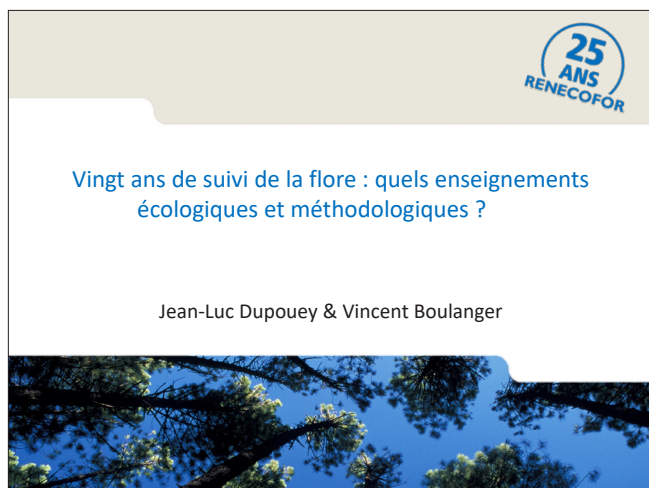


VINGT ANS DE SUIVI DE LA FLORE : QUELS ENSEIGNEMENTS ÉCOLOGIQUES ET MÉTHODOLOGIQUES ?

Jean-Luc Dupouey
INRA, UMR Silva



Enjeux

La végétation herbacée est :

- une **composante de l'écosystème forestier** intéressante en elle-même (biodiversité, rôle fonctionnel -régénération / cycles / interactions biotiques-)
- un bio-indicateur de l'environnement

De nombreux résultats antérieurs montrent des **évolutions tendancielle de la flore**, sous l'effet des changements environnementaux :

- dépôts atmosphériques (acides, azotés)
- changement climatique
- changements d'usage des sols (dont les pratiques forestières)

Mais ces études antérieures étaient basées sur des réseaux non prévus initialement pour le rééchantillonnage ! -> RENECOFOR

2



Cet exposé a été préparé avec Vincent Boulanger, qui a fait sa thèse dans notre équipe, à l'INRA, et travaille maintenant à l'ONF, au département recherche, sur le réseau RENECOFOR entre autres. Cette présentation commune est symbolique de la bonne connexion qu'on peut avoir entre la recherche et RENECOFOR. Il faut aussi rappeler que de nombreux scientifiques, techniciens et ingénieurs ont contribué aux suivis floristiques que je vais présenter. Ils sont associés aux publications qui utilisent ces données, et je les remercie chaleureusement. Les personnes impliquées dans le suivi floristique, en nombre croissant, sont en photo à la fin de cet exposé.

Je vais aborder deux aspects, la méthodologie des relevés d'une part et les évolutions tendancielle de la flore dans le réseau d'autre part.

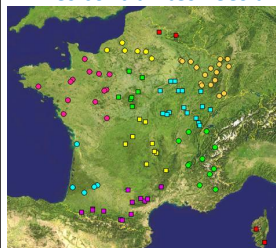
Pourquoi s'intéresser à la flore ?

La végétation herbacée a un **double intérêt, pour elle-même et en tant que bioindicateur**.

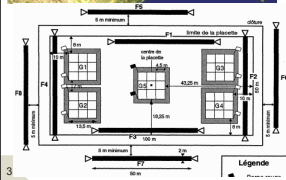
C'est l'une des composantes les mieux connues de la biodiversité forestière, un pilier ancien de l'écologie qui reste encore aujourd'hui incontournable. Parmi les végétaux phanérogames, il y a en forêt beaucoup plus d'espèces herbacées (l'IFN* en a inventorié plus de 3000 présentes dans les forêts françaises) que d'espèces d'arbres (moins d'une centaine d'essences indigènes). La végétation herbacée joue un rôle fonctionnel évident lors des phases de régénération, en tant que concurrente des ligneux. Elle joue aussi un rôle fonctionnel important dans les peuplements ouverts, où elle peut contrôler jusqu'à 50% des flux d'eau ou d'éléments minéraux (par exemple, la part importante de la molinie dans l'évapotranspiration des pineraies, ou de la myrtille dans les flux de cations). C'est aussi un compartiment important pour les interactions biotiques : les réseaux d'interactions trophiques ou de facilitation, de compétition, etc. sont denses à l'intérieur de la strate herbacée, et pourtant presque totalement inconnus aujourd'hui. On a inventorié par exemple 69 espèces d'insectes herbivores qui se nourrissent sur l'alliaire pétiolée, une petite Brassicacée des bords de chemin. Mais cela n'a été étudié que parce que c'est une espèce devenue invasive aux USA, en vue d'une éventuelle lutte biologique. Sur l'immense majorité des êtres vivants du sous-bois, on ne connaît que très mal leur autécologie et encore moins bien leurs interactions.

