aléatoirement pour chaque occurrence d'espèce de la base SOPHY en se calant sur la sur la distribution observé au sein des bases IGN et Digitale (voir 2.2.3.). De cette manière, la variable jour julien se rapprochait de la distribution réelle des jours juliens pour lesquels l'espèce peut être détectée (voir Figure 7).

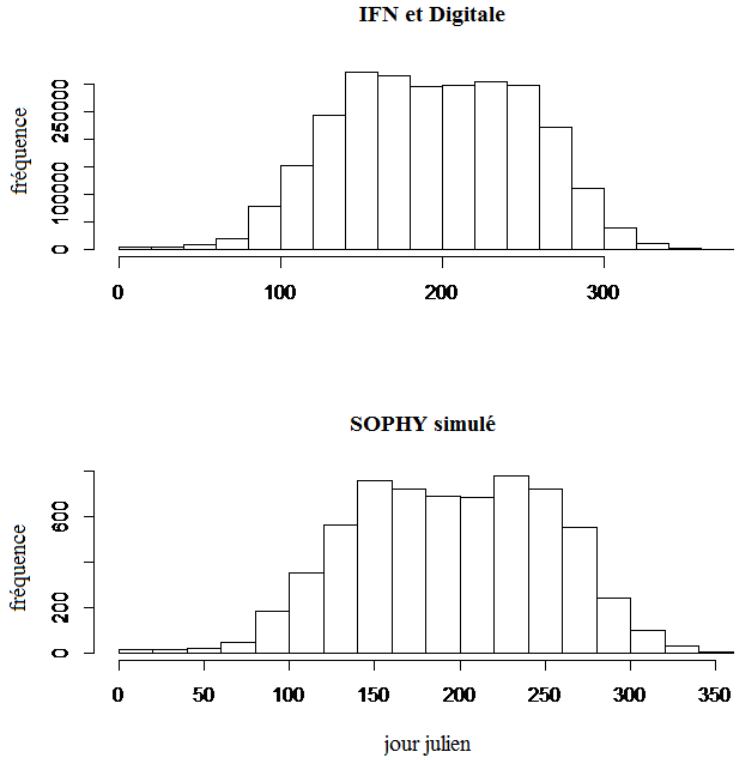


Figure 7 : Comparaison entre la distribution des jours juliens disponibles (IFN et Digitale) et ceux simulés pour la base SOPHY en se calant sur la distribution empirique extraite des bases IFN et Digitale pour l'espèce *Hyacinthoides non-scripta*.

La Figure 7 illustre, avec l'exemple de la Jacinthe des bois, le fait que la fréquence des jours juliens simulés suit le même profil que celle des jours juliens obtenue à partir des données empiriques. Cette approche a été adaptée à chaque espèce analysée au sein de cette étude.

2.2.3. Base Digitale

Cette base de données a été fournie par le Conservatoire botanique national de Bailleul (CBNBL). Elle est composée de saisies naturalistes réalisées depuis plus d'un siècle et initialement organisées en Atlas. Les données proviennent des observations naturalistes faites par les botanistes du Conservatoire, de certains collaborateurs ou d'observations floristiques issues de revues, d'herbiers ou de manuscrits datant parfois du XIX^{ème} siècle. La très forte hétérogénéité des données avant 1970 nous a conduits à ne récupérer que les occurrences d'espèces relevées après cette date. L'utilisation de ce type de données naturalistes issues des conservatoires botaniques nationaux n'a encore pratiquement jamais été réalisée dans le domaine de la recherche. Ceci, couplé à la forte dynamique du CBNBL, donne à l'analyse de la base Digitale un caractère pionnier.

Le mode de récupération des données et de description botanique conduit par les conservatoires se distingue fortement des relevés de végétation habituels et notamment des deux bases précédemment présentées. Usuellement, et en faisant fi des différents biais pouvant intervenir, lorsqu'une espèce ne figure pas dans un relevé, c'est qu'elle est bien absente au moment du relevé.

Toutefois, à l'exception des relevés communaux réalisés par le Conservatoire, les naturalistes et botanistes du CBNBL relevaient les présences des espèces sans effectuer de relevés au sens propre. Ce point extrêmement important conduit à prendre des précautions dans les modélisations statistiques de distribution.

L'étape de digitalisation de la base par le CBNBL se fit selon un carroyage assez fin, la maille unitaire étant un pixel de 1 km². Par ailleurs, l'extraction de la base réalisée ne contenait pas une donnée temporelle continue, seules les premières et dernières dates d'observation par espèce par carreau de la maille kilométrique étant disponibles. Malgré cette limite, le jeu de données obtenu se démarque avant tout par le nombre extrêmement important d'occurrences recensées, plus de trois millions, et le faible nombre de covariables disponibles.

2.2.4. Bilan

Les forces et les faiblesses des trois bases utilisées sont résumées dans la table 1.

Source	**Forces**	**Faiblesses**
IGN - 5 368 relevés - 515 espèces	• Réelles absences ; • Grille systématique ; • Echantillonnage annuel ; • Covariables disponibles.	• Faible recul temporel (13 ans) ; • Milieux uniquement forestiers.
SOPHY - 6 893 relevés - 1 208 espèces	• Réelles absences (supposées) ; • Recul temporel important (42 ans) ; • Tous les milieux représentés.	• Pas de date précise ; • Pas de données stationnelles ou concernant la gestion.
Digitale - 2 714 341 occurrences - 1 536 espèces	• Maille kilométrique ; • Recul temporel important (40 ans) ; • Tous les milieux représentés.	• Fausses absences ; • Première/dernière date d'observation ; • Pas de date précise ; • Pas de covariables.

Table 1 : Apports et inconvénients des trois bases de données utilisées.

Un travail important d'homogénéisation et de spatialisation de ces jeux de données a été effectué au cours du stage. Leur association a permis d'augmenter considérablement la puissance du jeu final en termes de nombre d'occurrences et de recul temporel mais s'est donc faite au détriment du nombre de covariables explicatives. Il devient ainsi impossible de s'affranchir totalement, entre autres choses, des effets de la gestion sylvicole sur la distribution des espèces végétales. Les chances de détecter des changements d'aire sont néanmoins largement accrues.

Le nombre d'espèces présentes dans chaque base diffère du fait de la prospection de plus ou moins de milieux et des compétences d'identification qui ne sont pas les mêmes selon les structures. De ce fait, comme l'étude est axée sur les espèces végétales forestières, il a été décidé de ne travailler

qu'à partir des 515 espèces de la base de l'IGN qui sont présentes dans la zone d'étude. En effet, ces espèces, contrairement aux deux autres bases, sont toutes sylvatiques. D'autre part, les espèces reconnues par l'IGN sont parmi les plus fréquentes et sont ainsi toutes retrouvées dans les deux autres bases. Au niveau spécifique, la base de l'IGN fait donc office de dénominateur commun. La liste de ces espèces est présentée dans l'annexe 1.

2.3. Variables climatiques et édaphiques

Comme évoqué précédemment avec le cas de la date d'observation (jour julien), d'autres variables liées aux conditions climatiques, édaphiques et de gestion varient spatialement et donc affectent directement la présence ou l'absence d'une espèce au sein d'une localité. En l'absence de données issues de placettes permanentes permettant de contrôler cette variabilité spatiale, il est nécessaire d'intégrer dans les modèles statistiques (voir 2.4.2.) un maximum de covariables permettant de capturer l'effet de la variabilité spatiale sur la distribution des espèces en plus de l'effet temporel de l'année qui constitue la principale variable d'intérêt ici. Contrairement à la variable de jour julien directement disponible pour les bases IGN et Digitale et recalculée pour la base SOPHY (voir 2.2.2.), aucune autre covariable n'est disponible pour les trois bases simultanément. Cependant, il est possible d'obtenir certaines informations de manière indirecte.

Des données climatiques et édaphiques spatialisées fournies par le laboratoire d'études des ressources forêt-bois (Lerfob) au format raster ont ainsi été intégrées aux jeux de données par recoupement de chacune des couches raster avec les coordonnées spatiales des relevés (IGN/SOPHY) ou des occurrences de chaque espèce (Digitale). L'intégration s'est faite directement sous le logiciel R version 3.1.1 (R Development Core Team) à l'aide notamment du package raster (Hijmans 2014). La création des variables, leur mode de calcul, leur résolution, leurs limites d'utilisation ainsi que toutes les métadonnées qui y sont associées sont accessibles sur le portail internet Silvae (http://silvae.agroparistech.fr/home/). Ce portail est produit par le Lerfob et propose l'accès à des informations géoréférencées concernant les espèces végétales, essentiellement forestières, et les principaux facteurs déterminant leur écologie. Parmi les variables disponibles, plusieurs ont été dans un premier temps intégrées au jeu de données global. Ces dernières sont les couches relatives au pH de l'horizon A et au C/N pour le sol. Pour les variables relatives au climat, ce sont la moyenne annuelle et estivale de la réserve utile, de l'évapotranspiration réelle et du bilan hydrique climatique sur la période 1961-1990 ainsi que la moyenne hivernale, estivale et annuelle de la température pendant la même période.

Ces variables seront par la suite désignées sous les acronymes suivants :

pH	-	ph
C/N	-	cn
Réserve utile	-	ru
Réserve utile estivale	-	ruete
Evapotranspiration réelle	-	etr
Evapotranspiration réelle estivale	-	etrete

Bilan hydrique climatique moyen	-	bh
Température moyenne annuelle	-	tmoy
Température estivale moyenne	-	tmax
Température hivernale moyenne	-	tmin

Une matrice des corrélations a ensuite permis d'éliminer les variables trop fortement corrélées entre elles comme le montre la table 2. On estime qu'au-delà d'un coefficient de corrélation valant 0.7 en valeur absolue, l'information apportée par les deux variables est redondante.

	ph	cn	ru	ruete	etr	etrete	bh	tmin	tmax	tmoy
ph	1	-0.8	-0.3	-0.3	-0.4	-0.4	-0.3	0.2	-0.1	0.3
cn	-0.8	1	0	0	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1
ru	-0.3	0	1	1	0.7	0.8	0.7	-0.1	-0.1	-0.5
ruete	-0.3	0	1	1	0.7	0.9	0.7	-0.2	-0.1	-0.6
etr	-0.4	0.1	0.7	0.7	1	0.9	0.5	-0.4	0.1	-0.5
etrete	-0.4	0.1	0.8	0.9	0.9	1	0.8	-0.4	0	-0.8
bh	-0.3	0.1	0.7	0.7	0.5	0.8	1	0	-0.4	-0.7
tmin	0.2	0	-0.1	-0.2	-0.4	-0.4	0	1	-0.7	0.5
tmax	-0.1	0.1	-0.1	-0.1	0.1	0	-0.4	-0.7	1	0.2
tmoy	0.3	0.1	-0.5	-0.6	-0.5	-0.8	-0.7	0.5	0.2	1

Table 2 : Matrice des corrélations entre les variables climatiques et édaphiques fournies par le Lerfob. Les coefficients supérieurs ou égaux à 0.7 en valeur absolue sont surlignés en jaune.

Le ph et le cn sont fortement corrélés entre eux mais ne le sont pas avec les autres variables. Le choix de conserver le ph, variable plus intuitive que le cn pour un public non averti et plus fiable au niveau de la qualité de la donnée (Lerfob : communication personnelle), a alors été fait.

Les températures tmin et tmax sont corrélées entre elles mais ne le sont pas avec les autres variables. En affichant les deux variables sur la carte de la zone d'étude, on s'aperçoit que tmax reflète davantage un gradient de continentalité que tmin avec de fortes variations d'Est en Ouest (voir Figure 8). Cette continentalité pouvant se superposer avec l'aire de répartition d'espèces d'affinité continentale, tmax a été préférée à tmin.

L'information apportée par les variables ru, ruete, etr, etrete, bh et tmoy s'imbrique dans un réseau de corrélation qui semble difficile à dénouer. Le choix a donc été de se baser sur l'origine des différentes variables et de conserver celle dont l'élaboration avait nécessité le moins d'étapes intermédiaires. Cette condition entraîna la sélection du bilan hydrique climatique bh et de l'évapotranspiration réelle etr. Ces variables sont peu corrélées entre elles et peu corrélées avec ph et tmax.

Au final, quatre variables environnementales fournies par le Lerfob ont été conservées en tant que variables explicatives dans les modèles statistiques (voir 2.4.3.) : ph, tmax, bh et etr (voir Figure 8). Les résolutions spatiales de ces variables sont d'un kilomètre carré pour les variables ph, tmax et etr et de 250 m² pour bh.

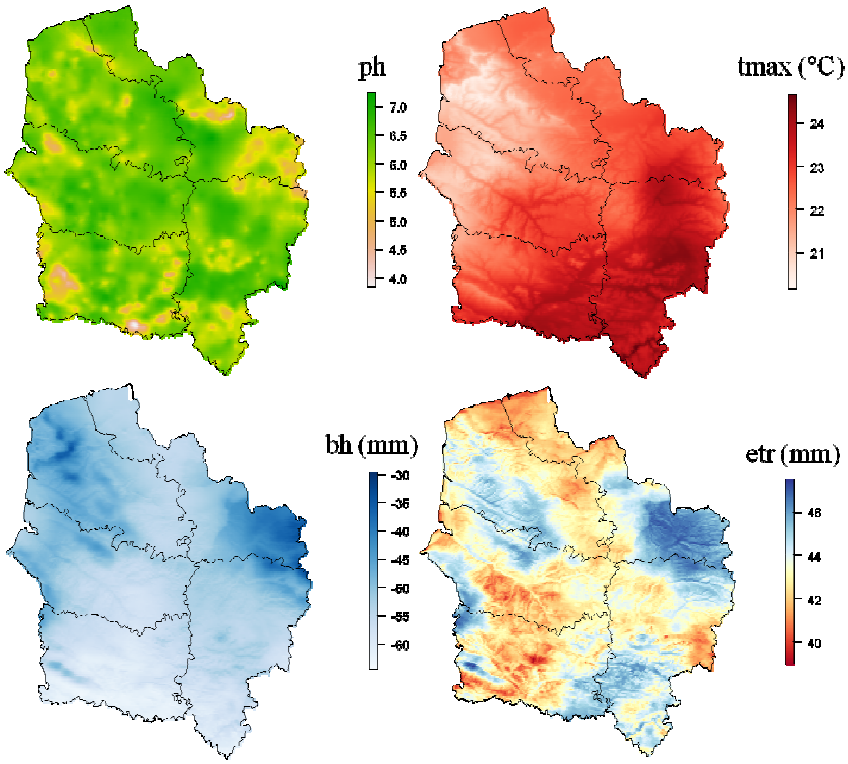


Figure 8 : Variables retenues. De gauche à droite, de haut en bas : ph, tmax (en °C), bh (en mm d'eau) et etr (en mm d'eau).

Cependant, parmi ces quatre variables, aucune ne permet de voir une évolution liée au changement climatique puisqu'elles ont été calculées sur des périodes définies. Afin de corriger cela, Romain Bertrand nous a fourni des données de température et de précipitation mensuelles de 1961 à 2010 correspondant à nos occurrences. Ces données proviennent d'un modèle climatique spatialisé au kilomètre carré qu'il a créé au cours de sa thèse (voir Bertrand 2012). De ces données, une était particulièrement intéressante, celle relative à la température au cours de la saison de végétation, définie comme étant comprise entre Avril et Septembre. Cette dernière, nommée tvégét par la suite, est particulièrement pertinente au regard du réchauffement climatique puisque les moyennes obtenues sur les périodes 1961-1985 et 1986-2010 dans les régions d'étude sont statistiquement différentes selon un test *t* de Student (probabilité associée inférieure à 2^{-16}). La moyenne de la première période est en effet de 13,9 °C tandis qu'elle s'élève à 15,1°C pour la période la plus récente, soit une augmentation de plus de 1°C. Cette différence est illustrée par la Figure 9. Cette variable tvégét n'a pas été intégrée directement aux modèles de prédiction mais a été utilisée a posteriori pour tenter d'expliquer les signaux observés.

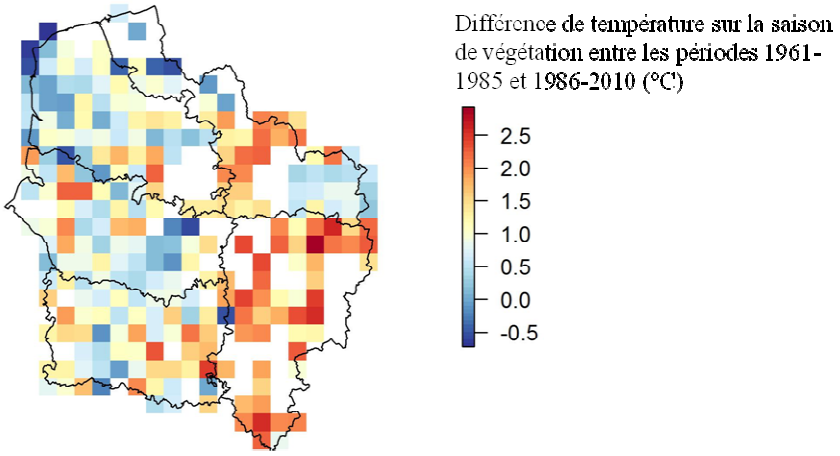


Figure 9 : Différence de température sur la saison de végétation (mois compris entre Avril et Septembre) basées sur les relevés entre les périodes 1961-1985 et 1986-2010 (en °C) par pixel de 100 km² (voir 2.4.2.1. pour la construction du carroyage).

On peut observer sur la figure 9 que les températures se sont globalement accrues entre les deux périodes, les augmentations pouvant atteindre 2,5°C. Le tampon atlantique a nuancé ces hausses dans l'ouest de la zone. A noter que des tests de Student ont été opérés pour l'intégralité de ces différences et qu'ils se sont tous révélés significatifs au seuil de 5 %.

2.4. Analyses effectuées

2.4.1. Analyses de l'évolution du barycentre (azimut et intensité du déplacement) de la distribution par espèce en fonction du temps

Cette première série d'analyses constitue un premier filtre permettant de détecter rapidement si des déplacements horizontaux ont bien eu lieu au cours du temps dans la zone étudiée mais n'intègre pas la notion de covariable évoquée plus haut. C'est dans la seconde série d'analyses (voir 2.4.2) basée sur un lot restreint d'espèces obtenues à l'issue de cette première série que les déplacements seront étudiés plus finement en intégrant un maximum de covariables.

L'étude des déplacements du barycentre de la distribution est basée uniquement sur les données d'occurrence. Elle a pour but de voir si la position moyenne des occurrences des espèces dans les jeux de données disponibles (IGN, SOPHY, Digitale) varie dans le temps. C'est une analyse classiquement utilisée (Groom 2013, Brommer et al. 2004, Brommer et al. 2012, Thomas et al. 1999) pour exploiter les bases de données naturalistes, celles-ci présentant un format différent des relevés botaniques usuels.

En préambule de cette partie, il a bien évidemment fallu s'assurer qu'aucun biais inhérent à la localisation des relevés en fonction du temps dans chaque base de données n'existait. Pour cela, des régressions linéaires confrontant le nombre de relevés de chaque base et de l'ensemble en fonction du temps furent effectuées. Les résultats graphiques sont présentés dans l'annexe 3. Aucune tendance significative ayant un réel impact sur les résultats présentés ultérieurement ne fut obtenue.

