



# De la typicité des espèces... à l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers.

Damien MARAGE<sup>1,2</sup>, Lise MACIEJEWSKI<sup>3</sup>

1 AgroParisTech, ENGREF  
Nancy, UMR 1092, F-54000  
Nancy, France

2 INRA, UMR 1092, F-54000  
Nancy, France ;  
damien.marage@agroparistech.fr

3 Muséum national d'Histoire naturelle, Service du patrimoine naturel, 36, rue Geoffroy St-Hilaire, Maison Buffon - CP 41 75231 Paris Cedex 05 ; maciejewski@mnhn.fr

## Abstracts

### From typical species to the conservation status assessment of forest habitat types

Most of the beech forests are considered as natural habitat types of interest in the European Union (EU) and are included in the Natura 2000 network, one of the key tools of biodiversity conservation in Europe. The main goal of this pan-european ecological network is to maintain a 'favourable' conservation status of selected species, called 'typical'. The conservation status of a habitat type is considered favourable, when its natural range and area of occupancy are stable and the conservation status of its typical species are favourable, meaning that their natural ranges are not reduced nor likely to be so in the foreseeable future. But, how to define the list of these typical species per natural habitat types?

An official reporting at the level of the EU is required each six years to assess the management of such sites to fulfill the requirements of the Habitats Directive. In order to achieve this crucial issues, a methodological framework is developed and applied at a national scale in France.

Thus framework is based on modelling the relative abundance distribution of each community using 3846 phytosociological relevés extracted from SOPHY and Ecoplant databases respectively.

32 beech forest habitat types of european interest were tested i.e. the *Luzulo-Fagetum* beech forests, the Atlantic acidophilous beech forests with *Ilex* (*Quercinion robori-petraeae* or *Illici-Fagenion*), the *Asperulo-Fagetum* beech forests, the Medio-European subalpine beech woods with *Acer* and *Rumex arifolius* (*Acerion pseudoplatani*) and the Medio-European limestone beech forests of the *Cephalanthero-Fagion* according to the interpretation manual of European Union habitats EUR 27.

Using matrix of species traits to avoid ecological redundancy, a list of typical herbaceous species was obtained for each habitat. Each list was compared with 'diagnostic' species *sensu* Chitry (2002) and the classical 'characteristic' species *sensu* Braun-Blanquet (1932).

This framework should rapidly becoming a key component offering a consistent, repeatable, affordable and ecologically explicit method to define typical species and assess the conservation status in forests.

## Resumé

### De la typicité des espèces... à l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers.

L'évaluation de l'état de conservation des habitats naturels *sensu* Directive «Habitat, Faune, Flore» 92/43/CEE repose, entre autre, sur une évaluation des espèces dites « typiques ». Cette évaluation s'inscrit logiquement dans la problématique des indicateurs de biodiversité. Depuis Braun-Blanquet (1932), les espèces caractéristiques sont les pierres angulaires de la syntaxonomie. Or, ces espèces seules ne permettent d'évaluer les habitats. Aussi, d'autres catégories sont apparues parmi lesquelles les espèces diagnostiques et les espèces indicatrices en phytoécologie. L'évaluation doit s'accompagner d'une analyse de la place des espèces végétales dans la communauté. Il convient donc de se placer dans une perspective fonctionnelle. Nous avons analysé les distributions d'abondance des espèces du tapis herbacé de 32 hêtraies françaises d'intérêt communautaire relevant du *Luzulo-Fagetum*, du *Quercinion robori-petraeae* ou de l'*Illici-Fagenion*, de l'*Asperulo-Fagetum*, de l'*Acerion pseudoplatani* et enfin du *Cephalanthero-Fagion*. Ces distributions sont issues de 3846 relevés extraites des bases EcoPlant et SOPHY. Des diagrammes Rang-Fréquence ont été réalisés et des modèles de distribution d'abondance du tapis herbacé ont été ajustés pour ces 32 habitats élémentaires. La position des espèces typiques, caractéristiques au sens de la phytosociologie classique et diagnostiques au sens de Chitry (2002), est ainsi identifiée et a permis d'établir des premières listes d'espèces typiques en les croisant avec leurs traits biologiques. Cette approche nécessite de conduire à l'avenir des expérimentations pour infirmer ou confirmer le rôle fonctionnel des espèces retenues comme typiques, notamment grâce à l'étude de leurs traits d'histoire de vie.