D'autre part, la végétation herbacée est un bioindicateur, et l'idée de départ dans RENECOFOR était surtout de l'utiliser pour cela. Il y avait déjà eu à l'époque plusieurs publications sur les évolutions de la végétation, témoignant de l'eutrophisation ou de l'acidification des écosystèmes dues aux dépôts atmosphériques, mais c'était sur la base de dispositifs qui n'avaient pas été prévus initialement pour faire un suivi. D'où l'intérêt et l'enthousiasme, dès le départ, pour participer à ce projet conçu d'emblée pour suivre à long terme l'évolution de la flore avec un **cadre méthodologique pertinent**. RENECOFOR, c'était de ce point de vue une « première » méthodologique.

Des contraintes liées à la dimension nationale



- 800 m² = (4 bandes x enclos/extérieur) x 100 m²
- 2 passages/an, tous les 5 ans depuis 1995
- 10 placettes suivies annuellement
- 10 équipes
- 1-3 opérateur(s)
- s'assurer que toutes les placettes sont relevées selon le même protocole
- et le seront dans le futur !



3

Programme d'assurance-qualité/contrôle-qualité

- Un protocole très précis
- 2 procédures :
 - 1 : journées d'inter-calibration (AQ)
 - 2 : placettes de contrôle, visitées par 2 équipes (CQ)



19,2% des espèces non vues, en moyenne
5,3% partiellement ou mal identifiées

4

Comment opère-t-on ?

RENECOFOR, ce sont 102 placettes sur lesquelles l'ONF organise des campagnes de relevés de flore tous les 5 ans ; 10 de ces placettes sont suivies annuellement depuis le début (hormis quelques années après la tempête de 1999). Le relevé floristique se fait à deux, sur 100 m², le long de bandes de 50 m de long sur 2 m de large, ce qui est une forme très inhabituelle. L'idée est que deux personnes qui balayent chacune 1 m de largeur devant elles sont plus exhaustives que sur un cercle ou un carré de 400 m². Il y a 4 bandes à l'intérieur de l'enclos, mais aussi 4 bandes à l'extérieur (bonne précaution, comme on va le voir).

Le problème principal, comme dans tous les réseaux de grande taille, c'est qu'il faut plusieurs équipes d'observateurs : des gens différents qui observent en des lieux différents, donc des effets observateurs potentiels. RENECOFOR a fait faire un réel bond à la science de l'étude de la végétation pour la prise en compte de ce problème : faire en sorte de limiter et d'évaluer l'effet observateur.

Prise en compte de l'effet observateur

Le plus souvent, on ignore les effets observateurs ; il y a peu de publications sur le sujet et les autres réseaux d'observation de la flore – Vigipl@nt au Muséum, le réseau BioSoil*, 16x16 ou DSF* (différents noms d'une même base d'échantillonnage), l'Inventaire forestier national... – n'ont pas (encore) fait d'étude des biais d'observation dans leur réseau. Or, nous allons voir que ces biais peuvent être importants. Dans RENECOFOR, on utilise deux approches pour l'étudier.

D'une part, on organise des journées d'inter-calibration qui réunissent tous les observateurs, tous les 5 ans, avant chaque campagne de relevés. Tous les observateurs inventorient les mêmes sites et, ce qui ne s'était jamais fait auparavant, reviennent le lendemain pour se mettre d'accord sur ce qu'ils ont vu, en faisant un relevé dit « consensus ». Auparavant, pour établir le « vrai » relevé, on fusionnait simplement les relevés de tous les observateurs. Or on peut très bien se tromper dans les identifications et noter des espèces qui n'existent pas en réalité, de sorte que la simple fusion conduit à un relevé trop « gros ». Avec le relevé consensus, les participants discutent pour se mettre finalement d'accord sur ce qu'il y avait dans les relevés. On peut donc pour la première fois évaluer précisément deux biais : le nombre d'espèces manquées et celles qui ont été mal identifiées.

D'autre part, au cours de la campagne, chaque équipe visite une placette d'une autre équipe (dans la même semaine) et sans échanger d'information. On peut comparer leurs relevés.