L'analyse fonctionne comme suit. Après avoir sélectionné une espèce, les longitudes et latitudes moyennes (i) des relevés comportant l'espèce (IGN et SOPHY) et (ii) des occurrences dans

Digitale sont extraites par année. Deux régressions linéaires sont ensuite réalisées par espèce : (i) une pour déceler une éventuelle évolution de la position du barycentre en latitude (variable à expliquer : Y) en fonction de l'année (variable explicative : X) et (ii) une pour déceler une éventuelle évolution de la position du barycentre en longitude (variable à expliquer : Y) en fonction de l'année (variable explicative : X). La Figure 10 illustre le type de résultats obtenus avec la Prêle des bois.

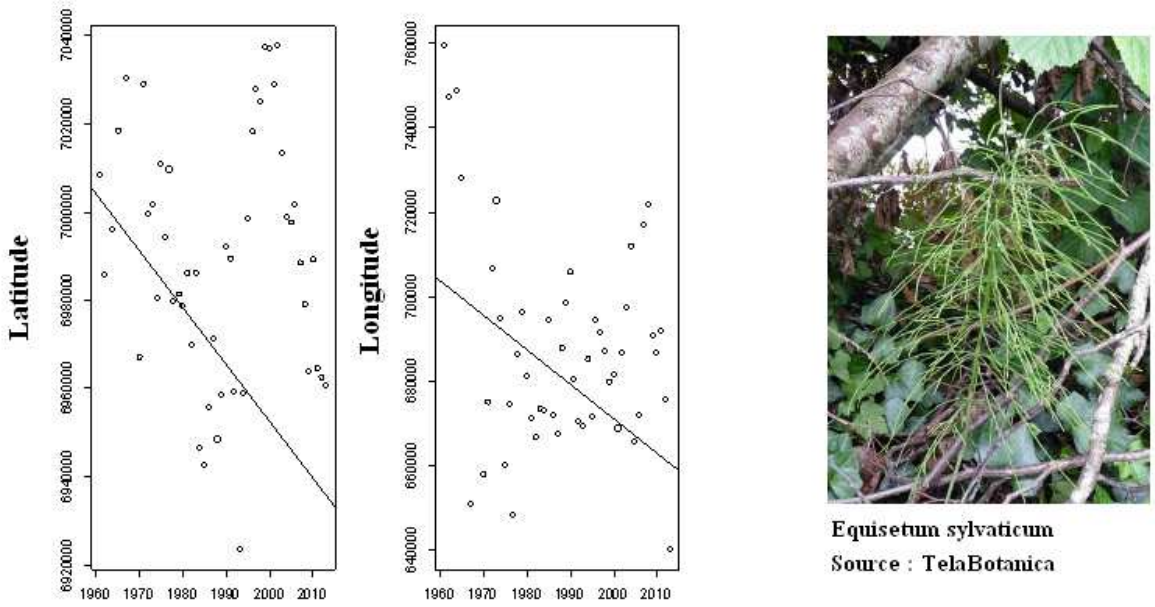


Figure 10 : Régressions linéaires de l'évolution temporelle de la position du barycentre de la distribution de la Prêle des bois (*Equisetum sylvaticum*).

Chaque régression linéaire a été calibrée à condition que l'on dispose d'un minimum de deux occurrences par année et ce pour au moins sept années différentes. Cette condition permet d'éliminer les régressions qui semblent significatives et très intéressantes à première vue mais qui ne sont en réalité basées que sur des artefacts d'échantillonnage des jeux de données. Ainsi, par exemple, il est possible qu'une espèce ait été observée une seule fois au cours des années 1970 au sud de la zone d'étude et qu'elle soit retrouvée en plusieurs stations dans les années 2000 au nord de la zone d'étude. Cette apparente « migration » du barycentre de la distribution vers le nord au cours du temps n'est pas nécessairement liée à un phénomène biologique réel mais à l'absence d'échantillonnage systématique dans Digitale et conduirait pourtant à une fausse interprétation de migration du barycentre de l'aire de répartition de l'espèce.

Afin de rendre encore plus efficace cette correction, l'effort d'observation de l'espèce focale au cours du temps (nombre d'occurrences par année) fut ajouté en tant que covariable dans chaque régression linéaire. De cette manière, la valeur de la pente, ou coefficient directeur, pour la variable année n'est plus affectée par l'effet du nombre d'occurrences disponible pour le calcul de la position du barycentre pour une année donnée et on évite ainsi tout effet dit de « confusion » en modélisation statistique.

Sur la figure 10, on peut observer le poids très important de la base Digitale qui est corrigé dans la droite de régression. En effet, les points situés après l'année 2000 qui ne sont pas originels de

la base Digitale et qui sont donc moins nombreux n'ont que très peu d'influence sur la droite de régression.

Le résultat des régressions est stocké dans une matrice donnant pour chaque espèce la vitesse en mètres par an, ou pente, d'évolution des barycentres en latitude et en longitude ainsi que la significativité ou non de ces déplacements (probabilité associées au paramètre de pente pour la variable année) (cf. annexe 1). A partir de ces coefficients, la vitesse de la résultante peut être calculée ainsi que la direction finale de déplacement. La vitesse est obtenue par application du théorème de Pythagore tandis que pour le calcul de la direction du déplacement, ou azimut, quatre formules sont à appliquer selon les valeurs obtenues pour les régressions sur la latitude et la longitude. Ces formules sont explicitées dans l'annexe 2.

Pour prendre un peu de recul sur ces résultats et observer une éventuelle tendance générale, les résultats sont affichés sur une rose des vents présentant les trois informations dégagées par l'analyse : dans quelle direction se déplacent les espèces, à quelle vitesse et combien sont-elles ?

2.4.2. Analyse spatiale du déplacement de la distribution

2.4.2.1. Carroyage de la zone d'étude

L'originalité de cette seconde série d'analyses, qui repose sur un lot d'espèce restreint et pour lesquels un signal de déplacement des barycentres en longitude ou en latitude a été détecté (voir la liste des 155 espèces présentant un signal de déplacement dans l'annexe 1), est d'étudier plus finement et de manière spatialisé le déplacement au sein de la zone d'étude, en contrôlant au maximum l'effet des facteurs autres que celui lié à la variable année sur la distribution.

Dans un premier temps, la zone d'étude a été découpée selon un carroyage régulier de 10 km de côté afin de créer des unités spatiale de 100 km² chacune. Les deux régions sont recouvertes par un total de 366 carreaux. Le choix de cette surface unitaire de 100 km^2 est dû à son côté facilement appréhensible et est un bon compromis entre une résolution trop fine avec laquelle il serait trop compliqué de détecter un changement de distribution quelconque du fait d'un effort d'échantillonnage par carreau insuffisant et une résolution trop grossière qui serait moins intéressante à aborder d'un point de vue spatial.

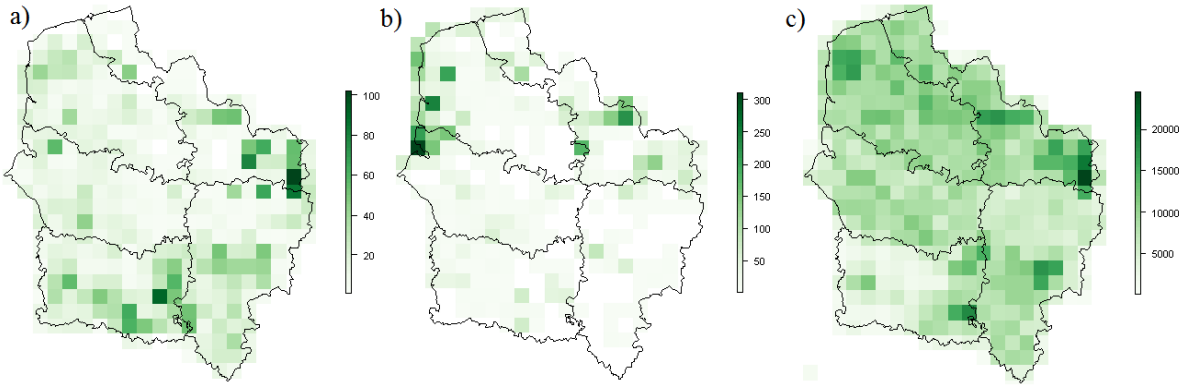


Figure 11 : Densité d'échantillonnage toutes années confondues par pixel obtenues avec **a)** les relevés de l'IGN, **b)** les relevés de SOPHY, **c)** les occurrences des 515 espèces étudiées avec Digitale. Les échelles sont différentes.

Quand on affiche la densité d'échantillonnage toutes années confondues (Figure 11), les différences de construction des trois bases apparaissent clairement. La base de l'IGN avec son échantillonnage systématique recouvre l'ensemble des massifs forestiers régionaux. Les plus fortes densités, autour de la centaine de relevés par pixel, sont obtenues dans les secteurs les plus boisés, telle la Thiérarche dans le sud-est du département du Nord, et dans les grands massifs forestiers, telle la forêt domaniale de Compiègne en Picardie. Il y a en moyenne 7,4 relevés par pixel.

Les densités d'échantillonnage les plus fortes obtenues avec la base SOPHY oscillent entre 200 et 300 relevés par pixel. Ces derniers sont essentiellement localisés sur le littoral, zone écologique particulière qui a suscité un intérêt fort et donc de nombreuses études phytosociologiques. En revanche, de nombreuses zones sont sous-échantillonnées voire exemptes de relevés. Cependant, la moyenne de relevés par pixel est plus importante que pour l'IGN puisqu'elle est de 16,2.

Enfin, la troisième carte qui concerne la base Digitale fait état d'une densité d'échantillonnage monstre en comparaison avec les deux premiers jeux de données. Il est toutefois à noter que l'unité d'observation représentée est l'occurrence ce qui entraîne une lecture différente de cette carte par rapport aux deux précédentes. On dénombre en moyenne 5235 occurrences par pixel obtenues avec la seule base Digitale et ce pour les 515 espèces étudiées.

Cependant, les cartes affichées dans la Figure 11 présentent l'ensemble des relevés. Lorsque l'on passe à l'échelle de l'espèce il est fréquent que de nombreuses zones se retrouvent exemptes de relevés où l'espèce considérée est présente. Ceci est particulièrement vrai pour les espèces peu communes ou rares comme le montre la Figure 12.

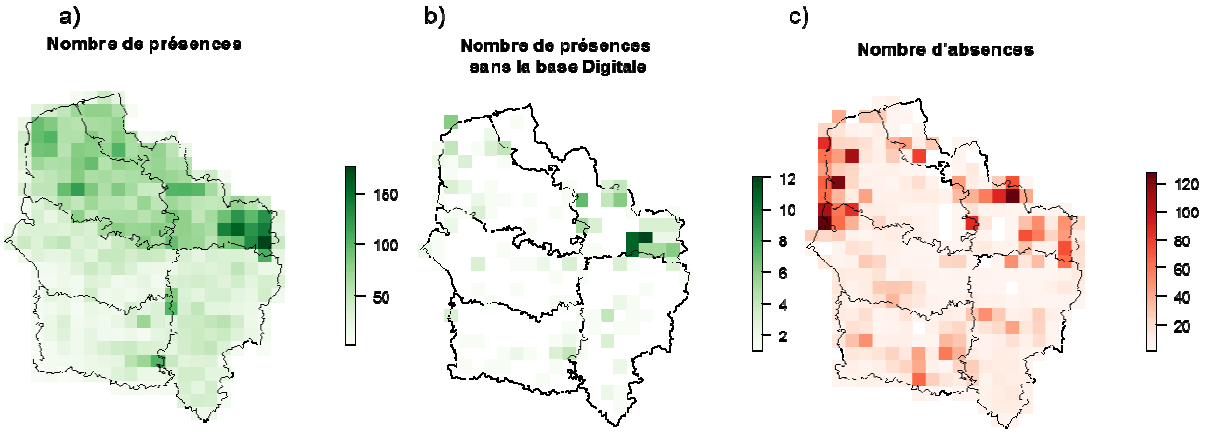


Figure 12 : **a)** Nombre de présences toutes années et toutes bases confondues, **b)** nombre de présences toutes années confondues dans les bases de l'IGN et SOPHY et **c)** nombre d'absences toutes années confondues dans les relevés de l'IGN et SOPHY pour l'espèce *Heracleum sphondylium.*

La Figure 12 a) regroupe l'ensemble des présences pour *Heracleum sphondylium*. Plusieurs pixels, concentrés en Picardie, témoignent d'une absence de l'espèce. La Figure 12 b) permet d'observer l'apport très puissant de la base Digitale, notamment en Nord – Pas-de-Calais, puisque les présences combinées des seules bases de l'IGN et de SOPHY avoisinent seulement la centaine de présences sur toute la zone d'étude. Les échelles des cartes b) et c) témoignent du ratio nombre de présences/nombre d'absences dans les bases de l'IGN et SOPHY. Ce ratio semble être ici autour de 1/10. Il devient équilibré avec l'apport de la base Digitale.

Pour les analyses qui suivront, chaque pixel sera traité individuellement, en calibrant notamment un modèle statistique par pixel (voir 2.4.2.2.) et ceci pour chaque espèce séparément. L'objectif est ici de tester l'effet positif ou négatif de la variable année sur la fréquence d'observation de l'espèce focale au sein d'un pixel donné et donc de voir si elle est en progression ou en régression dans ce pixel. Les résultats de cette modélisation par pixel seront ensuite analysés de manière spatialisée afin de détecter ou non un signal d'autocorrélation spatiale positive au niveau régional (voir 2.4.2.4.).

Toutefois, afin d'éviter des biais liés aux absences d'une espèce dans certains pixels du carroyage comme l'illustrait la figure 12, une condition a été mise en place en préambule de ces analyses. Ainsi, pour chaque espèce, un pixel sera conservé à la condition qu'il contienne au moins une fois l'espèce sur sept années différentes. La limite de sept est un bon compromis entre une condition trop stricte qui supprimerait trop de carreaux et une trop souple qui n'éliminerait pas tous les problèmes de sous-échantillonnage.

2.4.2.2. Évolutions de la probabilité de présence des espèces en Nord Pas-de-Calais / Picardie établies selon des modèles linéaires généralisés dits « locaux »

Entre autres, les modèles linéaires généralisés (GLMs) (McCullagh et al., 1989) sont utilisés pour établir des modèles de distribution d'espèces (Guisan et al. 2002). Ils permettent de confronter une variable à expliquer ou à prédire (Y), ici la présence/absence qui est une variable binaire de l'espèce considérée, à plusieurs variables explicatives ou prédictives (X_i). La principale variable explicative

dans notre étude est le temps symbolisé dans les jeux de données par l'année du relevé ou de l'occurrence. Etant donnée la nature binaire de la variable à expliquer, un GLM de type binomial (cf. régression logistique) va donc être exécuté indépendamment pour chaque espèce et ceci dans chaque pixel du carroyage.

Afin de prendre en compte les effets indésirables liés à la variabilité spatiale des données disponibles au sein d'un même pixel de 100 km^2 et récoltés dans des conditions parfois très différentes, plusieurs variables liées au jour julien d'observation (jjul), au climat (tmax, bh et etr), au sol (ph) et à l'origine de la donnée (source : IGN/SOPHY/Digitale) ont été utilisées en tant que covariables dans chaque modèle. Pour tenir compte de la réponse majoritairement unimodale de la phénologie des espèces entre le 1er Janvier et le 31 Décembre (voir figure 4), un polynôme du second degré a été utilisé pour la variable jjul.

Ainsi après intégration des covariables présentées ci-dessus, on obtient pour chaque espèce et pour chaque pixel une équation du type :

$$Y(0/1) = \log\left(\frac{P}{1-P}\right) = a + b \times année + c \times jjul + d \times jjul^2 + e \times ph + f \times t\max + g \times bh + h \times etr + i \times source + \mathrm{E}$$

où Y est la variable à expliquer
P est la probabilité que l'espèce considérée soit présente
E sont les résidus du modèle

En procédant de la sorte, on aboutit à la production de très nombreux modèles locaux, 366 au maximum pour une espèce. Avec la condition émise en amont, une moyenne de 199 modèles locaux par espèce a été créée (voir annexe 1). Au total, ce sont 30 864 modèles locaux qui ont été générés. Il est évident que parmi ces différents modèles locaux intervenant pour décrire la distribution spatiale d'une espèce, certains pourraient être optimisés. C'est le désavantage de cette méthode mais il permet toutefois de comparer les prédictions données d'un pixel à l'autre, élément important pour la suite des analyses (voir 2.4.2.5.).

Les bases de l'IGN et SOPHY s'accordent bien avec la modélisation impliquant les GLM puisque chaque relevé offre une information de type présence/absence pour une espèce. Cependant, si les analyses ont été conduites dans un premier temps avec ces deux seules bases, l'analyse finale présentée dans ce rapport intègre la base Digitale. Ceci conduit à fortement augmenter les présences d'une espèce mais n'influe pas sur les absences puisque cette information ne figure pas dans Digitale. La puissance du nombre de données augmente ainsi fortement mais le risque de donner un poids trop important aux présences se présente. C'est pourquoi, il est important d'intégrer la variable source en tant que covariable dans les modèles.

Le résultat obtenu avec cette méthode est une carte par espèce contenant les 366 pixels du carroyage. Parmi ces pixels du carroyage, seuls les pixels pour lesquels un modèle local a été calibré sont utilisés pour calculer la différence entre la probabilité de présence de l'espèce lors de l'année 1995 et la probabilité de présence de l'espèce lors de l'année 2010. Ces deux années ont été déterminées de façon à éviter de donner des prédictions en dehors de la fenêtre temporelle sur laquelle les modèles locaux ont été calibrés. A noter que les valeurs prises par les covariables ph, etr, et bh sont

fixées et égales aux conditions moyennes dans la zone d'étude. La covariable source a été fixée comme étant la source Digitale, cette dernière correspondant au jeu de données le plus fourni.

Les probabilités sont données par le modèle régnant sur le pixel considéré. Plus la différence est positive et proche de 1 et plus l'espèce a progressé dans le pixel considéré et inversement. La carte donne donc un aperçu de l'évolution de la répartition de l'espèce dans le carroyage global. Cet aperçu est évalué spatialement dans la partie 2.4.2.5.

En cas de signal intéressant et afin de voir l'effet des changements de température au cours de la période de végétation, des corrélations entre les différences de tvégét par pixel entre les périodes 1961-1985 et 1986-2010 (voir Figure 9) et les probabilités de présence de l'espèce sont réalisées.

2.4.2.3. Évolutions de la probabilité de présence des espèces en Nord Pas-de-Calais / Picardie établies selon un modèle linéaire généralisé dit « global »

La même analyse que dans la partie précédente est conduite mais cette fois-ci, au lieu d'effectuer un modèle par pixel, un seul GLM est généré pour toute la zone d'étude. La même équation intervient. Les mêmes cartes sont produites, leur mode de construction est toutefois différent. En effet, la différence entre la probabilité de présence de l'espèce en 2010 et la probabilité de présence de l'espèce en 1995 est générée à partir d'un unique modèle mais est appliquée à chaque pixel selon les conditions (ph, tmax, …) qui y règnent. Dès lors, les corrélogrammes obtenus devraient afficher une tendance puisque les résultats suivront les valeurs des covariables dans chaque pixel et ces covariables affichent une dépendance spatiale (voir Figure 8 ; voir annexe 4).

Ces modèles globaux permettront de donner la tendance générale d'évolution des espèces dans la zone d'étude ce qui est donc différent des modèles locaux qui eux apportent une information spatialisée à une plus petite échelle géographique.

2.4.2.4. Évolutions de la probabilité de présence de groupes d'espèces établis grâce aux valeurs bioindicatrices

L'analyse présentée dans la partie 2.4.2.2. est relativement fine au sens où elle conduit à la réalisation d'un modèle par pixel pour chaque espèce. Cependant, à ce degré de précision, le risque de ne rien détecter se pose, notamment pour les espèces rares ou peu communes. Pour pallier cet inconvénient, une analyse du même type faisant intervenir non pas une espèce mais un groupe d'espèces est exécutée. De cette manière, un plus grand nombre de relevés rentre en compte et permet d'effacer les soucis de sous-échantillonnages. Les conclusions à tirer seront cependant moins directes.