## Introduction

L'état de conservation d'un habitat naturel est défini dans l'article 1<sup>er</sup> de la Directive «Habitat, Faune, Flore» 92/43/CEE (DHFF) comme l'effet de l'ensemble des influences agissant sur un habitat naturel ainsi que sur les espèces typiques qu'il abrite, qui peuvent affecter à long terme sa répartition naturelle, sa structure et ses fonctions ainsi que la survie à long terme de ses espèces typiques. Elles font explicitement parties de l'évaluation de l'état de conservation des habitats. La DHFF impose aux États membres de réaliser une surveillance de l'état de conservation (Art. 11) et d'en rendre compte périodiquement (Art. 17). La Commission européenne demande aux différents États membres de fournir une évaluation sur leur territoire national, par domaine biogéographique, tous les six ans.

La notion de typicité est polysémique : les définitions du Littré, de l'Encyclopedia Universalis ou de l'Oxford Dictionnaire soulignent, toutes, la propriété caractéristique d'un groupe mais également une acception symbolique. Le terme « espèce typique » n'est fondé sur aucune notion scientifique. En général, le sens donné à « espèce typique » fait référence à « patrimonial » ou « emblématique », or il n'est pas celui recherché ici. La problématique des espèces typiques doit être discutée et précisée pour le prochain rapport d'évaluation car il est clairement apparu, lors de la première évaluation de 2007, que les États membres ont interprété ce terme de différentes manières.

En France, le Muséum national d'Histoire naturelle a établi un guide méthodologique sur l'évaluation de l'état de conservation des habitats naturels et des espèces par domaine biogéographique (COMBROUX *et al.* 2006). Il a présenté les espèces typiques comme les espèces les plus appropriées pour diagnostiquer l'état de conservation de la structure et des fonctions de l'habitat. Le document ne présente pas de définition précise, mais plutôt des recommandations pour le choix des espèces typiques. COMBROUX *et al.* (2006) ont recommandé de choisir parmi les espèces de la flore :

- les espèces caractéristiques au sens phytosociologique, c'est-à-dire des espèces localisées exclusivement ou à peu près dans une association donnée ; elles doivent avoir les fréquences les plus élevées dans les relevés, et également y être plus fréquentes que dans les relevés de toutes les autres associations où elles sont susceptibles d'être inventoriées (BRAUN-BLANQUET 1932)
- les espèces indicatrices appartenant à la liste préalable dans les cahiers d'habitats par habitat élémentaire (BENSETTITI *et al.* 2001),
- les espèces avec un fort indice de fidélité (CHYTRY *et al.* 2002),
- les espèces pérennes, ni trop communes, ni trop rares, facilement identifiables même par un non-spécialiste.



Rappelons que l'un des fondements de la phytosociologie sigmatiste est de décrire et de classer les communautés végétales. Pour cela, la méthode repose sur la notion de fidélité. Cette notion de fidélité est trop restrictive pour pouvoir être utilisée dans le cadre de l'évaluation des habitats naturels.

La notion d'espèces typiques a été réfléchiée dans la DHFF comme un bioindicateur du bon état de conservation des habitats. Ainsi NOSS (1990) a défini cinq catégories d'espèces :

- les espèces indicatrices de perturbations,
- les espèces «clés»,
- les espèces «parapluies»,
- les espèces «étendards»,
- les espèces intrinsèquement vulnérables.

Puisque la DHFF exige que ces espèces soient appropriées pour diagnostiquer l'état de conservation de la structure et des fonctions de l'habitat naturel, les critères 1 et 2 de NOSS (1990) peuvent être retenus. A l'échelle de la communauté végétale, une espèce à elle seule ne peut permettre un diagnostic de l'état de conservation de la structure et des fonctions d'un habitat. Il est donc important de considérer cette notion au travers d'un *pool* d'espèces.