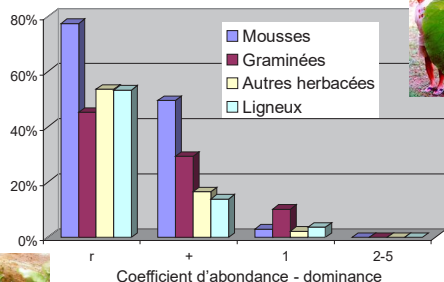
L'analyse des relevés d'inter-calibration montre qu'il y a assez peu d'espèces mal identifiées (5% tout de même), mais qu'il y a en moyenne beaucoup d'espèces non vues, près de 20%. Et ce taux est très variable : suivant les gens, le taux d'espèces détectées varie de 50% (pour des personnes encore peu expérimentées par exemple) à 90% pour des observateurs exceptionnels ou chevronnés.



Photo : Patrick Behr, INRA

... la faute aux espèces peu recouvrantes

Proportion de non-détection



Archaux et al. 2009 Plant Ecol

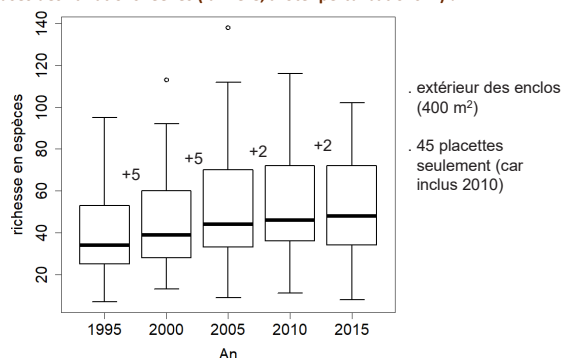
5

On a pu analyser ces données sous différents angles (article de Frédéric Archaux *et al.*, publié en 2009) et modéliser le taux de non-détection. Ce graphique, par exemple, montre comment varie le taux de non-détection des espèces selon leur coefficient d'abondance-dominance. À gauche, on a des espèces qui ne sont présentes dans le relevé qu'avec de rares individus (coefficient "rare"), et le taux de non-détection est alors élevé, surtout pour les mousses ; à droite, pour les espèces localement abondantes, il n'y a pas d'espèces manquées. Il y a aussi un lien avec la taille de l'espèce, les plus grandes étant plus facilement détectées, et avec le nombre de passages sur un relevé dans l'année. La probabilité de détection d'une espèce augmente avec le nombre de passages, ce qui est normal, et de façon assez sensible : pour les espèces les mieux vues par exemple, la probabilité de détection est de 80% pour 1 passage, et de 95% pour 2 passages. En passant une seule fois, on rate beaucoup d'espèces. Or beaucoup de rééchantillonnages, hors RENECOFOR, ne se font qu'avec un seul passage par an.

Évolutions tendancielles ?

Augmentation de la richesse spécifique

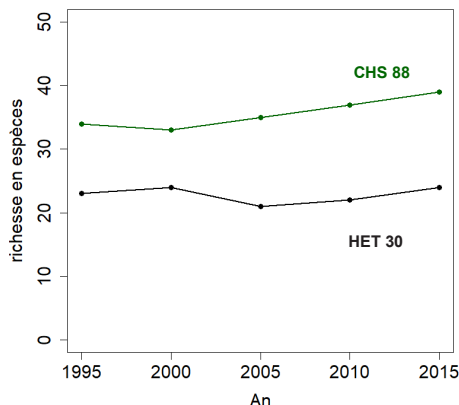
- Biais d'observation ou variation réelle ?
- Causes des variations réelles (lumière, azote -perturbations-...) ?



6

Après ces aspects méthodologiques, voyons quelques résultats sur les variations à long terme observées au sein de RENECOFOR. En voici un sur la richesse en espèces : le nombre moyen d'espèces vues, par année et à l'extérieur de l'enclos, en moyenne sur 45 sites. Le graphique est clair : la richesse augmente. Cela rejoint un résultat de méta-analyse évoqué par Hervé Jactel où, à l'échelle internationale, quand on cumule un grand nombre de réseaux et de relevés, on observe dans beaucoup de cas une augmentation du nombre d'espèces. Mais si l'on y regarde de plus près, on constate que l'augmentation a été plus rapide au départ et tend à ralentir. Quand on s'intéresse non plus au nombre moyen d'espèces observées chaque année mais au nombre d'espèces cumulé depuis le début (non montré ici), on voit qu'il augmente très vite au départ, pendant les 5 premières années, puis qu'il augmente toujours, mais plus lentement, pendant les 15 années suivantes. Cela peut être le fait qu'il y a une phase « d'habituation », de connaissance de la placette par les observateurs, au cours de laquelle l'exhaustivité augmente rapidement, puis qu'on atteint ensuite un plateau où, cette fois, apparaissent des variations « réelles », dont la cause n'est pas méthodologique. Cet effet se superpose aux effets des perturbations telles que la tempête de 1999, ou des coupes, qui tendent à augmenter de façon plus ou moins transitoire la richesse en espèces.