La constitution des groupes s'est basée sur le fait que quatre grands types d'espèces végétales se confrontent dans les deux régions considérées. Ainsi, on trouve des espèces d'affinité méridionale, nordique, atlantique et continentale. Si un grand nombre d'espèces se révèlent être ubiquistes, certaines d'entre elles ont leur limite d'aire de répartition dans la zone d'étude.

Pour constituer les groupes d'espèces selon ces quatre grands types, il apparaît pratique de travailler avec les valeurs bioindicatrices d'Ellenberg (1992). En effet, parmi ces dernières, deux coefficients reflètent l'affinité qu'ont les plantes pour la température et la continentalité. Ce sont respectivement les indices T et K, qui prennent leur valeur entre les entiers 1 et 9. Plus les indices sont

élevés et plus l'espèce considérée est thermophile et continentale et inversement. Sur les 515 espèces sylvatiques, 472 disposaient de valeurs bioindicatrices, les autres ont été exclues de l'analyse.

A partir du fichier recensant les valeurs d'Ellenberg, les valeurs de K et T disponibles ont été rassemblées et les premier et dernier quartiles de l'ensemble des valeurs des deux indices ont servi à générer les quatre groupes. De cette manière, on obtient les correspondances suivantes :

Premier quartile de l'indice T	-	Espèces d'affinité nordique (n = 38)
Dernier quartile de l'indice T	-	Espèces d'affinité méridionale (n = 41)
Premier quartile de l'indice K	-	Espèces d'affinité atlantique (n = 89)
Dernier quartile de l'indice K	-	Espèces d'affinité continentale (n = 98)

Le processus opératoire est le même que dans la partie 2.4.2.2. si ce n'est que le script d'exécution ne sera lancé que quatre fois, une fois pour chaque groupe créé, au lieu d'une fois par espèce. Un GLM de type poisson, et non plus binomial, est désormais utilisé car la variable réponse n'est plus binaire mais correspond à une donnée de comptage (nombre d'espèces au sein du groupe).

2.4.2.5. Autocorrélation spatiale

Après avoir obtenu une carte de l'évolution temporelle de la probabilité de présence (régression/progression) pour chaque espèce disponible sur les carreaux de la zone d'étude, une analyse spatiale est opérée sur cette variable. Cette analyse consiste à examiner la présence éventuelle d'un signal d'autocorrélation spatiale positive (voisins proches identiques) au sein de la zone d'étude via l'indice de Moran (1950). L'autocorrélation spatiale intervient quand des valeurs proches géographiquement ne sont pas indépendantes les unes des autres et sont donc liées entre elles (Legendre et al., 1993). La première loi de Tobler, « everything is related to everything else but near things are more related than distant things », décrit également bien le phénomène d'autocorrélation spatiale (Tobler, 1970). La liaison peut être aussi bien positive que négative. De cette manière, l'indice de Moran peut être calculé à partir des valeurs de l'évolution temporelle de la probabilité de présence prédite par les modèles GLMs. Le calcul de l'indice de Moran produit un corrélogramme qui est un graphique affichant l'autocorrélation en ordonnée et les classes de distances en abscisse (Legendre et al., 1993). La classe de distance minimale fixée dans le script d'exécution est de 11 000 mètres. De cette manière, la première classe englobe l'ensemble des voisins du pixel pour lequel l'indice est calculé, chaque pixel faisant 10 000 mètres de côté. La deuxième classe englobe les cellules adjacentes aux voisins directs du pixel considéré. Le même processus se répète pour les autres classes de distance. Pour chaque classe de distance, le corrélogramme indique si les différences observées avec les classes voisines sont statistiquement significatives ou non. Un corrélogramme prend ses valeurs entre -1 (autocorrélation négative) et 1 (autocorrélation positive).

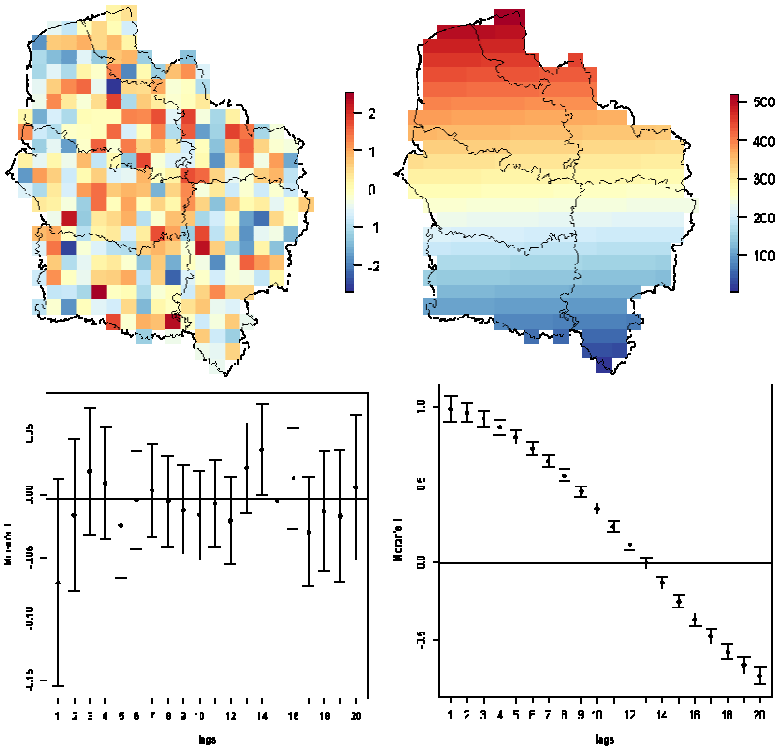


Figure 13 : Comparaison entre un signal spatial aléatoire et orienté.

La Figure 13 présente deux cas hypothétiques de valeurs d'autocorrélation spatiale et illustre les différences obtenues entre un signal spatial aléatoire et un signal spatial présentant une forte autocorrélation positive et donc interprétable. Les deux cartes présentent le carroyage de 100 km² sur la zone d'étude avec des valeurs aléatoires pour la carte de gauche tandis que celle de droite adopte des valeurs croissantes à mesure que la latitude croît. Le corrélogramme de Moran associé à la première carte est dénué de toute structure et ses valeurs oscillent autour de zéro ce qui illustre l'absence de signal spatial. Chaque intervalle de confiance inclut d'ailleurs la valeur zéro. Le second corrélogramme quant à lui présente clairement une structure, signe d'une autocorrélation spatiale positive à faibles distances (voisins proches identiques) qui tend à devenir négative à longues distances (voisins lointains différents). Cette analyse correspond à la construction de la carte de droite.

Un signal spatial cohérent de changement d'aire de répartition pour une espèce en fonction du temps sera donc obtenu dans le cas de l'obtention d'un corrélogramme de l'acabit du second de la Figure 13.

3. Résultats

3.1. Évolutions du barycentre de la distribution en fonction du temps

L'analyse de déplacement des barycentres a été menée sur les espèces satisfaisant la condition évoquée dans la partie 2.4.1. (au moins deux occurrences sur sept années différentes). Parmi les 515 espèces retenues initialement, seules 371 ont satisfait la condition soit 82 %.

Au sein de ces 371 espèces, 155 ont vu leur barycentre se déplacer de manière significative dans au moins une direction. Ainsi, 128 ont eu un déplacement en latitude significatif soit 28 % des espèces sylvatiques et 19 ont eu un déplacement en longitude significatif soit 4 %. Enfin, 8 espèces ont vu leur barycentre se déplacer de manière significative à la fois en latitude et en longitude, ce qui représente 1,8 % des espèces sylvatiques. L'annexe 1 liste ces différentes espèces qui sont respectivement surlignées en bleu, rouge et gris.

Les roses des vents qui suivent présentent ces résultats en incluant trois informations essentielles. La couleur indique la vitesse de déplacement du barycentre d'une espèce ; elle s'exprime en mètres par an. Les cercles concentriques indiquent le nombre d'espèces concernées. L'échelle est affichée à gauche de la rose. Enfin, la direction du déplacement est donnée par l'orientation de chaque barre sur la rose des vents (azimut).

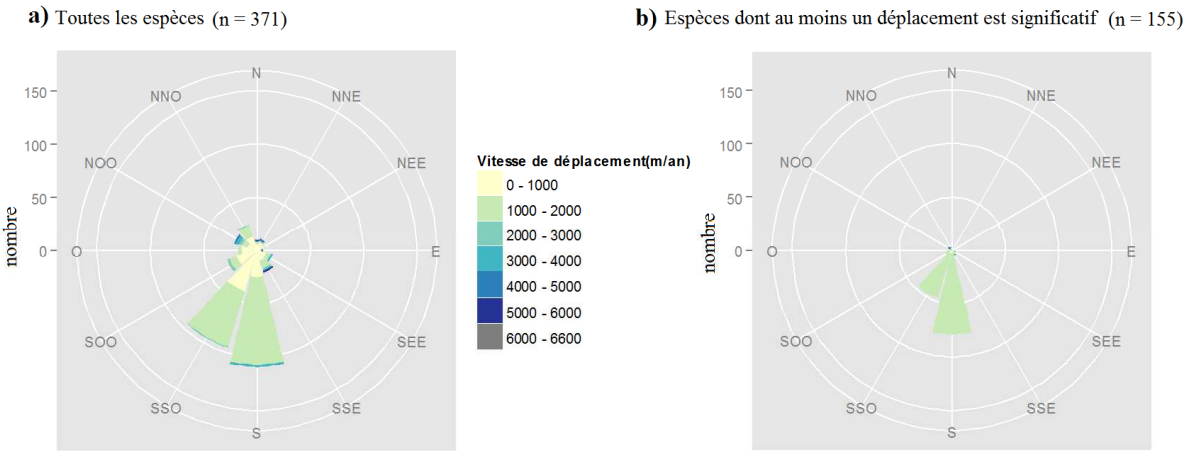


Figure 14 : Rose des vents : **a)** pour toutes les espèces ayant satisfait la condition d'exécution **b)** pour les espèces dont un déplacement dans au moins une direction est significatif.

Sur la Figure 14 a), on peut voir que la majeure partie des barycentres se déplacent vers le Sud et le sud - sud-ouest. Ce sont en effet près de 100 espèces sur 371 qui vont dans cette direction. Les autres directions semblent contenir un nombre nettement inférieur et équivalent d'espèces.

Les vitesses qui prédominent sont situées entre 0 et 2 kilomètres parcourus par an.

La Figure 14 b) est semblable à la figure précédente. Seulement, plus d'importance doit lui être accordée car elle affiche les espèces dont au moins un déplacement est significatif. Les tendances sud et sud – sud-ouest retrouvées ne semblent pas être le fruit du hasard.

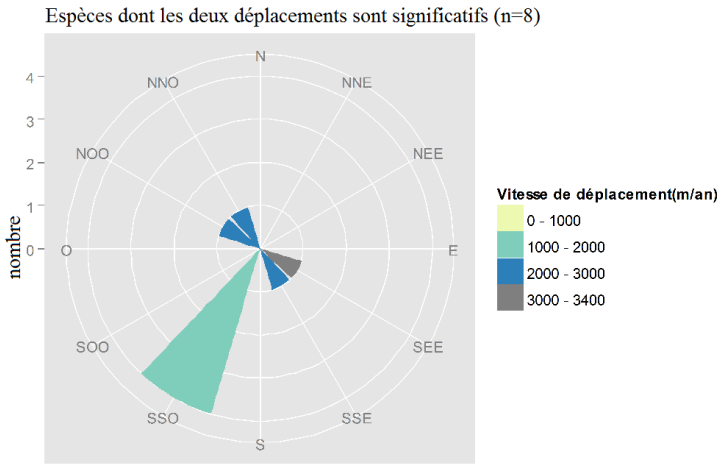


Figure 15 : Rose des vents pour les espèces dont le déplacement en latitude et en longitude est significatif.

La Figure 15 affiche les 8 espèces affectées d'un déplacement à la fois significatif en latitude et en longitude. Ces 8 espèces sont les suivantes : *Alliaria petiolata, Carex muricata, Equisetum sylvaticum, Heracleum sphondylium, Rubus idaeus, Syringa vulgaris, Taraxacum campylodes* et *Urtica doica* (voir annexe 1). La même tendance que celle évoquée précédemment se retrouve à plus petite échelle.

Pour rappel, des régressions sur la position de l'ensemble des relevés furent effectuées et ces dernières témoignaient d'une légère, l'échelle de vitesse étant du mètre par an, remontée significative vers le nord-est des relevés ce qui apparaît anecdotique au regard des tendances affichées par les figures présentées dans cette partie. Les déplacements observés ne sont donc pas le fruit d'un biais d'échantillonnage temporel.

Par ailleurs, une précision sur l'influence des différentes bases de données sur les figures de cette partie doit être faite. En effet, des roses similaires ont été produites en séparant les bases de données et il apparaît que le schéma général est porté par la base Digitale. En effet, si les vitesses sont les mêmes, l'utilisation unique de la base de l'IGN aboutit à une direction préférentielle orientée vers le sud-est de la zone d'étude tandis que la base SOPHY adopte une direction préférentielle orientée vers le nord-ouest. L'utilisation seule de Digitale est conforme aux figures de cette partie.

3.2. Analyse spatiale du déplacement de la distribution

3.2.1. Modèles locaux

Cette deuxième série d'analyses a été initiée sur les 155 espèces présentant au moins un déplacement de barycentre significatif (voir 3.1.). Parmi celles-ci, aucun corrélogramme ne témoignait d'un signal spatial dirigé (Figure 13). Seuls 12 corrélogrammes présentaient une autocorrélation significative au sein d'une des trois premières classes de voisinage. Ces corrélogrammes concernent les espèces suivantes : *Ajuga reptans, Anthriscus sylvestris, Carex pendula, Crataegus laevigata, Dryopteris carthusiana, Dryopteris dilatata, Galeopsis tetrahit, Holcus mollis, Poa trivialis, Scrophularia*

auriculata, *Stachys sylvativa* et *Veronica montana*. Un exemple de ce type de résultat est illustré dans la figure 16.

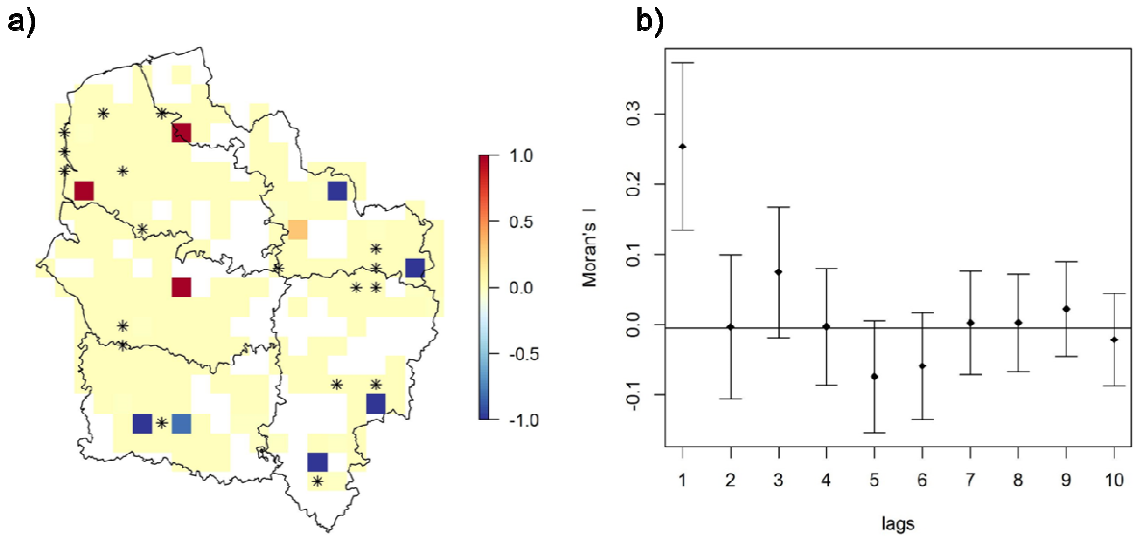


Figure 16 : a) Différences de probabilités de présence de *Stachys sylvatica* entre 2010 et 1995 prédites par pixel ; les astérisques indiquent si le modèle local considéré est significatif au regard de la variable année ; b) corrélogramme de Moran associé

La Figure 16 b) illustre une autocorrélation positive significative (intervalle de confiance ne chevauchant pas zéro) pour la première classe de voisinage seulement soit les pixels situés à 10 kilomètres du pixel considéré. La quasi-nullité de la différence signifie que la probabilité de présence de l'espèce en 2010 et en 1995 est sensiblement la même. D'autre part, le nombre de pixels significatifs pour l'ajout de la variable explicative année (voir 2.4.2.2.), indexés d'un astérisque sur la figure, est très faible (n=18). Les autres espèces offrent des résultats similaires.

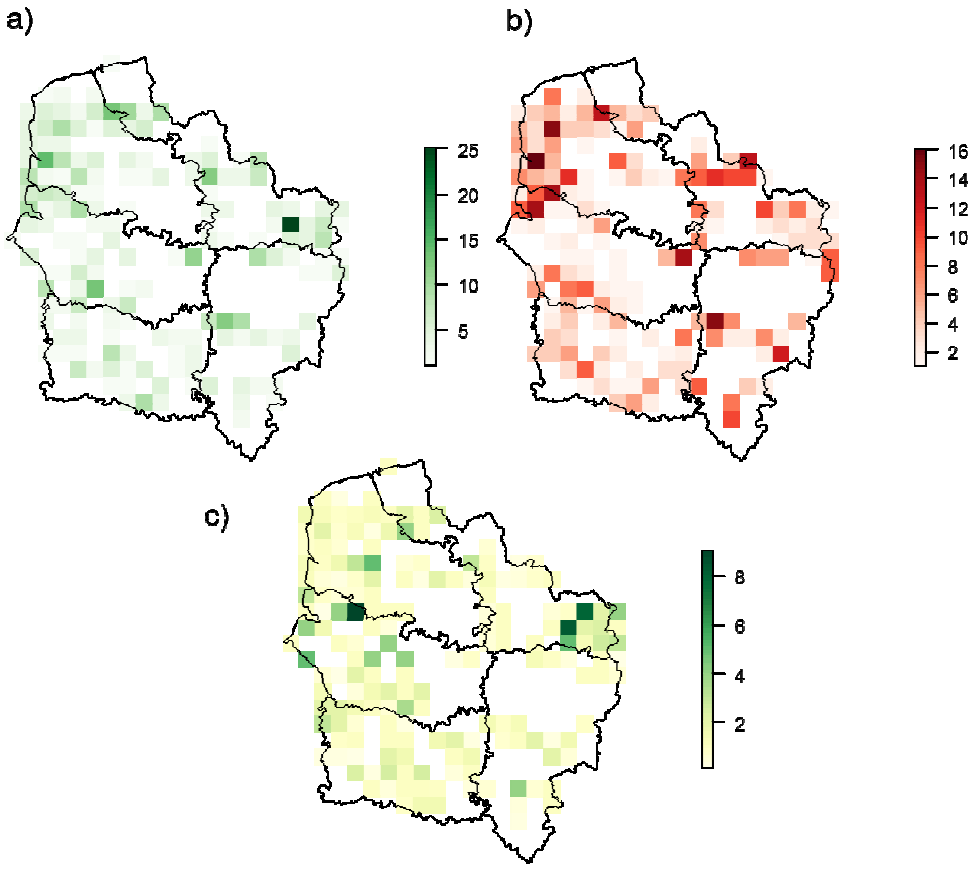


Figure 17 : Carroyage avec le nombre de pixels toutes espèces confondues où l'ajout de la variable année est significatif et **a)** positif ; **b)** négatif. **c)** affiche le ratio a) / b).