C'est pourquoi, la structure des groupements végétaux a été analysée dans notre étude à travers l'ajustement de modèles de distribution d'abondance. Ces derniers permettent de mettre en évidence une structure quantitative de la communauté, notamment à partir de relevés floristiques (WHITTAKER 1965, WILSON 1991).

Cette analyse a porté ici sur 32 habitats de hêtraies d'intérêt communautaire des domaines atlantique, continental et alpin français.

Cette étude s'inscrit dans le contexte de l'élaboration de la méthodologie d'évaluation de l'état de conservation de ces habitats réalisés par CARNINO (2009).

## Matériel et méthodes

### Les données floristiques

#### 32 habitats naturels de hêtraies ont été analysés

L'évaluation de l'état de conservation des habitats naturels se fait au niveau de l'habitat générique selon l'article 17 de la DHFF. Cependant, de fortes variations écologiques peuvent être observées entre différents habitats élémentaires d'un même habitat générique défini par le manuel d'interprétation des habitats naturels (EUROPEAN COMMISSION 2007). Par exemple, sont rangés sous le code EUR27 9130, des hêtraies continentales collinéennes relevant du *Deschampsia cespitosae-Fagetum sylvaticae* (Rameau 1996) Renaux, Boeuf & Royer 2011 et des hêtraies sapinières acidiphiles à mésoacidiphiles relevant du *Festuco altissimae-Abietetum albae* (Issler 1926) Hubert ex Boeuf 2011. Ainsi, les habitats pris en compte pour définir les listes d'« espèces typiques » ne sont pertinents qu'à l'échelle de l'habitat élémentaire d'après les cahiers d'habitats forestiers (BENSETTITI *et al.* 2001).

32 habitats élémentaires correspondant aux cinq habitats génériques de hêtraies définies dans le manuel d'interprétation des habitats (EUR 27) ont été analysés. Les relevés phytosociologiques ont été extraits des bases de données phytoécologiques EcoPlant (GEGOUT *et al.* 2005) et floristiques SOPHY (BRISSE *et al.* 1995) et ont servis à l'établissement du catalogue des habitats forestiers de la France tempérée (GEGOUT *et al.* 2009), la nomenclature syntaxonomique suit ce catalogue en accord avec le prodrome des végétations de France et sa déclinaison au niveau des associations (BARDAT *et al.* 2004). Au total, 3846 relevés correspondaient à ces hêtraies (Tableau 1).