Des placettes « tranquilles »...

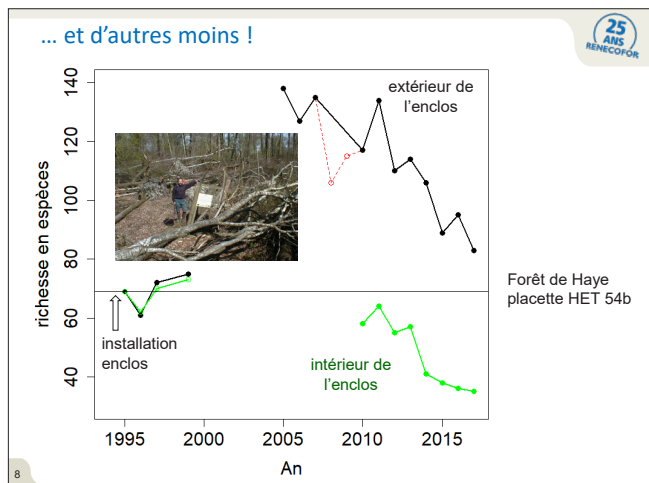


7

En 2010, il n'y a pas pu y avoir de financement pour les inventaires floristiques : on a travaillé sur une base volontaire et les relevés n'ont pu être faits que sur un peu moins de la moitié des placettes. En 2015 les relevés ont été faits normalement mais, compte tenu du temps de vérification, préparation, etc., les données ne sont disponibles que depuis une quinzaine de jours. Les seules données qui ont fait l'objet d'analyse approfondie sont donc celles de 1995-2000-2005. Je présenterai deux nouveaux résultats concernant ces données, l'un sur les effets des ongulés sauvages, l'autre sur la bioindication.

Certaines placettes, comme CHS 88 ou HET 30 ci-contre ne montrent pas de variations significatives de leur richesse ou composition au cours du temps, mais d'autres changent de façon assez extraordinaire...

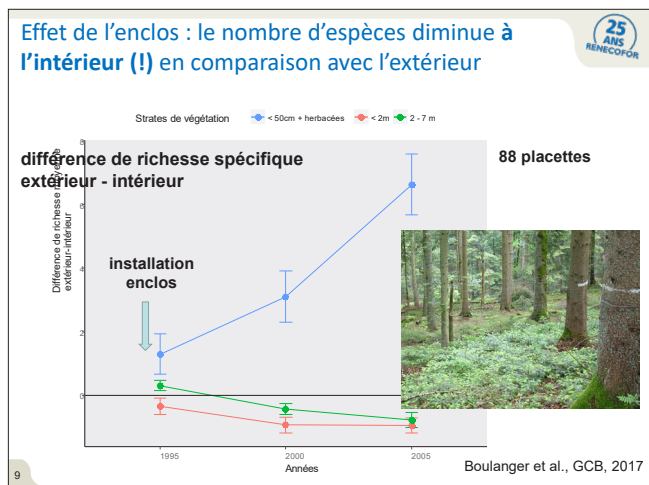
... et d'autres moins !



... comme typiquement les placettes victimes de la tempête de 1999. Sur HET 54b par exemple, on avait 70 espèces en moyenne à l'extérieur de l'enclos (courbe noire) ; la tempête passe et, 5 ans après, en 2004, on trouve 140 espèces, puis la richesse diminue rapidement : une grosse perturbation amène de la lumière, l'azote est minéralisé, donc il y a une explosion d'espèces héliophiles et nitrophiles, puis le peuplement commence à se refermer et la richesse diminue. En rouge sont représentées deux années où, pour des problèmes de charge de travail, nous ne sommes passés qu'une seule fois au lieu de deux : on retrouve immédiatement le biais de non-exhaustivité signalé précédemment.

À l'intérieur du grillage (courbe verte), le nombre d'espèces est le même au départ ; au bout de 3-4 ans il est très légèrement inférieur. Mais quelques années après la tempête (quand on a enfin pu pénétrer), on se retrouve avec beaucoup moins d'espèces qu'en-dehors du grillage, et leur nombre décroît encore plus rapidement.