La Figure 17 illustre le nombre de pixels toutes espèces confondues ayant été signalés comme significatif au regard de l'ajout de la variable année que ce soit de manière positive (Figure 17 a) ou négative (Figure 17 b). Ainsi, seuls 163 pixels sur 366 (45 %) sont colorés dans la première carte contre 158 sur 366 (43 %) dans la seconde. Ces pixels recoupent les zones boisées des deux régions d'étude (voir Figure 1). Le « meilleur » pixel fait état de 25 ajouts significatifs sur 155 espèces soit 16 %. La carte c) affiche le ratio entre le nombre de pixels dits positifs sur le nombre de pixels dits négatifs. 90 de ces pixels ont une valeur inférieure à 1 ce qui indique un nombre de pixels dits négatifs supérieur aux pixels dits positifs et 52 pixels ont une valeur supérieure à 1 ce qui témoigne de la tendance contraire.

3.2.2. Modèles globaux

Parmi les 155 modèles globaux, 83 furent significatifs au regard de l'ajout de la variable année soit 54 % des modèles. En projetant les résultats de chaque modèle global sur les pixels de la zone d'étude puis en faisant le test de Moran, un très fort pourcentage de corrélogrammes, 92,3 %, indiquent une tendance d'autocorrélation spatiale positive dans les premières classes de distance.

Sur les 155 modèles, 73 indiquent une régression (avec 39 modèles significatifs au regard de la variable année soit 25 % des modèles) et 82 une progression de l'espèce (avec 44 modèles significatifs au regard de la variable année soit 28 % des modèles) sur l'ensemble de la zone d'étude.

Les échelles sont néanmoins toutes comprises entre 10^{-6} et 10^{-10} ce qui est très faible. Les différences de probabilité de présence entre 2010 et 1995 sont donc infimes. Les résultats sont consignés dans l'annexe 1.

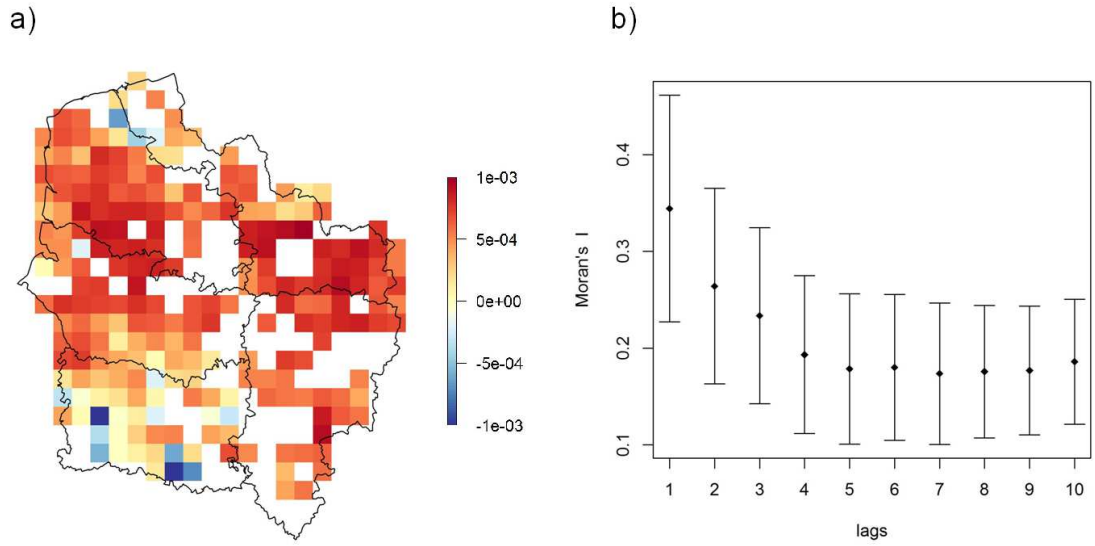


Figure 18 : **a)** Différences de probabilités de présence de *Stachys sylvatica* entre 2010 et 1995 prédites par pixel à partir d'un unique GLM pour toute la zone ; **b)** corrélogramme de Moran associé.

La Figure 18 illustre le résultat obtenu pour *Stachys sylvatica*. La légende de la carte indique que l'espèce est en régression sur la zone d'étude. Le corrélogramme détecte une tendance qui est visible sur la carte. En effet, la valeur d'un pixel semble largement liée à celles de ses voisins. Cette figure diffère largement de la Figure 16 où aucune tendance n'était observable.

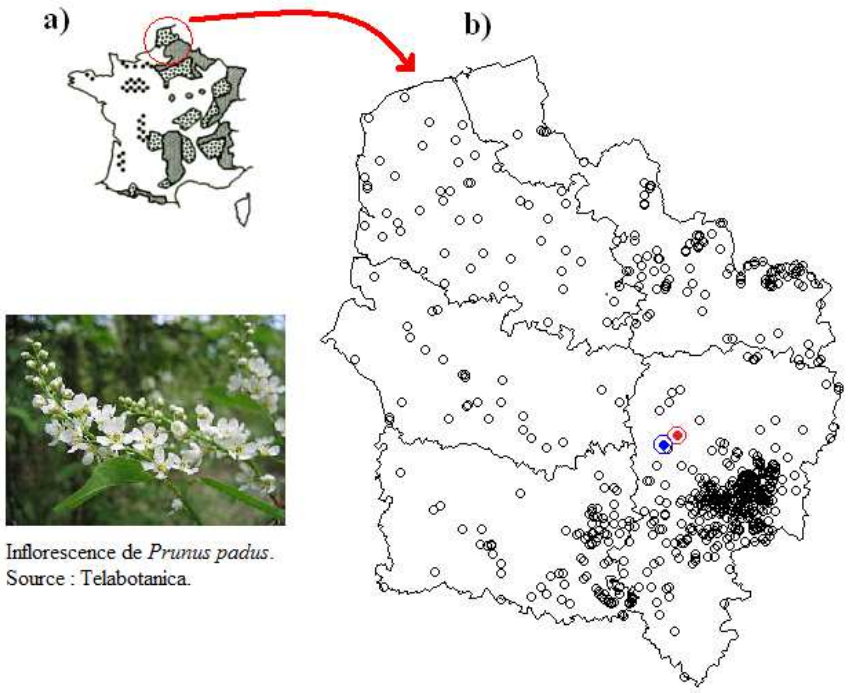
3.3. Modèles GLM avec les groupes d'Ellenberg

Aucun résultat significatif n'a été obtenu pour les quatre groupes d'Ellenberg avec les modèles locaux. En revanche deux modèles globaux sont significatifs au regard de l'ajout de la variable année. Ainsi, les espèces du groupe Tmin, i.e. les espèces d'affinité nordique, régressent sur la zone d'étude de manière significative. De même, les espèces du groupe Kmax, i.e. les espèces d'affinité continentale, régressent de manière significative sur la zone d'étude. Les tendances non significatives pour Tmax et Kmin indiquent toutes deux une progression.

4. Discussion et critiques

4.1. Précisions sur la notion de barycentre

Avant d'interpréter l'analyse de l'évolution des barycentres en fonction du temps, il faut rappeler que les barycentres mesurés sont ceux du jeu de données et ne correspondent pas aux barycentres des véritables aires de distribution des espèces. Ainsi, pour certaines espèces, ce barycentre correspond en fait à une marge de l'aire de distribution de l'espèce. La Figure 19 illustre cette nuance importante pour *Prunus padus*.



Inflorescence de *Prunus padus*.
Source : Telabotanica.

Figure 19 : **a)** Répartition en France métropolitaine de *Prunus padus* selon la flore forestière de France, la zone d'étude est cerclée de rouge ; **b)** localisation des occurrences de *Prunus padus* dans le jeu de données, le barycentre des présences strictement avant 1995 est figuré en rouge, l'équivalent post-1995 est figuré en bleu.

Sur la Figure 19 a), on s'aperçoit que *Prunus padus* qui est une espèce arborée d'affinité continentale n'a pas son centre d'aire de répartition situé dans la zone d'étude. Celui-ci se situe vraisemblablement au nord-est de la zone d'étude (GBIF). Les limites occidentales de l'aire de l'espèce se situent quant à elles dans la zone d'étude. Or, les points rouge et bleu de la Figure 19 b) correspondent aux barycentres calculés à partir des occurrences disponibles sur deux périodes distinctes. Le déplacement de barycentre, significatif en longitude pour l'espèce (voir annexe 1), est ainsi illustré. Cependant, au regard de la distribution européenne de l'espèce, ces barycentres correspondent dès lors davantage à une limite occidentale de l'aire de répartition de l'espèce. Ce point essentiel concerne un grand nombre d'espèces forestières du jeu de données que ce soient des espèces d'affinité continentale qui prennent leur limite occidentale dans la zone d'étude, des espèces atlantiques qui prennent leur limite orientale dans la zone d'étude, des espèces d'affinité nordique qui prennent leur limite sud dans la zone d'étude ou des espèces d'affinité méditerranéenne qui ont leur limite nord dans cette même zone.

4.2. De fortes intensités de déplacement

Deux principaux phénomènes peuvent induire un déplacement du barycentre de la distribution d'une espèce. Tout d'abord, la colonisation de nouveaux espaces via les processus biologiques de dispersion des graines, de germination et d'installation. La colonisation est fonction des capacités dispersives des espèces forestières. Brunet et al. (1998) ont montré que les taux de migration de 49 espèces forestières

dans le sud de la Suède se chiffraient en dixièmes de mètre parcourus par année. Mais il est important de noter que le déplacement du barycentre de l'aire de distribution de l'espèce ne fait pas uniquement intervenir le processus de colonisation vers de nouveaux espaces. En effet, des augmentations ou diminutions locales de l'abondance de l'espèce peuvent intervenir dans des zones où elle est déjà présente ce qui redistribue alors son barycentre et entraîne par-là même un effet direct sur son aire de répartition. Ces modifications locales entraînant une réaffectation du centre de masse des individus au sein de leur aire de distribution n'en modifient pas les limites contrairement au processus de colonisation de nouveaux espaces. Le deuxième phénomène pouvant également intervenir sur la position des barycentres de distribution est lié aux phénomènes de mortalité et d'extinctions localisées (Lenoir et al., 2014). Les extinctions pouvant être liées à des origines multiples, en particulier anthropiques, elles peuvent faire intervenir des échelles de déplacement se situant bien au-delà des échelles liées à la dispersion.

L'échelle des valeurs de vitesse de déplacement des barycentres obtenues se situe autour du kilomètre/an ce qui est bien au-delà des capacités dispersives des espèces forestières. De ce fait, la colonisation de nouveaux espaces forestiers associée à une modification des limites des aires de répartition ne semble pas impliquée. En revanche, des extinctions localisées de populations dites puits dans le nord de la zone d'étude ou l'émergence de populations dites sources dans le sud de la zone d'étude pourrait intervenir et expliquer cette forte intensité de déplacement. Ces phénomènes pourraient dans ce cas être reliés aux plus fortes fragmentations de l'habitat forestier dans le nord de la zone d'étude. Une autre explication est probablement à chercher dans la configuration des jeux de données. Malgré la condition émise en amont du script (deux occurrences sur sept années), des artefacts liés à l'absence d'échantillonnage systématique dans les bases Digitale et SOPHY provoquent sans doute ces vitesses extrêmes. D'autre part, la distance entre les relevés est importante du fait de la forte fragmentation des habitats forestiers dans la zone d'étude et contribue ainsi à augmenter l'échelle de déplacement dans les régressions. Augmenter la sévérité de la condition aurait sans doute conduit à avoir des vitesses moins importantes comme le prouve le résultat significatif d'une régression faite entre le nombre d'années de présence et la vitesse obtenue. Il apparaît ainsi qu'en moyenne, une année de présence supplémentaire est reliée avec une vitesse inférieure de 67 kilomètres/an. Ce résultat s'illustre sur la Figure 20.

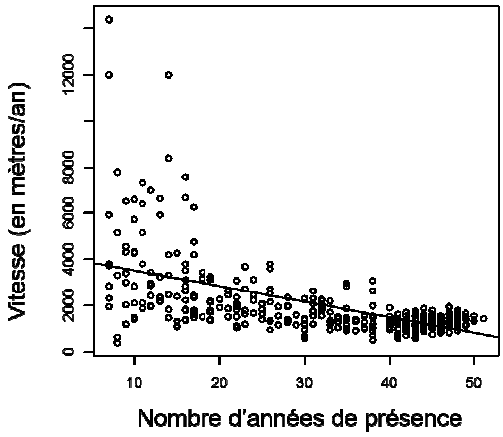


Figure 20 : Vitesse de déplacement des barycentres des 155 espèces au déplacement significatif en fonction du nombre d'années de présence. La droite de régression est affichée.

En outre, cette figure illustre le fait que plus l'effort d'échantillonnage est important en nombre d'années de présence et moins il y a de variabilité dans les vitesses obtenues avec un resserrage observé autour de vitesses valant 1 à 2 km/an.

4.3. Une tendance d'évolution des barycentres dirigée vers le sud

Concernant les résultats de direction de déplacement obtenus à partir de l'analyse de l'évolution des barycentres en fonction du temps, il est à noter la tendance de migration de ces derniers vers le sud et le sud-ouest. Ces directions ne semblent être portées que par la base Digitale comme semblaient l'indiquer l'écart entre la droite de régression et le nuage de points de la figure 10 et la concordance entre les roses des vents globales et celle n'impliquant que la base du Conservatoire. Dès lors, il peut sembler désuet d'accorder du crédit aux bases de l'IGN et SOPHY devant l'exceptionnelle force de Digitale. Quoiqu'il en soit, les directions obtenues ne concordent pas du tout avec l'hypothèse initiale de remontée vers le nord. En revanche, il se pourrait que des espèces continentales dont la limite d'aire se situe actuellement dans les Ardennes soient impliquées. C'est ainsi le cas de *Prunus padus*, espèce d'affinité continentale, en progression selon le modèle global associé et dont le barycentre évolue significativement vers le sud-ouest. Ces espèces profiteraient de l'augmentation des extrêmes de température et étendraient ainsi leur aire. Afin de tester cette hypothèse, une régression a été effectuée pour voir si une corrélation existait entre l'indice K de continentalité des espèces (Ellenberg, 1992) et le cosinus de la direction de migration du barycentre ; les forts cosinus correspondant à la direction ouest tandis que les faibles sont reliés à la direction est. Ce test s'est révélé significatif (probabilité valant 0.0233) et indiquait que plus l'indice de continentalité était fort et plus le cosinus de la direction l'était aussi. Ainsi, ce résultat est cohérent avec l'hypothèse de migration ou de réallocation des espèces continentales vers l'ouest de la zone d'étude.

Une autre hypothèse pouvant expliquer ces tendances serait à trouver dans la géographie nationale. En effet, si le Nord et ses températures plus fraîches risquent de faire office de refuge climatique, c'est également le cas des massifs montagneux. Ces derniers se situent au Sud (Massif Central, Pyrénées et Alpes) et il se pourrait qu'il soit plus aisé pour les espèces affectées par le changement climatique de rejoindre ces refuges plutôt que d'étendre leurs aires vers le nord. Cette hypothèse est appuyée par un recadrage biogéographique de la zone d'étude. En effet, les régions Nord – Pas-de-Calais et Picardie ont pour limite septentrionale la mer du Nord, véritable barrière physique pour les migrations d'espèces. Les possibilités de migration vers le nord se limitent dès lors au nord-est vers la Belgique puis les Pays-Bas. Or, ces pays font état de très fortes densités démographiques et d'un espace rural extrêmement perturbé et remanié avec une fragmentation de l'habitat forestier qui y est extrême. Ce point ne semble pas permettre une migration optimale des espèces vers le nord-est de la zone d'étude.

Par ailleurs, il faut souligner que le changement climatique revêt des formes complexes et que le limiter à une simple augmentation de températures ne suffit pas à l'expliquer. Des études outre-Atlantique (Harsch M.A. et al., 2014 ; Crimmins S.M. et al., 2011) ont ainsi montré que des espèces végétales descendaient le long du gradient altitudinal car le régime de précipitations s'accentuait aux basses altitudes et que le stress hydrique s'en trouvait réduit. De ce fait, une variable climatique autre que la température pourrait intervenir. Le changement climatique a également des répercussions indirectes qui peuvent entraîner des modifications dans les interactions biotiques en place et donc des

mouvements opposés à ceux attendus. C'est ce qu'ont montré Lenoir et al. (2010) où la migration de nombreuses espèces vers de hautes altitudes dans les montagnes françaises libérait des niches écologiques par diminution de la compétition interspécifique pour certaines espèces qui migraient alors vers de basses altitudes.

Enfin, il faut rappeler que l'absence de déplacement de nombreux barycentres a été observée avec 360 espèces dont aucun déplacement significatif n'a pas été enregistré. Outre les espèces qui ne satisfaisaient pas la condition de présence sur sept années distinctes, l'existence d'une forte dette climatique peut intervenir. Bertrand (2012) rappelle en effet que les communautés végétales des forêts de plaine sont principalement composées d'espèces généralistes et thermophiles dont la tolérance au réchauffement climatique accroît la stabilité des assemblages floristiques et donc ralentit les mouvements locaux d'espèces.

4.4. Confrontation de la tendance d'évolution des barycentres vers le sud et des résultats des modèles globaux

L'approche par modèles globaux a abouti à la production de très nombreux corrélogrammes témoignant d'une autocorrélation spatiale positive. L'obtention de ces corrélogrammes est à relier à la dépendance spatiale des covariables du modèle (voir annexe 4). En effet, chaque modèle global décrit les effets des covariables sur la probabilité de présence de l'espèce. En projetant ces résultats sur la zone d'étude, on retrouve donc plus ou moins les cartes visibles sur les Figure 8 et 9. Les conclusions à tirer de ces corrélogrammes ne sont donc pas très indicatrices d'évolutions de distribution mais informent davantage sur les zones que les espèces affectionnent ou rejettent au vu de leur autécologie. D'autre part, les cartes produites projettent les résultats de chaque modèle global sur l'ensemble de la zone d'étude y compris les pixels où le couvert forestier est nul. Ceci n'arrivait pas dans les cartes des modèles locaux, ces pixels ne révélant rien. De ce fait, les corrélogrammes et cartes obtenus par l'approche des modèles globaux n'ont pas un réel caractère informatif, du moins d'un point de vue spatial.

En revanche, si spatialement les conclusions sont peu intéressantes, les tendances générales données par ces mêmes modèles globaux le sont amplement. Les résultats obtenus avec les modèles globaux nous indiquent que 25 % des espèces dont le barycentre est affecté d'un mouvement régressent tandis que 28 % des mêmes espèces progressent dans la zone d'étude. Quand on associe ces résultats à ceux de l'orientation de l'évolution des barycentres (voir annexe 1), on s'aperçoit que la quasi-totalité des espèces en régression et en progression ont le barycentre qui se déplace vers le Sud.