Rattachement syntaxonomique	Dénomination de l'habitat	Code Corine Biotope	Code EUR 27 (-n° dans le cahier d'habitat)	Nbr. relevés
<i>QUERCO ROBORIS-FAGETEA SYLVATICAE</i> Braun-Blanq. & Vlieger in Vlieger 1937				
<i>Quercetalia roboris</i> pp.				
<i>Quercion roboris - Quercenion robori-petraeae</i>	Hêtraies, hêtraies-chênaies acidiphiles collinéennes continentales à Luzule blanchâtre	41.111	9110-1	285
<i>Fago sylvaticae-Quercetum petraeae</i> Tüxen 55, <i>typicum</i>				
<i>Fagetalia sylvaticae - Carpino betuli-Fagenalia sylvaticae</i>				
<i>Luzulo luzuloidis-Fagenion sylvaticae</i>	Hêtraies, hêtraies-sapinières acidiphiles de l'étage montagnard	41.112	9110-2-3-4	249
<i>Luzulo luzuloidis-Fagetum sylvaticae</i> Meusel 37				
<i>Quercion roboris - Ilici aquifolii-Quercenion petraeae</i>	Hêtraies-chênaies collinéennes hyperatlantiques à If et à Houx	41.12	9120-1	29
<i>Vaccinio myrtilli-Quercetum petraeae taxetosum</i> Clément 1975				
<i>Ilici aquifolii-Quercetum petraeae</i> Durin, Géhu, Noirfalise et Sougnez 1967 = <i>Vaccinio-Quercetum typicum</i>	Hêtraies-chênaies collinéennes à Houx	41.12	9120-2	343
<i>Fago sylvaticae-Quercetum petraeae</i> Tüxen 55, <i>sorbetosum</i>	Hêtraies, hêtraies-chênaies acidiphiles collinéennes subatlantiques	41.12	9120	121
<i>Fagetalia sylvaticae - Carpino betuli-Fagenalia sylvaticae</i>				
<i>Galio rotundifolii-Abietenion albae</i>	Sapinières, sapinières-hêtraies acidiphiles à Gaillet à feuilles rondes	41.12	9120-4	69
<i>Galio rotundifolii-Abietetum</i> Wraber (55) 59				
<i>Ilici aquifolii-Fagenion sylvaticae</i>	Hêtraies acidiphiles montagnardes, atlantiques à Houx	41.12	9120-3 / 9260-1.4	95
<i>Ilici-Fagetum</i> Br. Bl. 67	Hêtraies-sapinières acidiphiles, atlantiques, montagnardes à Houx et Luzule blanc de neige	41.12	9120-4	104
<i>Luzulo niveae-Fagetum</i> (Suspl. 42) Br. Bl. 52	Hêtraies acidiphiles montagnardes, hyperatlantiques à Saxifrage hirsute	41.12	9120-3	16
<i>Saxifrago hirsutae-Fagetum</i> Br. Bl. 67				
<i>Fagetalia sylvaticae - Carpino betuli-Fagenalia sylvaticae</i>				
<i>Rusco-Fagetum melicetosum et dryopteridetosum</i> Durin et al 67	Hêtraies-chênaies à Mélisque, If et Houx	41.13	9130-1	60
<i>Luzulo sylvaticae-Quercetum petraeae</i> Royer et Thevenin 2006	Hêtraies-chênaies subatlantiques à Chèvrefeuille	41.13	9130-2	135
<i>Daphno laureolae-Fagetum sylvaticae</i> Durin et al. 67 (Biblio : Comps et al 80)			9130-2	80
<i>Endymio-Fagetum</i> Durin et al. 67	Hêtraies-chênaies à Jacinthe des bois	41.132	9130-3	287
<i>Melico-Fagetum</i> Lohm. in Seibert 54 p.p.	Hêtraies-chênaies subatlantiques à Mélisque	41.13	9130-4	58
<i>Carici flaccae-Fagetum = Galio odorati-Fagetum</i> Rûbel 30 ex. Sougnez et Thull 59 p.p.	Hêtraies-chênaies à Asperule odorante et Mélisque uniflore	41.13	9130-5	406
<i>Deschampsio cespitosae-Fagetum sylvaticae</i> (Rameau 1994) Boeuf 2007	Hêtraies-chênaies à Paturin de Chaix	41.13	9130-6	305
<i>Fagion sylvaticae</i> Eu-Fagenion sylvaticae				
<i>Milio effusi-Fagetum sylvaticae</i> Frehner 63.	Hêtraies, hêtraies-sapinières acidiphiles à Millet diffus	41.13	9130-7	91
<i>Tillio platyphylli-Fagetum sylvaticae</i> Moor 68	Hêtraies à Tilleul d'ubac sur sol carbonaté	41.13	9130-8	81
<i>Hordelymo-Fagetum</i> (Tüxen 37) Kuhn 37 em. Jahn 72	Hêtraies, hêtraies-sapinières calciphiles à Orge d'Europe	41.13	9130-9	77
<i>Festuco altissimae-Abietetum albae</i> (Moor 1952) Hubert 1986	Sapinières-hêtraies vosgiennes à Fétuque des bois	41.13	9130-10	278
<i>Mercurialo perennis-Abietetum albae</i> (Duchaffour 1954) Hubert 1986	Sapinières-hêtraies neutrophiles vosgiennes à Mercuriale pérenne	41.13	9130-11	40
<i>Cardamino heptaphyllae-Abietetum</i> (Moor 52) Hartmann et Jahn 67 em	Sapinières-hêtraies à Dentaire pennée	41.13	9130-12	57
<i>Equiseto sylvatici-Abietetum albae</i> Moor 52	Sapinières-hêtraies à Prêle des bois	41.13	9130-13	16
<i>Acerion pseudoplatani</i>				
<i>Aceri pseudoplatani-Fagetum sylvaticae</i> Issler 1925 (Rûbel 30 ex. J. et M. Bartsch 40 Carbiener 1966)	Hêtraies subalpines à Érable et Oselle à feuilles d'Arum	41.15	9140-1-2-3	77
<i>Fagetalia sylvaticae</i> pp. <i>Cephalanthero rubrae-Fagenalia sylvaticae</i>				
<i>Cephalanthero rubrae-Fagion sylvaticae</i>				
<i>Lithospermo purpurocaerulei-Quercetum petraeae</i> Rameau ex. Royer 2006 ; <i>Seslerio-Quercetum petraeae</i> Bugnon, Simonnot 94 = <i>Noccae - Quercetum</i>	Hêtraies, hêtraies-sapinières montagnardes à Laiche blanche	41.16	9150-1	33
<i>Carici albae-Fagetum</i> Moor 52	Hêtraies-chênaies collinéennes et hêtraies à Laiche blanche	41.16	9150-2-3	52
<i>Carici montanae-Fagetum</i> Richard			9150	124
<i>Seslerio-Fagetum</i> Moor 52	Hêtraies à Seslérie bleue	41.16	9150-4	31
<i>Taxo-Fagetum</i> Moor 52	Hêtraies et hêtraies-sapinières montagnardes à If	41.16	9150-5	40
<i>Polygalo chamaebuxi-Fagetum</i> (Bartoli 62) Barbero 70	Hêtraies-sapinières et hêtraies-pineraies à Polygale petit buis des Alpes intermédiaires	41.16	9150-6	28
<i>Buxo-Fagetum</i> Br. Bl. et Susplugas 37	Hêtraies, hêtraies-sapinières montagnardes à Buis	41.16	9150-8	151
<i>Lonicero caprifolii-Fagetum sylvaticae</i> Bournerias et Timbal 1980	Hêtraies-chênaies calcicoles sèches de Champagne-Ardenne	41.16	9150	11