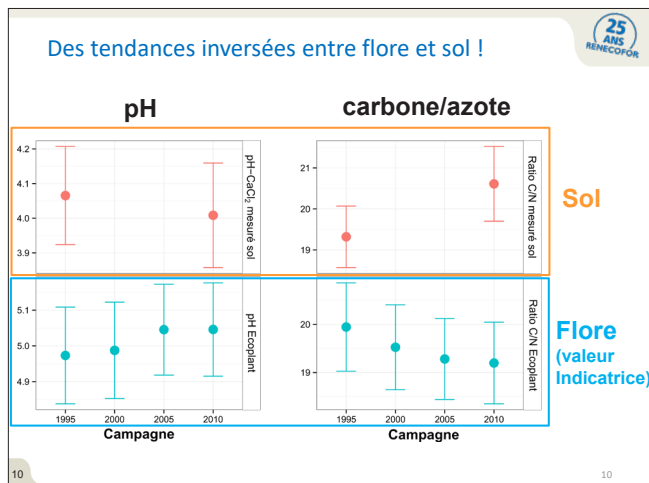
Effet de l'enclos : le nombre d'espèces diminue à l'intérieur (!) en comparaison avec l'extérieur



Que se passe-t-il ? Nous avons regardé sur l'ensemble du réseau quelle était, au cours du temps, la différence de richesse spécifique entre l'extérieur et l'intérieur de l'enclos. Le résultat tient dans ce graphique : quand c'est positif, c'est que la progression du nombre d'espèces est plus forte à l'extérieur ; en bleu la strate herbacée (< 50 cm), en rose la strate arbustive basse (< 2 m) et en vert la strate arbustive haute (2-7 m). On constate une augmentation rapide du nombre d'espèces à l'extérieur, par rapport à l'intérieur. Je dis bien : plus rapide à l'extérieur, là où il y a des ongulés. Pourquoi ? La première réponse est sur la photo. Dans l'enclos, un recrû ligneux s'installe, soit ligneux d'intérêt, soit souvent de la ronce : ce couvert réduit la lumière au sol, induisant une forte contrainte pour les espèces herbacées à l'intérieur de l'enclos. On a aussi observé (non montré) une différence croissante du caractère nitrophile de la végétation, avec des espèces plus nitrophiles à l'extérieur qu'à l'intérieur. Cela peut encore être lié au niveau de lumière, mais aussi aux déjections animales, ou au piétinement, qui favorisent, là encore, la minéralisation et les espèces nitrophiles. La plus grande richesse spécifique à l'extérieur de l'enclos est donc au profit d'espèces plutôt héliophiles, nitrophiles, à tendance rudérale et plutôt non forestières.

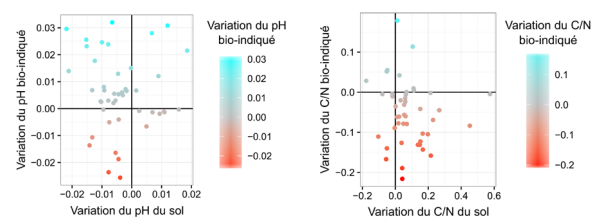
Les enclos RENECOFOR constituent l'une des expériences à plus large échelle qui ait été faite, en termes de nombre de répétitions, sur l'impact des ongulés et l'un des résultats majeurs est que la biodiversité végétale de la forêt française est fortement modelée par les ongulés. Ces travaux viennent d'être publiés dans *Global Change Biology*.

Des tendances inversées entre flore et sol !



Autre résultat nouveau, peut-être un peu dérangent, c'est l'évolution tendancielle des valeurs bioindicateurs de la flore pour les paramètres du sol. Je présente en haut les résultats de la mesure directe de la chimie des sols et en bas (en bleu) les résultats issus de la bioindication par la flore ; à gauche ce qui concerne le pH, à droite ce qui a trait à la nutrition azotée. À partir des valeurs indicatrices de la flore (ici, celles d'EcoPlant*), on observe une progression des espèces neutrophiles, c'est-à-dire indicatrices de pH plus élevés ; et une progression des espèces nitrophiles, avec une baisse de la valeur indicatrice du rapport carbone/azote (C/N), qui suggère une augmentation de la disponibilité en azote dans les sols. Or, on observe exactement l'inverse dans les mesures directes de la chimie des sols, avec le pH qui a tendance à diminuer tandis que le C/N a tendance à augmenter. À l'échelle de l'ensemble du réseau, la flore montre une tendance inverse de celle qu'on observe dans les sols !