Pour les espèces en progression dans la zone d'étude (cf. modèles globaux), un déplacement important du barycentre de la distribution vers le sud implique soit : (i) un accroissement de l'abondance de ces espèces dans les localités sud où elles sont déjà présentes (surtout pour les espèces à faible capacité de dispersion au vu de la fragmentation de l'habitat) ; (ii) la colonisation de nouvelles localités plus au sud par dispersion, germination et installation de nouvelles populations (surtout pour les espèces à forte capacité de dispersion au vu de la fragmentation de l'habitat) ; ou bien les deux (i + ii). Néanmoins, ceci est contradictoire avec l'hypothèse initiale de déplacement vers le nord des espèces en progression, notamment pour les espèces d'affinité méridionale. Cette constatation issue d'une méthode semblable à celle de Groom (2013) qui avait montré que les espèces en progression au

Royaume-Uni évoluaient en majorité vers le nord doit une nouvelle fois être replacée dans le contexte particulièrement contraint, du fait de son anthropisation et de la fragmentation de l'habitat forestier, de la zone d'étude. Le facteur anthropique, non évalué dans ce rapport, a en effet une influence loin d'être négligeable sur les migrations d'espèces.

Pour les espèces en régression dans la zone d'étude (cf. modèles globaux), un déplacement important du barycentre de la distribution vers le sud implique nécessairement un processus dominant de diminution de l'abondance de ces espèces dans les localités nord de la zone d'étude où elles sont déjà présentes par augmentation du taux de mortalité voire par un processus d'extinction localisé au nord de leurs distributions au sein de la zone d'étude (régression par le nord). D'après l'analyse par groupes d'Ellenberg, les espèces d'affinité nordique et continentale sont en régression dans la zone d'étude. Si la régression des espèces d'affinité nordique peut s'accorder avec les hypothèses émises et liées au réchauffement de la zone d'étude, leur régression par le nord contredit l'hypothèse d'une contraction par le sud. D'autres phénomènes, probablement anthropiques, doivent intervenir pour expliquer cette dynamique. Ainsi, le département le plus au sud de la zone d'étude, l'Aisne, est le moins densément peuplé et celui où les effets de la fragmentation sont probablement les moins importants. Il doit ainsi constituer une zone refuge par rapport aux départements situés plus au nord mais soumis à une pression anthropique plus forte.

Par ailleurs, au-delà de ces tendances, il faut souligner l'extrême faiblesse des échelles des cartes des différences prédites de probabilité de présence entre 2010 et 1995. Ces différences se situent en effet toutes entre 10^{-6} et 10^{-10}. Par conséquent, ceci nous indique, qu'au « mieux », il y aura environ 0,0001 % de chance pour qu'une espèce soit plus ou moins présente dans un pixel en 2010 qu'en 1995… Ces très faibles nuances rappellent là encore le contexte de migration extrêmement contraignant dans les régions Nord – Pas-de-Calais et Picardie et le manque d'adaptation possible de la part des espèces sylvatiques (Bertrand 2012, Jamoneau 2012).

4.5. Une prédiction spatiale fine rendue caduque par la complexité des phénomènes intervenant.

L'approche de détection d'un signal spatial via l'utilisation des modèles locaux n'a abouti à aucun résultat significatif. En effet, quand on confronte les corrélogrammes de Moran aux cartes des prédictions des GLMs (Figure 16 a) en exemple), on observe une très forte dominance d'une différence de probabilité de présence de l'espèce qui est nulle entre 1995 et 2010. D'autre part, l'effet année n'intervient que très rarement de manière significative (voir Figure 17). Au regard de ces cartes, il semble très difficile de tirer une conclusion sur l'évolution de la répartition des espèces malgré le déplacement probable des barycentres. Une des causes possibles de cette absence d'autocorrélation positive et significative est peut-être encore une fois à trouver dans l'extrême fragmentation de l'habitat forestier. Ainsi, les carreaux forestiers de 100 km² contenant suffisamment de relevés et de présences pour aboutir à un modèle explicatif étaient sans doute trop éloignés les uns des autres pour espérer obtenir un signal spatial significatif comme le montre la Figure 17 où de larges espaces sont visibles dans la mosaïque de pixels déclarés significatifs au regard de l'ajout de la variable année.

Cette deuxième série d'analyse soulève également plusieurs critiques. Ainsi, un problème lié à l'utilisation conjointe de deux types différents de bases de données est causé par les surfaces usuelles

des relevés phytosociologiques des bases de l'IGN et SOPHY, oscillant traditionnellement autour de 400 m², qui sont largement inférieures à la maille kilométrique employée avec Digitale. Dès lors, pour la détection des mêmes espèces, l'unité de détection surfacique de la base Digitale est 2 500 fois supérieure à celles des deux autres bases. Ainsi, il devient fortement plus probable de repérer des espèces avec la maille kilométrique de Digitale qu'avec les relevés des deux autres bases de données. Ce point explique en partie le nombre extrêmement important d'occurrences des espèces végétales présentes dans la base Digitale, les chances de détection des espèces étant largement supérieures à celles des bases de l'IGN et SOPHY. Une manière de corriger cet artefact aurait été d'augmenter les chances de détection des espèces dans ces deux bases afin d'obtenir des taux de détection semblables à ceux de la base du Conservatoire. Pour cela, l'utilisation de fréquences d'apparition aurait pu être utilisée.

Un autre problème potentiellement posé par la méthode d'analyse spatiale utilisée tient au fait d'avoir employé des GLMs avec la base Digitale qui ne présente pas d'absences or le fonctionnement d'un GLM repose sur le fait de disposer de présences et d'absences en entrée (Engler et al., 2004). En ajoutant la base Digitale aux bases de l'IGN et SOPHY, un poids trop important a peut-être été accordé aux présences (voir Figure 12). Pour corriger cela, il aurait été judicieux de générer de fausses absences avant d'exécuter les modèles GLMs. Ainsi, dans l'idéal, il aurait fallu modéliser les aires de répartition de plusieurs manières différentes et ensuite comparer les avantages et inconvénients de chaque méthode.

La première méthode, présentée par Engler et al. (2004), consiste à effectuer une analyse factorielle des niches écologiques (ENFA, Biomapper package) ne nécessitant que des occurrences. La seconde méthode consiste à générer de manière totalement aléatoire des pseudo-absences. Enfin, la dernière méthode repose également sur la création de fausses absences mais après avoir créé une carte d'habitats potentiels pour l'espèce considérée via la méthode ENFA. Il est à noter que la deuxième méthode est suffisante pour les espèces communes dont le nombre important de présences octroie une représentation normalement fidèle de leurs habitats potentiels.

Cependant, outre le nombre plus important de présences que d'absences pour l'ensemble des espèces étudiées, la qualité d'analyse recherchée par cette deuxième série semble constituer son principal défaut. En effet, avec aucun corrélogramme de Moran ne permettant de détecter un changement de répartition et des cartes de différence de probabilités de présence présentant un très faible nombre de pixels significatifs au regard de l'ajout de la variable année dans les modèles, il est autorisé de dire que l'exigence de la méthode dans un contexte de migration aussi contraint était trop importante. D'ailleurs, quand on réalisait les mêmes corrélogrammes que ceux présentés dans l'annexe 4 et illustrant la dépendance des covariables sélectionnées et de la différence de tvégét sur deux périodes distinctes mais uniquement sur les pixels forestiers, les résultats obtenus n'étaient plus significatifs.

En regroupant l'ensemble des pixels significatifs au regard de l'ajout de la variable année, et en distinguant les apports positifs et négatifs (voir Figure 17 c), on observe que le nombre de pixels toutes espèces confondues où des signaux de régression sont enregistrés est plus important que les pixels témoignant de progressions. Une corrélation a été faite entre cette carte et la Figure 9 afin de voir si l'accroissement des températures au cours de la période de végétation pouvait expliquer cette dynamique mais aucun résultat significatif n'a été trouvé. La majorité de la zone d'étude, et

notamment les départements du nord, sont empreints de signaux de régression. A noter que le département de l'Aisne, présenté précédemment comme une potentielle zone refuge enregistre également plus de signaux de régression que de progression. Deux zones semblent se distinguer : la limite ouest des Ardennes et les zones forestières bordant la Somme et à proximité de sa baie. Ces deux zones enregistrent un haut ratio de pixels dits positifs sur les pixels dits négatifs et pourraient donc bien constituer les deux derniers bastions préservés des fortes dynamiques de fragmentation forestière affectant la zone d'étude.

Conclusion

L'étude menée est apparue novatrice à la fois dans les jeux de données qui l'ont constituée (association de bases phytosociologiques, forestières classiques et naturalistes) et dans les méthodes d'analyses utilisées (spatialisation de GLMs sur de petites unités). La combinaison de ces bases, configurées différemment, a octroyé l'accès à un nombre de données exceptionnellement important mais s'est faite au détriment du nombre de données écologiques disponibles. Les fortes contraintes qui pèsent sur le milieu forestier en Nord – Pas-de-Calais et en Picardie ainsi que la qualité d'analyse n'ont conduit qu'à entrevoir des changements de distribution s'opérant sur le territoire d'étude. Des hypothèses liées à une probable augmentation des températures extrêmes et au rôle très important joué par les dynamiques anthropiques de fragmentation forestière ont toutefois pu être soulevées.

Néanmoins, il est à souligner plusieurs points positifs. En effet, des méthodes d'analyse pointues existent et permettent d'exploiter des bases de données configurées différemment. En cas de future mise à disposition d'autres bases naturalistes au niveau national, une méthode sera donc proposée pour les exploiter. Le passage à un niveau national devrait par ailleurs permettre de mieux observer les changements en cours. Il faut enfin souligner l'importance du maintien et de l'enrichissement de bases de données à échantillonnage systématique, comme celles de l'IGN, car elles restent les plus rigoureuses et faciles à exploiter.

Bibliographie

Ouvrages

Bertrand, R. 2012 - *Spatio-temporal response of the forest vegetation to climate warming: assessment of the vegetation reshuffling and characterisation of the effect of ecological and geographical factors modulating this process at the species and community scales.*. - AgroParisTech, Nancy, 305 pages. (Thèse de doctorat).

Crawley, Michael J. 2012 - *The R Book*. - John Wiley & Sons. 1076 pages.

Glickman, T.S. and Zenk, Walter. 2000 - *Glossary of Meteorology American Meteorological Society*. - Boston, 855 pages.

McArthur RH., Wilson EO. 1967 - *The theory of island biogeography*. - Monographs in population biology. 224 pages.

McCullagh, P. & Nelder, J.A. 1989 - *Generalized Linear Models*. - 2nd edn. Chapman & Hall, London, UK. 532 pages.

Rameau J.-C., Mansion D., Dumé G., Lecointe A., Timbal J., Dupont P., Keller R. 1993 - *Flore forestière française, guide écologique illustré: T2, montagnes*. - IDF, Minist. Agric. For., ENGREF (1993), 2421 pages.

Articles de périodiques

Bertrand, R., Lenoir, J.**,** Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.P., Gégout, J.C. 2011 - Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. - *Nature*, 479: 517-520.

Brisse H., Ruffray P. de R., Grandjouan G., Hoff M. 1995 - European vegetation survey : la banque de données phytosociologiques « Sophy ». - *Annali di botanica*, 53, pages 191-222.

Brommer JE., Lehikoinen A., Valkama J. 2012 - The breeding range of central european and arctic bird species move poleward. - PLoS ONE, 7: e43648. Doi: 10.1371/journal.pone.0043648

Brommer, J.E. 2004 - The range margins of northern birds shift polewards. - *Annales Zoologici Fennici*., 41: 391-397.

Brunet, J. and Von Oheimb, G. 1998 - Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. - *Journal of Ecology*, 86: 429–438. doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00269.x.

Cluzeau C. & Drapier J. 2001 - La base de données écologiques de l'IFN. Une approche factorielle et synthétique des écosystèmes forestiers. Séminaire des 40 ans de l'IFN. Collecte et utilisation des données forestières Nancy 13 & 14 avril 2000. - Numéro spécial de la *Revue forestière française*. doi : 10.4267/2042/5251

Crimmins S.M., Dobrowski S.Z., Greenberg J.A., Abatzoglou J.T., Mynsberge A.R. 2011 - Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species' optimum elevations. - *Science* 331: 324-327.

Ellenberg, H., H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner et D. Paulißen 1992 - Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - *Scripta Geobotanica,* 18, 1-248.

Engler, R., Guisan, A. and Rechsteiner, L. 2004 - An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. - *Journal of Applied Ecology*, 41: 263–274. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00881.x

Groom, Q.J. 2013 - Some poleward movement of British native vascular plants is occurring, but the fingerprint of climate change is not evident. - *PeerJ*, 1: e77.

Guisan A., Edwards T.C., Hastie T. 2002 - Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. - *Ecological Modelling*, 157: 89-100.

Harsch, M. A. and Hille Ris Lambers, J. 2014 - Species distributions shift downward across western North America. - *Global Change Biology*. doi: 10.1111/gcb.12697.

Hernández L., Cañellas I., Alberdi I., Torres I., Montes F. 2014 - Assessing changes in species distribution from sequential large-scale forest inventories. - *Annals of forest science*, 71: 161-171.

Hutchinson G.E. 1957 - Concluding remarks. - *Cold spring harbor symposia on quantitative biology*. 22 : 415-427. doi:10.1101/SQB.1957.022.01.039

Jamoneau A., Chabrerie O., Closset-Kopp D., Decocq G. 2012 - Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. - *Ecography*, 35: 124-133.

Jump A.S., Mátyás C. and Peñuelas J. 2009 - The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. - *Trends in ecology and evolution*, 24 : 694-701.

Legendre, P. 1993 - Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm ? – *Ecology* 74: 1659-1673.

Lenoir, J., Svenning, J.-C. 2014 - Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. - *Ecography*, doi : 10.1111/ecog.00967.

Lenoir, J., Gégout, J.-C., Guisan, A., Vittoz, P., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N. E., Dullinger, S., Pauli, H., Willner, W. and Svenning, J.-C. 2010 - Going against the flow: potential mechanisms for unexpected downslope range shifts in a warming climate. - *Ecography*, 33: 295–303.

Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H. 2008 - A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. - *Science*, 320: 1768-1771

Moran, P.A.P. 1950 - Notes on continuous stochastic phenomena. - *Biometrika* 37: 17-23.

Sonnier G., Jamoneau A., Decocq G. 2014 - Evidence for a direct negative effect of habitat fragmentation on forest herb functionnal diversity. - *Landscape ecology*, 29: 857-866.

Tobler W. 1970 - "A computer movie simulating urban growth in the Detroit region". - *Economic Geography*, 46: 234-240.

Thomas CD., Lennon JJ. 1999 - Birds extend their ranges northwards. - *Nature*, 399: 213-213.

Sitographie

Centre régional de la propriété forestière de Nord – Pas-de-Calais/Picardie. *Schéma régional de gestion sylvicole*.
Dernière date de consultation : le 31 Août 2014.
URL : http://www.crpfnorpic.fr/comment-gerer-sa-foret/sch%C3%A9ma-r%C3%A9gional-de-gestion-sylvicole

Commissariat général au développement durable. Service de l'observation et des statistiques. *La fragmentation des espaces naturels par région forestière départementale.*
Dernière date de consultation : le 31 Août 2014.
URL : http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/fileadmin/documents/Produits_editoriaux/Indicateurs_et_Indices/Developpement_durable/Indicateurs_de_developpement_durable_territoriaux/Fragmentation_des_espaces_naturels/iddt-fiche-longue-fragmentation-espace.pdf

Global biodiversity information facility. *Fiche de l'espèce Prunus padus L.*
Dernière date de consultation : 31 Août 2014.
URL : http://www.gbif.org/species/3021037

Hijmans RJ. 2014 - *Raster : geographic data analysis and modeling. R package version 2.2-31.*
Dernière date de consultation : le 31 Août 2014.
URL : http://CRAN.R-project.org/package=raster

Institut national de la statistique et des études économiques (Insee).

Vers une filière forêt-bois en Nord – Pas-de-Calais Picardie.
Dernière date de consultation : le 31 Août 2014.
URL : http://www.insee.fr/fr/themes/document.asp?ref_id=17020#cart1

Artificialisation du territoire en Nord – Pas-de-Calais.
Dernière date de consultation : le 31 Août 2014.
URL : http://www.insee.fr/fr/regions/nord-pas-de-calais/default.asp?page=themes/ouvrages/dev_durable/DVA2M03_02.htm

Kovats S., Valentini R. 2014 – *Fifth assessment report by the working group II of the Intergovernmental panel on climate change. Chapter 23*.
Dernière date de consultation : le 31 Août 2014.
URL : http://ipcc-wg2.gov/AR5/images/uploads/WGIIAR5-Chap23_FGDall.pdf

Météo France.
Dernière date de consultation : le 31 Août 2014.
URL : http://www.meteofrance.com/climat/france/nord-pas-de-calais/regi31/normales
http://www.meteofrance.com/climat/france/picardie/regi22/normales

Office national des forêts. 2009 - *Schéma régional d'aménagement en Picardie*.
Dernière date de consultation : le 31 Août 2014.
URL : http://www.onf.fr/lire_voir_ecouter/++oid++1eda/@@display_media.html

R Core Team, Inc. 2014 - *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
Dernière date de consultation : le 31 Août 2014.
URL http://www.R-project.org/.

SILVAE : système d'informations localisées sur la végétation, les arbres et leur environnement.
Dernière date de consultation : le 31 Août 2014.
URL: http://silvae.agroparistech.fr/home/

Liste des contacts

BERTRAND Romain ; post-doctorant au *centre for biodiversity theory and modelling*.
Adresse : Station d'écologie expérimentale du conseil national de la recherche scientifique (C.N.R.S.), 2 route du C.N.R.S., 09 200 MOULIS.
Téléphone : 05.61.04.05.83
E-mail : romain.bertrand@ecoex-moulis.cnrs.fr

COLIN Antoine ; chef du département expertise et prestations à l'I.G.N.
Adresse : 14 rue Girardet, CS 4216, 54 042 NANCY.
Téléphone : 03.83.30.99.30
E-mail : antoine.colin@ign.fr

FRANÇOIS Rémi ; chargé de projets scientifiques à l'antenne picarde du Conservatoire botanique national de Bailleul.
Adresse : 14 allée de la pépinière, 80 044 AMIENS.
Téléphone : 03.22.89.69.78
E-mail : r.françois@cbnbl.org

GÉGOUT Jean-Claude ; professeur en écologie forestière à AgroParisTech et membre de l'équipe écologie forestière du Lerfob.
Adresse : 14 rue Girardet, CS 14 216, 54 042 NANCY.
Téléphone : 03.83.39.68.84
E-mail : jean-claude.gegout@agroparistech.fr

MATHIEU Daniel ; phytosociologue et fondateur du réseau Tela-Botanica.
E-mail : dmathieu@tela-botanica.org

PÉREZ Vincent ; géomaticien au Lerfob.
Adresse : 14 rue Girardet, CS 14 216, 54 042 NANCY.
Téléphone : 03.83.39.68.49
E-mail : vincent.perez@agroparistech.fr

Annexes

Annexe 1 : Noms et informations relatives aux espèces forestières ayant fondé les analyses. p. 44
Annexe 2 : Schéma explicatif de la méthode d'étude de déplacement des barycentres. p. 63
Annexe 3 : Positions moyennes des barycentres par année en fonction des bases de données. P. 64
Annexe 4 : Corrélogrammes de Moran pour chacune des covariables sélectionnées. p. 65

Annexe 1 : Noms et informations relatives aux espèces forestières ayant fondé les analyses

Liste des 515 espèces sylvatiques étudiées dans le cadre de cette étude et provenant de la base de l'IGN. Le nombre d'années correspond au nombre d'années où l'espèce considérée est présente plus de deux fois. Les pentes correspondent aux coefficients obtenus avec les régressions linéaires inhérentes à chaque espèce (2.4.1.). Les méthodes de calcul de la vitesse et la direction sont expliquées dans l'annexe 2. Les acronymes de la colonne intitulée « équivalent » sont basés sur les points cardinaux (N pour nord, S pour sud, O pour ouest et E pour est).