**Tableau 1**  
Rattachement syntaxonomique, dénomination et nombre de relevés phytosociologiques des 32 hêtraies françaises d'intérêt communautaire analysées

### Créer des « métarelevés »

Les relevés ont été sommés comme si leurs surfaces cumulées avaient été échantillonnées en une seule fois. La déconnexion spatiale des relevés entre eux n'est pas un problème, par contre la déconnexion temporelle ne peut être évitée. Par manque de données, tous les relevés disponibles ont été utilisés quelque soit leurs dates de réalisation.

Pour sommer les relevés correspondant à la même strate et au même habitat, la formule du coefficient de recouvrement (GEHU 2006) a été employée. Le calcul du coefficient de recouvrement d'une espèce dans un tableau phytosociologique détaillé est fondé sur la notion de quantité moyenne (Tableau 2). Celle-ci correspond à la fraction exprimée en pourcentage de la surface recouverte en moyenne par une espèce, représentée dans un relevé par son coefficient d'abondance-dominance.

Échelle de quantité	% de recouvrement	Échelle de quantité moyenne
+	très faible, individu unique	0,2 %
1	moins de 5 %	2,5 %
2	de 5 à 25 %	15,0 %
3	de 25 à 50 %	37,5 %
4	de 50 à 75 %	62,5 %
5	de 75 à 100 %	87,5 %

Cette opération conduit, par domaine biogéographique, à la création de « métarelevés » par habitat élémentaire et par strate de végétation.