Aucune relation (pH), ou relation inversée (C/N) à l'échelle des placettes



et pas de relations avec les dépôts atmosphériques, que ce soit pour la flore ou le sol...

11

Conclusions

rôle important :

. des biais dans l'observation de l'environnement. RENECOFOR a permis de montrer que les réseaux d'observation ont besoin d'une (longue) phase de « rodage »

=> placettes plus petites ?

=> 2 années consécutives d'observation ?

. des perturbations (tempête, coupes...) au rôle primordial ?

=> mettre en place un meilleur suivi de ces perturbations au sein du réseau

. des ongulés

=> ouvrir les clôtures ?

Préciser la signification des paramètres mesurés (sol et flore)



12

À l'échelle de la placette c'est la même chose, mais je ne vais commenter que les résultats concernant les variations du rapport C/N, sur la figure de droite. Elle montre la relation placette par placette entre la variation du C/N du sol et la variation bioindiquée par la végétation : au lieu de la droite d'égalité attendue, sur la diagonale 1:1, les points sont dispersés, principalement dans le cadran inférieur droit. Il n'y a donc aucune relation, même à l'échelle placette, entre les variations du rapport C/N mesuré et bioindiqué. Cette absence, voire inversion de la relation peut avoir diverses causes : décalage temporel entre variations du sol et de la végétation, mauvaise appréciation du paramètre réellement bioindiqué par la flore, inadéquation du rapport C/N pour qualifier la disponibilité en azote pour les plantes...

Ce résultat étonnant ne doit pas cacher le fait qu'on observe une augmentation de la présence des espèces neutrophiles et nitrophiles, qui pourrait s'expliquer par un effet des dépôts atmosphériques azotés, ou par une augmentation du rythme et du niveau des perturbations dans les placettes RENECOFOR.

Conclusions et point de vue

L'un des intérêts du suivi de la flore dans RENECOFOR, c'est de nous avoir appris à mieux maîtriser les biais dans l'observation de la biodiversité floristique, et plus généralement dans l'observation de l'environnement. Il y a probablement une période de rodage assez longue dans tous les réseaux de suivi de la biodiversité avant de pouvoir interpréter les évolutions comme indiquant de réels changements de l'environnement. Et cette difficulté ne concerne pas que RENECOFOR. Pour pallier à ce problème, il faudrait essayer de passer plusieurs années consécutives. Deux années consécutives d'observation tous les 10 ans seraient peut-être plus adéquates qu'une année tous les 5 ans.

Concernant le rôle significatif des ongulés mis en évidence, il va peut-être falloir ouvrir les grillages des placettes parce qu'à l'intérieur de l'enclos (où se font la majorité des observations du réseau), ce n'est, petit à petit, plus la même forêt qu'à l'extérieur : ce ne sont plus les mêmes espèces, ce n'est plus le même fonctionnement.

Et puis, pour ne pas se battre entre bioindicateurs et analyses de sols, il nous faut réfléchir à ce que signifient les mesures de pH et du rapport C/N pour la végétation, et à ce que signifient des valeurs bioindiquées de la végétation par rapport au sol.

D'autre part, il y a un rôle important des perturbations, qui à mon sens n'est pas encore assez pris en considération, tout comme les effets du vieillissement des peuplements. La session 3 a montré par exemple que l'augmentation du stock de carbone est en partie liée à l'âge. C'est une difficulté qui a été soulevée dès les débuts du réseau : comment prendre en compte, contrôler ou éliminer dans les suivis à long terme les effets du vieillissement et des perturbations locales ou ponctuelles, afin de détecter les effets des changements environnementaux plus globaux ? Il faut au minimum et le mieux possible documenter les perturbations qui peuvent l'être, comme les coupes. Quant à l'âge, on pourrait installer des chronoséquences en appui aux réseaux pour caractériser les effets du vieillissement des peuplements. Ce problème montre que les réseaux de suivi devront être **maintenus à très long terme, sur plusieurs révolutions forestières**, afin de pouvoir comparer le fonctionnement des écosystèmes au même âge, au même endroit, mais lors de siècles différents et ainsi discriminer le conjoncturel du tendanciel. Nous avons reçu en legs quelques rares placettes expérimentales de sylviculture, du début du 20^e siècle. Sachons léguer au moins aussi bien à nos successeurs !



13