Les espèces dont le barycentre s'est déplacé de manière significative en longitude sont surlignées en rouge. Pour la latitude, le surlignage est bleu. Enfin, pour un déplacement significatif dans les deux directions, les espèces sont notées en gras et surlignées en gris. Conformément aux résultats de l'analyse présentée dans la partie 2.4.1., 155 espèces sont en couleur. 128 sont en bleu, 19 en rouge et 8 en gris.

Dans la colonne des groupes d'Ellenberg, Kmax correspond aux espèces d'affinité continentale, Kmin correspond aux espèces d'affinité atlantique, Tmax correspond aux espèces d'affinité méditerranéenne et Tmin correspond aux espèces d'affinité nordique. Le chiffre 1 indique l'appartenance à l'un de ces groupes.

Espèce	**Nombre d'occurrences**				**Nombre d'années**	**Pente en longitude**	**Pente en latitude**	**Vitesse**	**Direction**	**Équivalent**	**Modèle global**		**Nombre de**	**Groupes d'Ellenberg**			
	Total	IGN	SOPHY	Digitale	**de présence**	(mètres/an)	(mètres/an)	(mètres/an)	(en degrés)		Tendance	Significativité	**modèles locaux**	Kmax	Kmin	Tmax	Tmin
Abies alba	17	16	1	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Abies grandis	34	34	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Abies nordmanniana	3	3	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Acer campestre	10570	1005	509	9056	49	30	-1693	1694	271	S	+	0	307	-	-	-	-
Acer negundo	63	1	0	62	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Acer platanoides	2400	121	35	2244	42	-163	568	591	106	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Acer pseudoplatanus	16255	2173	753	13329	48	-551	-1332	1442	248	SSO	-	0	338	-	-	-	-
Achillea millefolium	570	12	558	0	26	-363	-266	450	216	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Aconitum napellus	77	2	0	75	9	-1889	1265	2274	146	NOO	na	na	-	-	1	-	-
Adoxa moschatellina	5095	138	137	4820	46	-424	-1045	1127	248	SSO	-	1	199	1	-	-	-
Aegopodium podagraria	7988	9	41	7938	46	-252	-619	668	248	SSO	na	na	-	-	-	-	-

Aesculus hippocastanum	52	48	4	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Aethusa cynapium	6510	9	6	6495	42	-310	-726	789	247	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Agrimonia eupatoria	7609	44	116	7449	46	-216	-355	415	239	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Agrostis canina	808	32	111	665	38	194	-774	798	284	S	na	na	-	1	-	-	-
Agrostis capillaris	4590	271	338	3981	46	172	-1455	1466	277	S	+	1	196	-	-	-	-
Agrostis stolonifera	620	50	570	0	28	1088	-693	1290	328	SEE	na	na	-	1	-	-	-
Ailanthus altissima	310	3	1	306	19	-214	766	795	106	NNO	na	na	-	-	1	1	-
Aira caryophyllea	249	1	21	227	28	-50	-1223	1224	268	S	na	na	-	-	1	-	-
Ajuga reptans	7030	295	328	6407	45	-299	-1447	1477	258	S	-	0	249	-	1	-	-
Alliaria petiolata	117	82	35	0	16	-1092	-1414	1787	232	SSO	+	0	0	-	-	-	-
Allium ursinum	70	19	51	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-
Alnus cordata	7	7	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Alnus glutinosa	9292	826	662	7804	49	-494	-1001	1117	244	SSO	+	1	274	-	-	-	-
Alnus incana	381	6	25	350	29	439	462	637	46	NNE	na	na	-	1	-	-	1
Amelanchier ovalis	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Anagallis arvensis	9932	1	0	9931	42	-156	-637	656	256	S	na	na	-	-	-	-	-
Anemone nemorosa	7299	578	609	6112	48	-79	-1144	1147	266	S	+	1	244	-	-	-	-
Anemone ranunculoides	44	6	1	37	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Anemone sylvestris	62	4	24	34	8	1386	-554	1492	338	SEE	na	na	-	1	-	1	-
Angelica razulii	4	4	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Angelica sylvestris	8066	164	486	7416	47	-458	-827	946	241	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Anthericum liliago	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Anthoxanthum odoratum	3706	18	518	3170	45	-254	-1001	1032	256	S	-	1	145	-	-	-	1
Anthriscus sylvestris	13442	23	91	13328	46	-34	-1119	1119	268	S	-	0	327	1	-	-	-
Aquilegia vulgaris	562	3	18	541	36	107	-209	235	297	SSE	na	na	-	-	-	-	-
Arctium nemorosum	1051	46	27	978	40	58	-938	940	274	S	-	1	41	-	1	-	-
Arenaria serpyllifolia	76	1	75	0	8	-2852	1346	3153	155	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Artemisia vulgaris	14199	1	99	14099	45	-520	-1160	1272	246	SSO	-	0	337	-	-	-	-

Arum italicum	385	6	15	364	29	-156	539	561	106	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Arum maculatum	11162	742	385	10035	48	-373	-1775	1814	258	S	+	1	315	-	1	-	-
Asarum europaeum	8	3	0	5	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Asplenium trichomanes	2103	7	12	2084	42	-528	541	756	134	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Athyrium filix	1185	800	385	0	29	-148	-453	477	252	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Atrichum undulatum	1424	1424	0	0	13	2817	2947	4077	46	NNE	na	na	-	-	-	-	-
Atropa belladonna	9	6	3	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-
Berberis vulgaris	61	8	5	48	8	-2811	1794	3335	147	NOO	-	0	2	-	-	-	-
Betula pendula	10508	2578	728	7202	49	-405	-1345	1405	253	SSO	+	1	317	-	-	-	-
Betula pubescens	3413	46	726	2641	46	-712	-469	853	213	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Blechnum spicant	371	21	38	312	28	410	-1193	1261	289	SSE	+	0	14	-	1	-	-
Brachypodium pinnatum	7219	174	633	6412	47	-14	-779	779	269	S	na	na	-	1	-	-	-
Brachypodium sylvaticum	10273	1270	205	8798	45	-386	-1289	1346	253	SSO	+	0	312	-	-	-	-
Brachythecium rutabulum	39	39	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Bromus benekenii	5	5	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Bromus erectus	1925	8	115	1802	44	-533	632	826	130	NNO	na	na	-	-	1	-	-
Bromus ramosus	1197	13	18	1166	40	756	-562	942	323	SEE	-	1	41	-	1	-	-
Bryonia cretica	51	9	42	0	9	1006	3579	3717	74	NNE	na	na	-	-	-	-	-
Buddleja japonica	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Buglossoides purpurocaerulea	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Buxus sempervirens	224	11	8	205	18	250	482	543	63	NNE	na	na	-	-	1	1	-
Calamagrostis arundinacea	9	9	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Calamagrostis epigejos	4253	246	231	3776	46	-443	-1334	1406	252	SSO	+	1	154	1	-	-	-
Calamintha sylvatica	8	8	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Calluna vulgaris	957	58	210	689	46	279	-1444	1471	281	S	-	1	36	-	-	-	-
Caltha palustris	1966	4	282	1680	46	-396	-41	398	186	O	na	na	-	-	-	-	-
Calystegia sepium	13268	77	242	12949	46	-284	-1240	1272	257	S	+	0	327	1	-	-	-
Campanula cochleariifolia	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	1

Campanula patula	2	2	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Campanula trachelium	2354	22	64	2268	46	-216	-754	785	254	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Capsella bursa	13305	1	31	13273	43	-590	-915	1089	237	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Cardamine amara	707	5	26	676	33	-583	-428	723	216	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Cardamine flexuosa	24	21	3	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-
Cardamine heptaphylla	24	2	0	22	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-
Cardamine impatiens	180	9	0	171	15	-1975	-989	2209	207	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Cardamine pratensis	4350	66	556	3728	45	-335	-670	749	243	SSO	-	1	151	1	-	-	1
Cardamine trifolia	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	1
Carex acutiformis	233	98	135	0	22	364	-159	398	336	SEE	na	na	-	-	-	-	-
Carex alba	3	3	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Carex arenaria	836	34	228	574	40	250	-317	404	308	SSE	na	na	-	-	1	-	-
Carex brizoides	63	24	0	39	8	-745	-3097	3185	256	S	na	na	-	-	-	-	-
Carex digitata	324	32	4	288	22	-871	96	876	174	O	na	na	-	-	-	-	-
Carex elongata	238	4	34	200	19	-182	-694	718	255	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Carex flacca	843	307	536	0	35	725	-1293	1483	299	SSE	-	0	36	-	-	-	-
Carex hirta	5477	3	139	5335	45	-950	-1011	1387	227	SSO	-	0	230	-	-	-	-
Carex humilis	52	1	2	49	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Carex laevigata	30	4	5	21	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-
Carex muricata	66	8	0	58	9	-2355	1847	2993	142	NOO	+	1	0	-	-	-	-
Carex ovalis	481	1	30	450	28	-408	-1082	1157	249	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Carex pallescens	899	31	45	823	35	-518	-633	818	231	SSO	na	na	-	-	-	-	1
Carex paniculata	1850	3	51	1796	43	-1011	1034	1446	134	NNO	+	1	86	-	-	-	-
Carex parviflora	25	15	10	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Carex pendula	3077	489	241	2347	42	304	-1688	1715	280	S	-	0	93	-	1	-	-
Carex pilosa	2	2	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Carex pilulifera	505	362	143	0	22	372	-880	955	293	SSE	na	na	-	-	1	-	-
Carex reichenbachii	26	4	2	20	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-

Carex remota	3127	388	129	2610	45	-708	-1643	1789	247	SSO	-	0	104	-	-	-	-
Carex riparia	3143	40	211	2892	44	-638	-397	751	212	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Carex rostrata	156	1	27	128	17	-1425	766	1618	152	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Carex strigosa	642	48	32	562	34	219	-1251	1270	280	S	+	1	27	-	1	-	-
Carex sylvatica	11064	1963	446	8655	47	-461	-1875	1931	256	S	+	1	303	-	-	-	-
Carex umbrosa	69	39	0	30	7	586	265	643	24	NEE	na	na	-	-	-	-	-
Carex viridula	342	3	97	242	24	-1170	546	1291	155	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Carpinus betulus	16671	3269	1692	11710	50	-175	-1342	1354	263	S	+	0	330	-	-	-	-
Carthamus lanatus	11	2	1	8	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Castanea sativa	3057	576	142	2339	44	274	-1574	1598	280	S	+	1	134	-	1	1	-
Cedrus atlantica	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Centaurea jacea	11423	2	703	10718	47	-583	-984	1144	239	SSO	na	na	-	1	-	-	-
Centaurium erythraea	2029	1	56	1972	41	-687	-430	811	212	SOO	na	na	-	1	-	-	-
Cephalanthera damasonium	454	5	16	433	33	-52	-701	703	266	S	na	na	-	-	1	-	-
Cephalanthera longifolia	4	4	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Chamaecyparis lawsoniana	5	5	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Chelidonium majus	7211	11	24	7176	42	-327	37	329	174	O	na	na	-	-	-	-	-
Chrysosplenium alternifolium	24	5	19	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	1
Chrysosplenium oppositifolium	45	14	31	0	8	-636	-190	664	197	SOO	na	na	-	-	1	-	-
Circaea lutetiana	7297	566	404	6327	47	-359	-1553	1594	257	S	+	1	249	-	-	-	-
Cirriphyllum piliferum	2	2	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Cirsium arvense	16752	91	377	16284	46	-622	-1124	1285	241	SSO	+	0	344	-	-	-	-
Cirsium oleraceum	5236	171	214	4851	47	-288	-621	685	245	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Cirsium palustre	6226	186	432	5608	47	-133	-1158	1165	263	S	+	1	251	-	-	-	-
Cladium mariscus	319	3	79	237	27	-1371	841	1608	148	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Clematis cirrhosa	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Clematis recta	3	3	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	1	-
Clematis vitalba	10138	866	189	9083	46	-581	-1430	1544	248	SSO	-	0	317	-	-	-	-

Clematis viticella	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Clinopodium vulgare	3720	10	41	3669	43	-318	274	420	139	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Colchicum multiflorum	3	3	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Colutea arborescens	52	1	1	50	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	1	-
Conium maculatum	309	1	0	308	26	-986	832	1290	140	NOO	na	na	-	1	-	-	-
Conopodium majus	90	1	4	85	10	263	337	427	52	NNE	na	na	-	-	1	-	1
Convallaria majalis	2095	303	219	1573	45	-644	-835	1054	232	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Cornus mas	1406	184	66	1156	40	314	255	405	39	NEE	na	na	-	-	-	1	-
Cornus sanguinea	13067	749	652	11666	48	38	-1502	1502	271	S	+	1	333	-	-	-	-
Corydalis solida	86	1	2	83	8	2032	-490	2090	346	E	na	na	-	1	-	-	-
Corylus avellana	17993	2993	1091	13909	49	-387	-1635	1680	257	S	+	1	344	-	-	-	-
Cotoneaster integerrimus	2	1	1	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Crataegus laevigata	4933	503	313	4117	47	51	-1477	1478	272	S	+	1	228	-	-	-	-
Crataegus monogyna	19056	1710	824	16522	48	21	-1525	1525	271	S	+	0	355	-	-	-	-
Ctenidium molluscum	2	2	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Cytisus scoparius	3731	282	63	3386	43	-661	-1479	1620	246	SSO	-	1	158	-	1	-	-
Dactylis glomerata	17473	222	640	16611	47	-74	-1446	1447	267	S	-	0	351	-	-	-	-
Dactylorhiza maculata	245	4	103	138	28	-111	-553	564	259	S	na	na	-	-	1	-	-
Danthonia decumbens	398	1	127	270	31	716	-1620	1771	294	SSE	-	1	15	-	1	-	-
Daphne laureola	461	41	21	399	34	113	-179	211	302	SSE	na	na	-	-	1	1	-
Daphne mezereum	82	2	5	75	9	123	569	582	78	N	na	na	-	-	-	-	-
Daphne oleoides	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Daucus carota	13131	4	418	12709	48	-394	-1249	1309	252	SSO	+	1	336	1	-	-	-
Deschampsia cespitosa	7312	1307	490	5515	47	-275	-1378	1405	259	S	-	0	234	-	-	-	-
Deschampsia flexuosa	419	220	199	0	25	-982	-1299	1629	233	SSO	+	0	14	-	1	-	-
Dicranella heteromalla	150	150	0	0	10	1058	5615	5713	79	N	na	na	-	-	-	-	-
Dicranum scoparium	146	146	0	0	12	-898	-2388	2551	249	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Digitalis lutea	96	2	5	89	18	-131	-52	141	201	SOO	na	na	-	-	1	-	-

Digitalis purpurea	826	63	16	747	37	599	132	613	12	E	na	na	-	-	1	-	-
Dipsacus fullonum	7	1	6	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Dipsacus pilosus	578	7	0	571	36	-799	856	1170	133	NNO	na	na	-	1	-	-	-
Dryopteris affinis	29	10	19	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-
Dryopteris carthusiana	4997	994	322	3681	48	-614	-884	1077	235	SSO	+	1	183	-	-	-	-
Dryopteris dilatata	3925	578	103	3244	43	-136	-1754	1759	266	S	-	0	172	-	-	-	-
Dryopteris filix	1667	1380	287	0	30	307	-1124	1165	285	S	-	1	69	-	-	-	-
Epilobium angustifolium	284	114	170	0	18	289	-1489	1517	281	S	+	0	9	1	-	-	-
Epilobium hirsutum	12028	42	263	11723	45	-428	-1766	1818	256	S	+	0	315	1	-	-	-
Epilobium montanum	4018	148	63	3807	46	-580	-791	981	234	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Epipactis helleborine	2398	4	45	2349	45	-3	1	3	149	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Epipactis purpurata	29	2	0	27	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Equisetum arvense	12780	7	101	12672	44	-594	-1331	1457	246	SSO	-	0	313	-	-	-	-
Equisetum hyemale	101	5	1	95	14	-1682	733	1835	156	NOO	-	1	5	1	-	-	-
Equisetum palustre	3760	1	396	3363	49	-587	-224	628	201	SOO	na	na	-	1	-	-	-
Equisetum sylvaticum	109	1	7	101	9	3113	-1342	3390	337	SEE	+	1	5	-	-	-	1
Equisetum telmateia	1505	66	28	1411	43	-422	189	462	156	NOO	na	na	-	-	1	-	-
Erica cinerea	59	1	7	51	8	581	-3089	3143	281	S	na	na	-	-	1	-	-
Erica scoparia	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Erica tetralix	165	2	67	96	22	-452	-220	503	206	SOO	na	na	-	-	1	-	-
Eryngium campestre	3747	1	135	3611	46	-172	317	360	118	NNO	na	na	-	1	-	1	-
Eucalyptus amygdalina	2	2	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Euonymus europaea	678	678	0	0	13	1630	-4804	5073	289	SSE	na	na	-	-	-	-	-
Eupatorium cannabinum	8831	237	365	8229	48	-470	-1171	1262	248	SSO	-	1	273	-	-	-	-
Euphorbia amygdaloides	5189	676	275	4238	47	45	-1183	1184	272	S	-	1	184	-	-	-	-
Euphorbia cyparissias	1387	38	12	1337	40	-391	397	557	135	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Euphorbia dulcis	85	6	15	64	13	945	239	975	14	E	na	na	-	-	1	-	-
Euphorbia graminifolia	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-

Euphorbia serrulata	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Eurhynchium stokesii	4	4	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Eurhynchium striatum	90	90	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Fagus sylvatica	11267	2335	1371	7561	48	-406	-1114	1186	250	SSO	-	0	264	-	1	-	-
Festuca altissima	54	6	5	43	9	2	345	345	90	N	na	na	-	-	-	-	-
Festuca gigantea	4496	137	44	4315	44	-701	-1119	1321	238	SSO	-	1	201	-	-	-	-
Festuca heterophylla	308	91	45	172	29	625	188	653	17	NEE	na	na	-	-	-	-	-
Festuca rubra	10460	1	808	9651	48	351	-1333	1378	285	S	-	0	282	-	-	-	-
Filipendula ulmaria	8106	106	606	7394	48	-507	-805	951	238	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Filipendula vulgaris	41	4	1	36	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Fissidens taxifolius	84	84	0	0	10	6581	126	6582	1	E	na	na	-	-	-	-	-
Forsythia suspensa	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Fragaria vesca	7598	437	340	6821	47	-170	-1307	1318	263	S	+	1	278	1	-	-	-
Frangula alnus	1737	202	0	1535	40	-36	-369	371	264	S	na	na	-	1	-	-	-
Fraxinus angustifolia	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Fraxinus excelsior	21237	3013	1596	16628	50	11	-1570	1571	270	S	+	0	353	-	-	-	-
Fraxinus ornus	3	1	0	2	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	1	-
Galanthus nivalis	930	8	23	899	30	-222	-439	492	243	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Galeopsis tetrahit	5569	287	95	5187	45	-450	-1234	1314	250	SSO	+	0	247	-	-	-	-
Galium aparine	18027	570	455	17002	49	-586	-1040	1193	241	SSO	-	1	350	-	-	-	-
Galium arenarium	2	1	1	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Galium mollugo	9152	44	240	8868	50	-362	-887	958	248	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Galium odoratum	3848	450	168	3230	45	-18	-1100	1101	269	S	-	0	154	-	1	-	-
Galium palustre	4539	17	629	3893	47	-529	-387	655	216	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Galium saxatile	152	4	44	104	23	-116	-1544	1548	266	S	na	na	-	-	1	-	-
Galium sylvaticum	43	43	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Galium uliginosum	788	2	157	629	37	-29	145	148	101	N	na	na	-	-	-	-	-
Genista pilosa	22	1	0	21	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-

Geranium robertianum	15289	661	292	14336	47	-253	-1338	1361	259	S	+	0	342	-	-	-	-
Geum rivale	149	20	3	126	21	-112	-733	741	261	S	na	na	-	1	-	-	-
Geum sylvaticum	9	9	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Geum urbanum	14828	1094	381	13353	47	-189	-1650	1661	263	S	+	0	340	1	-	-	-
Glechoma hederacea	17947	892	526	16529	47	-530	-1257	1364	247	SSO	+	1	346	-	-	-	-
Glyceria fluitans	218	29	189	0	14	2400	-940	2577	339	SEE	na	na	-	-	-	-	-
Hedera helix	19435	2704	955	15776	49	-183	-1520	1531	263	S	-	1	353	-	1	-	-
Helleborus foetidus	28	20	8	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	1	-
Heracleum sphondylium	17146	210	319	16617	47	-724	-1179	1384	238	SSO	-	0	345	-	1	-	-
Herminium monorchis	60	1	19	40	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Hieracium murorum	967	1	26	940	44	-354	-547	651	237	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Hieracium pilosella	4579	1	413	4165	48	-369	-228	434	212	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Hieracium sabaudum	128	1	1	126	14	77	-1466	1468	273	S	na	na	-	-	-	-	-
Hieracium umbellatum	875	3	77	795	40	-253	101	272	158	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Hieracium vulgatum	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Holcus lanatus	14186	214	754	13218	48	-447	-1201	1281	250	SSO	-	1	324	-	-	-	-
Holcus mollis	3586	658	279	2649	47	-459	-956	1061	244	SSO	+	0	140	-	1	-	-
Hordelymus europaeus	34	8	1	25	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Humulus lupulus	5824	62	73	5689	44	-848	-618	1049	216	SOO	-	0	244	-	-	-	-
Hyacinthoides non	7169	767	438	5964	47	-242	-1452	1473	261	S	+	0	240	-	-	-	-
Hydrocotyle vulgaris	923	4	295	624	43	-644	798	1026	129	NNO	na	na	-	-	1	-	-
Hylocomium brevirostre	24	24	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Hylocomium splendens	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Hypericum hirsutum	3502	64	64	3374	43	-228	-496	546	245	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Hypericum humifusum	18	7	11	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-
Hypericum maculatum	91	1	34	56	11	-373	-441	577	230	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Hypericum perforatum	392	192	200	0	29	500	-964	1086	297	SSE	na	na	-	1	-	-	-
Hypericum pulchrum	1110	88	105	917	42	168	-965	979	280	S	+	0	38	-	1	-	-

Hypnum cupressiforme	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Ilex aquifolium	1029	763	266	0	31	215	-766	796	286	SSE	na	na	-	-	1	-	-
Impatiens glandulifera	3	3	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	1	-
Impatiens noli	438	22	26	390	25	-187	-338	386	241	SSO	na	na	-	1	-	-	-
Impatiens parviflora	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Inula conyza	73	1	72	0	7	1281	-1449	1934	311	SSE	na	na	-	-	1	-	-
Iris foetidissima	7	6	1	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Iris pseudacorus	6047	56	367	5624	45	-649	-667	931	226	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Juglans nigra	42	14	0	28	8	1147	1729	2074	56	NNE	na	na	-	-	-	-	-
Juglans regia	2359	128	9	2222	37	-560	1505	1605	110	NNO	-	0	87	-	1	1	-
Juncus acutiflorus	4	4	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-
Juncus bufonius	94	7	87	0	9	-377	1345	1397	106	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Juncus capitatus	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	1	-
Juncus conglomeratus	2203	378	169	1656	45	-197	-827	850	257	S	na	na	-	-	-	-	-
Juncus effusus	431	32	399	0	18	-82	949	952	95	N	na	na	-	-	-	-	-
Juniperus communis	1335	16	178	1141	41	404	-63	409	351	E	na	na	-	-	-	-	-
Laburnum anagyroides	1433	99	38	1296	39	75	80	110	47	NNE	na	na	-	-	-	1	-
Lamium album	13582	13	32	13537	43	147	-656	672	283	S	na	na	-	-	-	-	-
Lamium galeobdolon	9498	1345	589	7564	48	-61	-1636	1637	268	S	+	1	272	1	-	-	1
Lamium maculatum	23	4	3	16	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Lamium purpureum	9587	2	10	9575	43	-552	-918	1071	239	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Lapsana communis	14166	29	18	14119	42	-122	-1042	1049	263	S	+	1	336	-	-	-	-
Larix decidua	49	49	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Larix kaempferi	4	4	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Lathraea squamaria	88	2	7	79	12	-380	400	551	134	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Lathyrus linifolius	8	5	3	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-
Lathyrus pratensis	7046	2	230	6814	45	-219	-552	593	248	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Lathyrus vernus	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-

Leucobryum glaucum	37	37	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Leucojum vernum	85	5	1	79	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Ligustrum vulgare	10724	967	594	9163	46	304	-1153	1193	285	S	+	0	331	-	-	-	-
Listera ovata	3836	99	214	3523	45	-166	-1032	1045	261	S	+	1	159	-	-	-	-
Lonicera nigra	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	1
Lonicera periclymenum	10926	1803	1199	7924	50	-283	-1272	1303	257	S	+	0	288	-	1	-	-
Lonicera xylosteum	1594	221	39	1334	42	-873	377	951	157	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Lophocolea bidentata	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Lotus corniculatus	9583	2	709	8872	48	-177	-848	866	258	S	na	na	-	-	-	-	-
Lotus pedunculatus	3454	8	288	3158	45	-572	-799	983	234	SSO	-	1	126	-	1	-	-
Luzula campestris	1992	3	201	1788	47	-468	-182	502	201	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Luzula forsteri	81	67	14	0	10	-753	1378	1570	119	NNO	na	na	-	-	1	1	-
Luzula luzuloides	134	35	20	79	11	-207	275	344	127	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Luzula multiflora	90	12	78	0	10	1030	-1834	2103	299	SSE	na	na	-	-	-	-	-
Luzula pilosa	2978	406	211	2361	47	-375	-1398	1448	255	SSO	+	1	126	-	-	-	-
Luzula sieberi	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Luzula sylvatica	556	79	87	390	34	-95	-226	245	247	SSO	na	na	-	-	1	-	1
Lycopus europaeus	5193	19	305	4869	48	-1090	-634	1261	210	SOO	+	0	202	1	-	-	-
Lysimachia nemorum	1515	34	62	1419	41	286	-1600	1626	280	S	-	1	56	-	1	-	-
Lysimachia nummularia	5620	24	289	5307	46	-266	-1044	1077	256	S	-	1	231	-	-	-	-
Lysimachia vulgaris	2893	15	370	2508	48	-585	221	625	159	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Lythrum salicaria	5630	8	471	5151	47	-642	-261	693	202	SOO	na	na	-	1	-	-	-
Mahonia aquifolium	3	2	1	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Maianthemum bifolium	44	3	41	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Malus sylvestris	1324	102	62	1160	40	-10	-258	258	268	S	na	na	-	-	-	-	-
Melampyrum nemorosum	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Melampyrum pratense	503	12	46	445	38	-379	-735	827	243	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Melica nutans	73	7	0	66	9	-765	-5	765	180	O	na	na	-	-	-	1	-

Melica uniflora	475	327	148	0	22	265	-994	1029	285	S	+	0	14	-	1	-	-
Mentha aquatica	5285	38	725	4522	49	-341	-767	839	246	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Mentha arvensis	1772	10	12	1750	40	-655	174	677	165	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Mentha suaveolens	999	2	0	997	37	-573	807	989	125	NNO	na	na	-	-	-	1	-
Mercurialis perennis	6302	759	411	5132	47	364	-1939	1973	281	S	-	0	202	-	-	-	-
Mespilus germanica	1198	72	64	1062	43	872	-154	886	350	E	-	0	57	1	-	1	-
Milium effusum	1475	1148	327	0	28	-97	-807	813	263	S	na	na	-	-	-	-	-
Mnium hornum	64	64	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Moehringia trinervia	4379	122	112	4145	44	90	-1352	1355	274	S	-	1	188	-	-	-	-
Molinia caerulea	1595	292	411	892	46	200	-968	989	282	S	-	1	53	-	-	-	-
Monotropa hypopitys	137	3	6	128	19	206	670	701	73	NNE	na	na	-	1	-	-	-
Mycelis muralis	1227	27	0	1200	39	17	1136	1136	89	N	na	na	-	-	1	-	-
Myosotis scorpioides	2940	2	298	2640	41	-1105	-542	1230	206	SOO	+	1	134	1	-	-	-
Myosotis sylvatica	832	24	20	788	40	257	547	604	65	NNE	na	na	-	-	-	-	-
Myosoton aquaticum	3417	4	24	3389	42	-622	-611	872	224	SOO	-	1	169	-	-	-	-
Narcissus jonquilla	14	14	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Narcissus pseudonarcissus	823	23	40	760	40	67	147	162	66	NNE	na	na	-	-	1	-	1
Neottia nidus	804	31	23	750	39	-67	-687	691	264	S	na	na	-	-	-	-	-
Orchis mascula	578	11	32	535	38	-594	145	611	166	O	na	na	-	-	-	-	-
Orchis purpurea	1994	12	64	1918	45	143	-601	617	283	S	na	na	-	-	-	1	-
Origanum vulgare	6948	27	208	6713	46	-493	-394	631	219	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Ornithogalum pyrenaicum	346	16	0	330	29	-1023	1139	1531	132	NNO	na	na	-	-	1	-	-
Ornithogalum umbellatum	770	2	5	763	36	-605	371	710	148	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Oxalis acetosella	3030	428	217	2385	45	166	-1214	1225	278	S	+	0	117	-	-	-	-
Paris quadrifolia	294	143	151	0	20	191	-1917	1927	276	S	-	1	6	-	-	-	-
Pastinaca sativa	6020	2	43	5975	45	-524	-749	914	235	SSO	na	na	-	1	-	-	-
Petasites albus	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	1
Petasites hybridus	355	2	2	351	33	-335	546	641	122	NNO	na	na	-	-	1	-	-

Peuplier interaméricain	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Phalaris arundinacea	7240	55	389	6796	46	-258	-1258	1284	258	S	-	0	253	-	-	-	-
Phragmites australis	6193	102	490	5601	49	-570	-766	954	233	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Phyllitis scolopendrium	28	28	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Phyteuma betonicifolium	3	3	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	1
Phyteuma nigrum	82	1	7	74	11	-124	-294	319	247	SSO	na	na	-	-	-	-	1
Phyteuma spicatum	238	3	9	226	25	50	-289	293	280	S	na	na	-	-	-	-	-
Picea abies	291	291	0	0	13	1683	624	1795	20	NEE	na	na	-	1	-	-	1
Picea sitchensis	81	80	1	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Pimpinella major	3875	1	92	3782	44	-393	-957	1034	248	SSO	-	1	131	-	1	-	-
Pinus nigra	540	153	6	381	21	381	-1180	1240	288	SSE	na	na	-	-	-	1	-
Pinus pinaster	115	35	12	68	12	565	-458	728	321	SEE	na	na	-	-	-	-	-
Pinus strobus	5	5	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Pinus sylvestris	1125	287	68	770	31	248	-687	731	290	SSE	na	na	-	1	-	-	-
Plagiochila asplenioides	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Plagiomnium undulatum	244	244	0	0	12	-2851	1457	3202	153	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Plantago albicans	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Plantago lanceolata	15901	10	704	15187	48	-100	-1473	1476	266	S	+	0	347	-	-	-	-
Plantago major	16378	7	134	16237	46	-648	-956	1155	236	SSO	-	1	344	-	-	-	-
Plantago media	1972	1	117	1854	43	-310	87	322	164	NOO	na	na	-	1	-	-	-
Platanthera bifolia	8	6	2	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Platanus hybrida	2	2	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Pleurozium schreberi	23	23	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Poa chaixii	120	23	12	85	13	-438	-70	443	189	O	na	na	-	-	-	-	-
Poa nemoralis	7660	285	187	7188	46	-124	-1286	1292	264	S	+	0	294	1	-	-	-
Poa trivialis	13813	151	625	13037	46	-628	-803	1020	232	SSO	+	1	329	-	-	-	-
Polygonatum multiflorum	1065	573	492	0	30	-321	-1414	1450	257	S	+	1	35	1	-	-	-
Polygonatum odoratum	169	5	22	142	21	-1512	19	1512	179	O	na	na	-	1	-	-	-

Polygonatum verticillatum	14	3	0	11	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	1
Polygonum bistorta	9	9	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	1
Polygonum hydropiper	2	2	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Polygonum persicaria	16	16	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Polypodium interjectum	712	9	0	703	26	-677	898	1125	127	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Polypodium vulgare	549	11	30	508	34	-110	26	113	167	O	na	na	-	-	-	-	-
Polystichum aculeatum	663	8	8	647	39	-468	-948	1057	244	SSO	na	na	-	-	1	-	-
Polystichum setiferum	14	7	7	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	1	-
Polytrichum commune	11	11	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Polytrichum formosum	1270	1270	0	0	13	1461	-823	1676	331	SEE	na	na	-	-	-	-	-
Populus alba	912	31	29	852	23	-146	-246	286	239	SSO	na	na	-	1	-	1	-
Populus nigra	606	5	17	584	17	746	-1780	1930	293	SSE	na	na	-	1	-	-	-
Populus tremula	5711	1081	412	4218	48	-407	-1106	1178	250	SSO	+	1	231	1	-	-	-
Populus x	97	25	72	0	9	-1215	12	1215	179	O	-	0	1	-	-	-	-
Potentilla anserina	12731	3	197	12531	46	-175	-992	1008	260	S	-	1	333	-	-	-	-
Potentilla erecta	1575	10	351	1214	48	262	-883	921	287	SSE	+	1	62	-	-	-	-
Potentilla reptans	11887	4	258	11625	46	-404	-909	995	246	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Potentilla sterilis	5112	226	243	4643	44	-92	-1568	1571	267	S	-	0	200	-	1	-	-
Primula elatior	6039	277	398	5364	48	31	-1593	1593	271	S	+	0	203	-	-	-	-
Primula veris	5169	19	231	4919	46	-233	-391	455	239	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Prunella vulgaris	10763	41	285	10437	47	-181	-989	1005	260	S	na	na	-	-	-	-	-
Prunus avium	12380	1592	483	10305	47	-383	-1554	1601	256	S	-	1	329	-	-	-	-
Prunus cerasus	20	4	2	14	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Prunus domestica	284	1	1	282	16	-1186	1377	1818	131	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Prunus laurocerasus	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Prunus mahaleb	1175	37	51	1087	40	159	213	265	53	NNE	na	na	-	-	-	1	-
Prunus padus	1044	152	10	882	38	-791	-371	874	205	SOO	+	1	32	-	-	-	-
Prunus serotina	431	93	62	276	23	-298	435	527	124	NNO	na	na	-	-	-	-	-

Prunus spinosa	14856	538	453	13865	47	-153	-1612	1619	265	S	-	1	348	1	-	-	-
Pseudarrhenatherum longifolium	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Pseudotsuga menziesii	155	153	2	0	12	2608	-3080	4036	310	SSE	na	na	-	-	-	-	-
Pteridium aquilinum	4792	988	400	3404	46	-96	-1380	1383	266	S	+	1	172	-	-	-	-
Pulicaria dysenterica	4574	4	206	4364	44	64	-1378	1380	273	S	-	0	161	-	-	-	-
Pulmonaria mollis	2	2	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Pulmonaria officinalis	2	1	1	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Pyrus pyraster	29	29	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Quercus cerris	14	2	1	11	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	1	-
Quercus petraea	3673	1144	461	2068	45	-252	-1357	1381	259	S	+	1	126	-	1	-	-
Quercus pubescens	193	6	61	126	22	80	-521	527	279	S	na	na	-	-	-	-	-
Quercus robur	16093	3009	1527	11557	51	-564	-1339	1453	247	SSO	-	1	339	1	-	-	-
Quercus rubra	93	73	20	0	10	-1114	-1556	1914	234	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Ranunculus auricomus	2585	62	64	2459	45	122	-139	185	311	SSE	na	na	-	-	-	-	-
Ranunculus ficaria	796	421	375	0	29	-715	-732	1023	226	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Ranunculus nemorosus	27	27	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Ranunculus repens	17866	110	785	16971	48	-265	-1002	1036	255	SSO	+	0	346	-	-	-	-
Reynoutria japonica	4	4	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-
Rhamnus catharticus	29	29	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Rhizomnium punctatum	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Rhus glabra	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Rhytidiadelphus loreus	7	7	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Rhytidiadelphus squarrosus	4	4	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Rhytidiadelphus triquetrus	24	24	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Ribes alpinum	13	12	1	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	1
Ribes nigrum	749	21	63	665	36	-563	-42	564	184	O	na	na	-	1	-	-	-
Ribes petraeum	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	1
Ribes rubrum	5948	317	93	5538	46	-15	-1385	1385	269	S	+	0	249	1	-	-	-

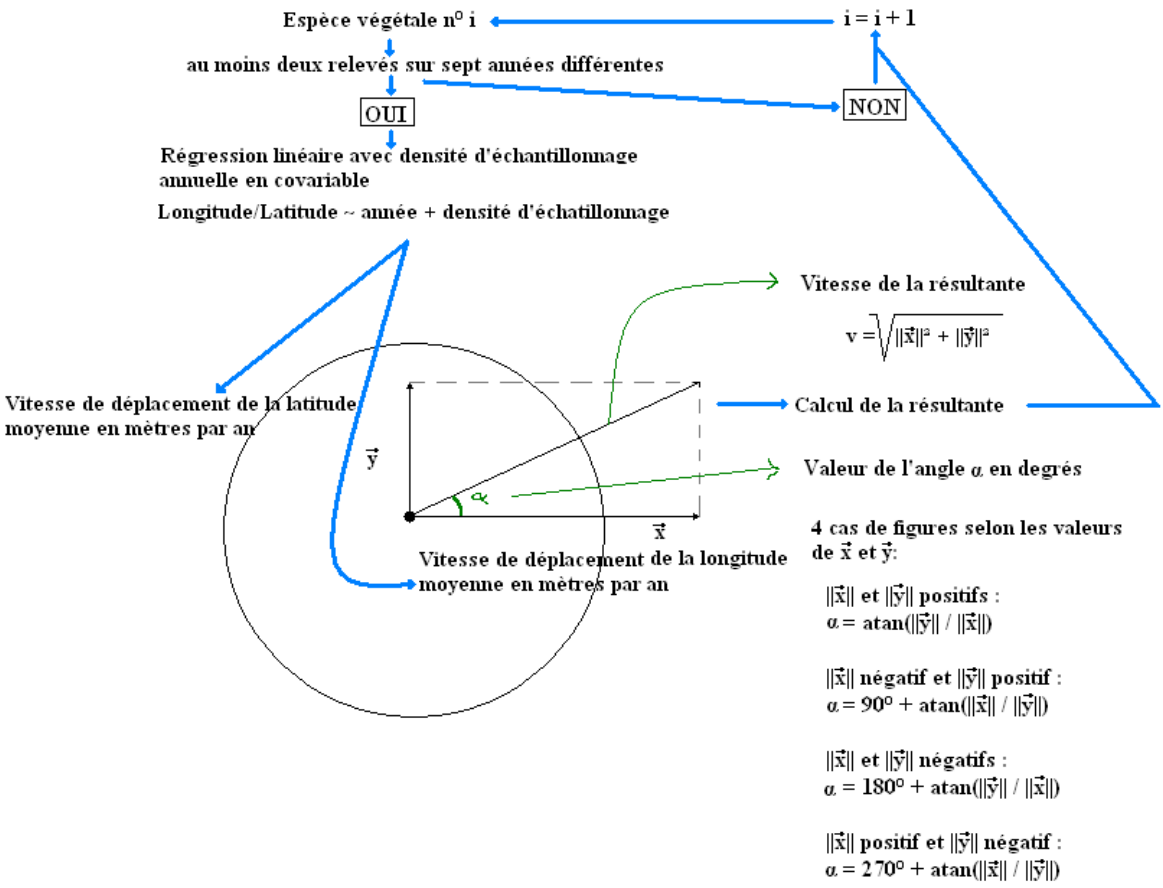
Ribes uva	3647	107	31	3509	43	-201	-826	850	256	S	na	na	-	-	1	-	-
Robinia pseudoacacia	3747	265	11	3471	43	-555	-225	599	202	SOO	+	1	163	-	-	-	-
Roegneria canina	5	3	2	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Rosa arvensis	7886	586	339	6961	45	406	-1565	1617	285	S	+	1	277	-	1	-	-
Rosa canina	3127	395	255	2477	38	44	-1069	1070	272	S	-	0	136	-	-	-	-
Rosa pimpinellifolia	16	2	14	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Rubia peregrina	2	2	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	1	-
Rubus caesius	8807	191	254	8362	46	-339	-770	841	246	SSO	-	1	300	-	-	-	-
Rubus fruticosus	4062	3722	340	0	19	673	-628	921	317	SEE	na	na	-	-	-	-	-
Rubus idaeus	3291	401	84	2806	43	-724	-1528	1691	245	SSO	+	1	137	-	-	-	-
Rubus ulmifolius	105	1	104	0	9	-692	4521	4573	99	N	-	1	2	-	1	1	-
Rumex acetosa	6526	6	423	6097	46	-247	-1042	1071	257	S	+	0	258	-	-	-	-
Rumex acetosella	1693	1	140	1552	45	-139	-1022	1031	262	S	na	na	-	-	-	-	-
Rumex hydrolapathum	2142	1	195	1946	45	-508	-420	659	220	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Rumex obtusifolius	128	37	91	0	15	-266	-634	688	247	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Rumex sanguineus	6464	323	125	6016	44	-707	-1748	1885	248	SSO	+	1	259	-	1	-	-
Ruscus aculeatus	252	24	15	213	20	-423	627	756	124	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Salix alba	8054	59	60	7935	45	-307	-1001	1047	253	SSO	na	na	-	1	-	-	-
Salix aurita	346	1	44	301	35	-19	-763	763	269	S	na	na	-	-	-	-	-
Salix caprea	12223	1148	244	10831	48	-698	-1556	1705	246	SSO	+	1	343	-	-	-	-
Salix cinerea	5952	23	333	5596	46	-1019	-493	1132	206	SOO	+	1	224	1	-	-	-
Salix triandra	886	1	10	875	31	-257	-823	862	253	SSO	na	na	-	1	-	-	-
Salix viminalis	1894	1	6	1887	40	-699	-1137	1335	238	SSO	na	na	-	1	-	-	-
Sambucus ebulus	1279	6	3	1270	41	-475	948	1061	117	NNO	na	na	-	-	-	-	-
Sambucus nigra	17915	1283	360	16272	48	-470	-1456	1530	252	SSO	+	0	351	-	-	-	-
Sambucus racemosa	904	149	71	684	29	-87	274	287	108	NNO	na	na	-	-	-	-	1
Sanicula europaea	1712	35	121	1556	44	116	-1323	1328	275	S	+	0	66	-	-	-	-
Saxifraga granulata	42	1	41	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	1	-	-

Scilla bifolia	15	7	8	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	1	-
Scirpus sylvaticus	1555	3	84	1468	44	-391	-16	391	182	O	na	na	-	-	-	-	-
Scleropodium purum	40	40	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Scrophularia auriculata	5171	8	83	5080	47	-355	-1244	1294	254	SSO	-	1	233	-	1	1	-
Scrophularia nodosa	5644	192	116	5336	45	-586	-1521	1630	249	SSO	-	1	226	-	-	-	-
Scrophularia umbrosa	116	11	0	105	14	-1479	1011	1791	146	NOO	na	na	-	1	-	-	-
Scutellaria galericulata	1721	2	86	1633	41	-776	-253	816	198	SOO	na	na	-	1	-	-	-
Senecio nemorensis	52	52	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Senecio ovatus	1116	99	66	951	32	79	-168	186	295	SSE	na	na	-	-	-	-	-
Serratula tinctoria	17	3	1	13	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	1	-	-	-
Sesleria albicans	4	4	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Silene dioica	5543	220	212	5111	46	-515	-704	872	234	SSO	-	0	153	-	-	-	-
Silene flos	327	2	325	0	13	-369	1899	1934	101	N	na	na	-	-	-	-	-
Silene vulgaris	3359	1	91	3267	45	-60	-159	170	249	SSO	na	na	-	-	-	-	1
Solanum dulcamara	8904	127	384	8393	47	-539	-1123	1246	244	SSO	+	1	303	-	-	-	-
Solanum nigrum	8942	1	33	8908	43	-402	-765	864	242	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Solidago canadensis	517	3	0	514	30	113	457	471	76	N	na	na	-	1	-	-	-
Solidago virgaurea	2478	27	219	2232	45	181	-194	265	313	SSE	na	na	-	-	-	-	-
Sorbus aria	218	11	33	174	23	17	-777	777	271	S	na	na	-	-	1	-	-
Sorbus aucuparia	3431	465	424	2542	45	-628	-936	1127	236	SSO	-	1	113	-	-	-	-
Sorbus domestica	3	1	2	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	1	-
Sorbus torminalis	968	142	209	617	38	484	-173	514	340	SEE	+	1	38	-	-	1	-
Sphagnum flexuosum	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Stachys alpina	326	2	1	323	26	479	150	502	17	NEE	na	na	-	-	1	-	1
Stachys officinalis	48	20	28	0	7	-1454	-1305	1953	222	SOO	na	na	-	1	-	-	-
Stachys palustris	3613	11	120	3482	44	-405	-1163	1231	251	SSO	+	1	176	-	-	-	-
Stachys sylvatica	13114	504	180	12430	45	-411	-1566	1619	255	SSO	-	1	328	-	-	-	-
Stellaria holostea	8239	444	222	7573	47	-271	-1354	1381	259	S	-	0	250	-	-	-	-

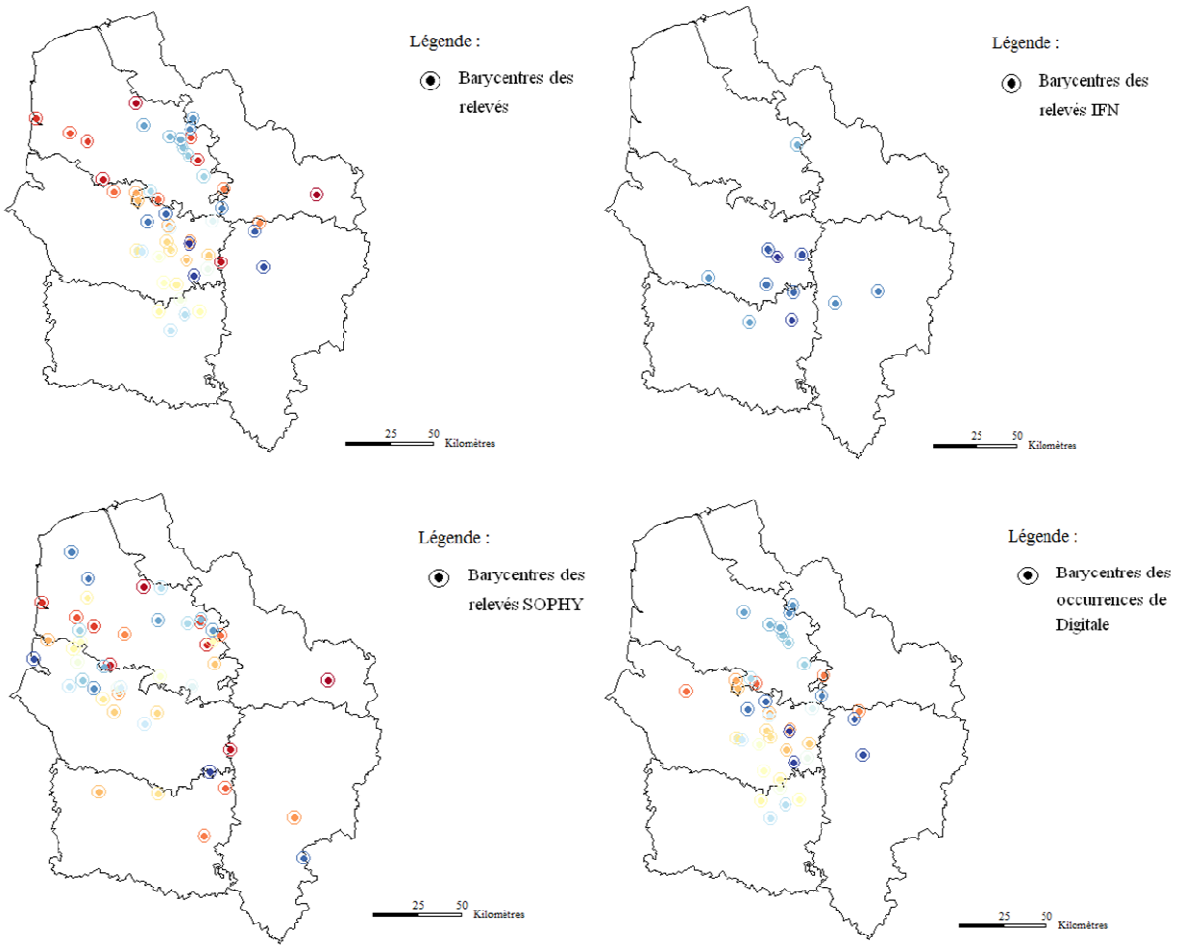
Stellaria media	13578	6	45	13527	45	-493	-1059	1168	245	SSO	-	0	334	-	-	-	-
Stellaria nemorum	256	12	9	235	26	-403	-525	662	232	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Succisa pratensis	1197	2	264	931	47	109	-849	856	277	S	-	1	51	-	-	-	-
Symphytum officinale	427	67	360	0	21	1147	-968	1500	320	SEE	+	0	14	-	-	-	-
Syringa vulgaris	271	1	1	269	25	-1061	1796	2086	121	NNO	-	1	3	-	-	-	-
Tamus communis	2435	48	0	2387	41	261	-1059	1091	284	S	na	na	-	-	1	1	-
Taraxacum campylodes	413	52	361	0	16	1995	-2047	2858	314	SSE	+	0	15	-	-	-	-
Taxus baccata	461	29	1	431	26	-1002	1328	1663	127	NNO	na	na	-	-	1	-	-
Teucrium chamaedrys	1131	3	94	1034	40	454	-262	524	330	SEE	na	na	-	-	-	-	-
Teucrium scordium	119	1	12	106	14	-711	-774	1051	227	SSO	na	na	-	1	-	1	-
Teucrium scorodonia	3572	527	371	2674	45	-359	-1338	1385	255	SSO	+	0	124	-	1	-	-
Thalictrum minus	95	1	5	89	15	-180	784	805	103	N	na	na	-	1	-	-	-
Thamnobryum alopecurum	51	51	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Thelypteris palustris	527	1	49	477	30	-1368	307	1402	167	O	+	0	21	-	-	-	-
Thuidium tamariscinum	460	460	0	0	13	-1815	-1699	2486	223	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Thuja plicata	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Tilia cordata	3431	742	228	2461	43	-803	-640	1026	219	SOO	na	na	-	-	-	-	-
Tilia platyphyllos	2304	140	20	2144	42	-692	-1	692	180	O	na	na	-	-	1	-	-
Torilis japonica	9270	27	24	9219	44	-253	-899	934	254	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Trifolium arvense	28	1	27	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Trifolium campestre	68	2	66	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Trifolium medium	11	1	10	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Trifolium repens	423	3	420	0	16	654	367	750	29	NEE	na	na	-	-	-	-	-
Tussilago farfara	117	1	116	0	10	-4269	1459	4512	161	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Ulex europaeus	931	4	71	856	36	58	-239	246	284	S	na	na	-	-	1	-	-
Ulmus glabra	1279	13	12	1254	41	-844	64	846	176	O	na	na	-	-	-	-	-
Ulmus laevis	87	9	16	62	9	-743	-668	999	222	SOO	na	na	-	1	-	-	-
Ulmus minor	11858	716	282	10860	45	-95	-1297	1300	266	S	-	0	340	1	-	1	-

Urospermum dalechampii	1	1	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Urtica dioica	20235	1332	627	18276	49	-773	-1215	1440	238	SSO	-	0	356	-	-	-	-
Vaccinium myrtillus	262	22	63	177	22	-355	-92	367	195	O	na	na	-	1	-	-	-
Valeriana dioica	526	16	121	389	37	-833	222	862	165	NOO	na	na	-	-	1	-	-
Valeriana officinalis	291	37	254	0	14	408	-324	521	322	SEE	na	na	-	1	-	-	-
Valeriana repens	4147	1	0	4146	42	-113	-203	232	241	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Verbascum nigrum	909	3	4	902	38	409	216	462	28	NEE	na	na	-	1	-	-	-
Veronica beccabunga	3596	1	95	3500	42	150	-1080	1090	278	S	-	0	174	-	-	-	-
Veronica chamaedrys	8587	58	160	8369	45	-456	-571	731	231	SSO	na	na	-	-	-	-	-
Veronica hederifolia	32	9	23	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Veronica montana	3040	72	77	2891	45	108	-1521	1524	274	S	+	0	124	-	1	-	-
Veronica officinalis	200	69	131	0	15	197	-1220	1235	279	S	na	na	-	-	-	-	-
Veronica spicata	47	1	0	46	7	-968	-612	1145	212	SOO	na	na	-	1	-	1	-
Viburnum lantana	5447	325	312	4810	47	328	-314	455	316	SEE	na	na	-	-	1	-	-
Viburnum opulus	7854	256	386	7212	47	-167	-1311	1321	263	S	-	1	283	-	-	-	-
Vicia cracca	7141	4	314	6823	46	-921	-202	943	192	O	-	1	271	-	-	-	-
Vicia sepium	6711	112	75	6524	46	9	-1504	1504	270	S	+	1	237	1	-	-	-
Vicia sylvatica	12	8	4	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Vinca minor	5439	363	124	4952	44	-277	-1518	1543	260	S	-	0	220	-	1	-	-
Vincetoxicum hirundinaria	331	15	19	297	31	562	-273	625	334	SEE	na	na	-	1	-	-	-
Viola alba	2	2	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	1	-
Viola canina	199	6	27	166	26	-2465	1157	2723	155	NOO	+	0	10	-	-	-	-
Viola hirta	3907	19	227	3661	46	-255	-318	407	231	SSO	na	na	-	1	-	-	-
Viola mirabilis	7	7	0	0	<7	-	-	-	-	-	na	na	-	-	-	-	-
Viola odorata	2473	8	17	2448	42	-383	147	410	159	NOO	na	na	-	-	-	-	-
Viola reichenbachiana	5901	601	396	4904	47	-163	-1644	1652	264	S	+	1	218	-	-	-	-
Viola riviniana	3448	47	230	3171	44	-1	-1413	1413	270	S	+	0	147	-	-	-	-
Viscum album	4916	1	2	4913	42	321	115	341	20	NEE	na	na	-	-	-	-	-

Annexe 2 : Schéma explicatif de la méthode d'étude de déplacement des barycentres.

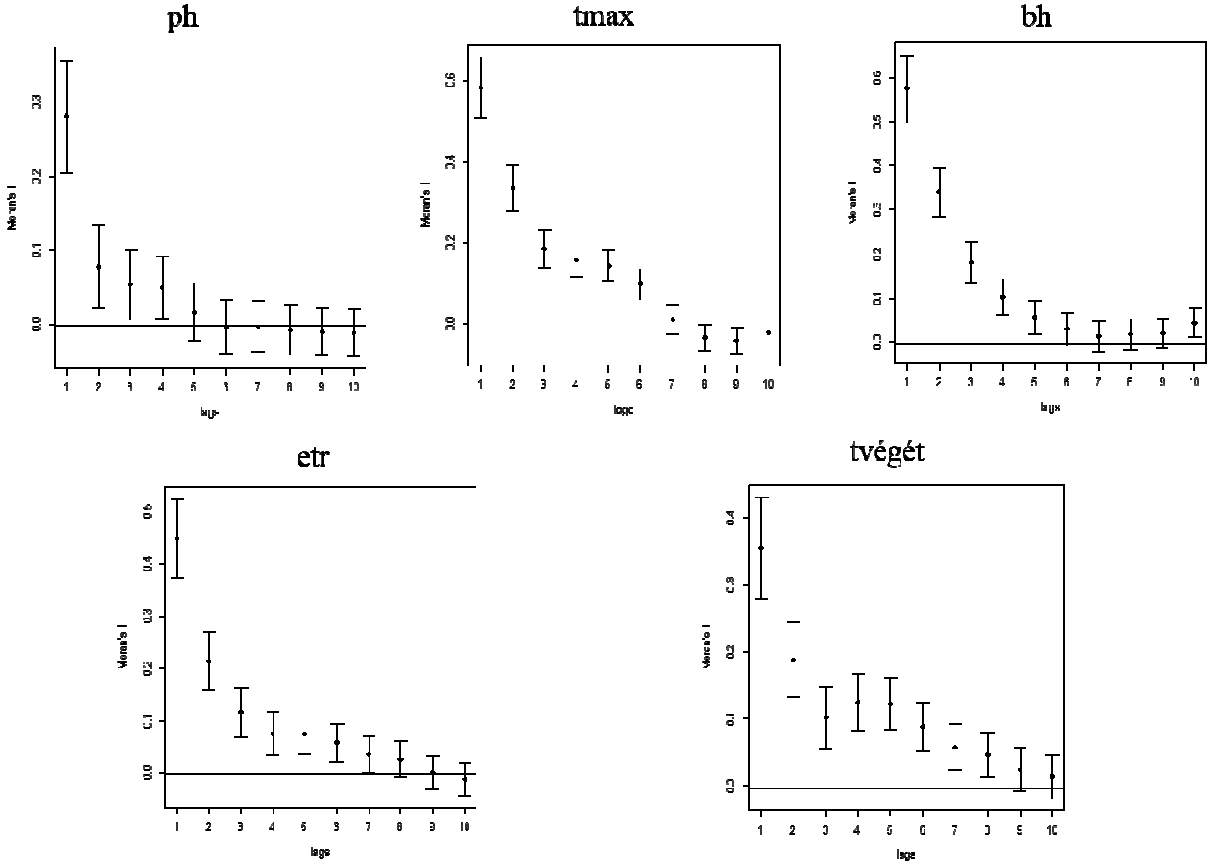


Annexe 3 : Positions moyennes des barycentres par année en fonction des bases de données.



Chaque figuré représente le barycentre des relevés du jeu de données considéré pour une année. Plus la couleur du figuré tire vers le rouge et plus l'année est ancienne, se rapprochant de l'année 1961. Inversement, plus la couleur du figuré tire vers le bleu et plus l'année est récente, se rapprochant de la dernière disponible à savoir 2010.
Aucune tendance avec un réel impact ne fut obtenue.

Annexe 4 : Corrélogrammes de Moran pour chacune des covariables sélectionnées.



Ces cinq corrélogrammes présentent un signal d'autocorrélation spatiale positif et significatif pour les premières classes de voisinage. Ceci fait état de la dépendance spatiale de ces covariables. Ces mêmes corrélogrammes ne sont plus significatifs, y compris pour les premières classes de voisinage, quand ils ne sont appliqués que sur les pixels forestiers.