### Indices de diversité et modélisation des distributions d'abondance

#### Indices de diversité

Les indices de diversité classiques ont été utilisés pour caractériser, respectivement, la richesse, l'hétérogénéité, la dominance et la régularité des espèces dans la strate herbacée des 32 habitats élémentaires de hêtraies d'intérêt communautaire. Il s'agit des indices suivants :

- **Richesse spécifique**  $S = \sum p_i$
- **Indice de Shannon** (hétérogénéité)  $H' = - \sum p_{ij} \log_2 \sum p_{ij}$
- **Indice de Simpson** (dominance)  $D = 1 - \sum p_{ij}^2$
- **Indice de Piélou** (régularité)  $J = H' / \log(S)$

Avec  $p_i$  = présence de l'espèce  $i$  et  $p_{ij}$  = fréquence de l'espèce  $i$ .

#### Indice de fidélité

Cet indice ( $I_f$ ) permet d'isoler pour chaque habitat des espèces diagnostiques pour lesquelles l'indice est le plus élevé. Il a été calculé sur un jeu de données floristique plus vaste que celui utilisé ici (GÉGOUT *et al.* 2009). Cet indice est indépendant de la taille du jeu de données. Il varie de -10 à 10.

**Indice de fidélité**  $I_f = 10 \cdot \frac{N \cdot n_p - n \cdot N_p}{\sqrt{n \cdot N_p (N-n)(N-N_p)}}$

Avec  $N$  = nombre de relevés dans le jeu de données,  
 $N_p$  = occurrence de l'espèce dans le jeu de données,  
 $n$  = nombre de relevés dans l'habitat sélectionné,  
 $n_p$  = occurrence de l'espèce dans l'habitat sélectionné.

Plus la valeur de l'indice est proche de 10 pour une espèce, plus son degré de fidélité vis à vis de l'habitat décrit est élevé (CHYTRY *et al.* 2002).

### Les modèles de distribution d'abondance

Ces modèles ont été établis en vue de décrire la structure d'une communauté ayant atteint un certain niveau d'équilibre (AMANIEU *et al.* 1981). Les modèles sont construits à partir d'hypothèses envisageant les processus écologiques déterminant l'organisation numérique de la communauté au cours d'une succession écologique. Le modèle décrit alors la structure prévisible, lorsque les processus envisagés auront atteint leur terme (AMANIEU *et al.* 1981).

La distribution d'abondance des espèces s'est faite à partir des 3846 relevés phytosociologiques. La représentation graphique classique consiste à porter, en abscisse, le rang décroissant des espèces en fonction de leur abondance relative. L'allure de cette courbe, appelé diagramme rang-fréquence, varie essentiellement en fonction de la richesse spécifique. Les deux composantes fondamentales de la diversité que sont la richesse et la régularité, sont directement lisibles sur le graphique : la richesse spécifique se voit par l'extension de la courbe avec l'augmentation des abscisses ; la régularité, à son allure plus ou moins convexes ou concaves (FRONTIER & PICHOD-VIALE 1998).

Quatre modèles (WILSON 1991, WILSON *et al.* 1998) ont été utilisés pour ajuster la distribution d'abondance de la strate herbacée des 32 habitats de hêtraies. Il s'agit respectivement des modèles de :

- MAC ARTHUR, également nommé modèle du « bâton brisé ». Il correspond à un modèle nul : la communauté se partage les ressources de manière aléatoire sans règle d'assemblage établie (MAC ARTHUR 1957),
- MOTOMURA (1932) dit « de préemption » dans lequel le partage des ressources entre les espèces se réalise uniquement par la compétition,

• le modèle Log-Normal présume que la majorité des espèces sont moyennement abondantes, alors qu'il y a peu d'espèces très abondantes ou très rares. Selon BLONDEL (1995) « la niche écologique est en quelque sorte contrôlée par celle des autres »,

• enfin le modèle de Zipf-Mandelbrot. Ce dernier est issu de la systémique et de la cybernétique et a été développé dans le cadre de la théorie de l'information (SHANNON 1948). Ce modèle traduit la gestion optimale du signal, ici les espèces, dans un réseau d'interactions complexes. MANDELBROT a amélioré le modèle, en rajoutant un paramètre (FRONTIER 1994).

Pour comparer les quatre ajustements, deux critères ont été utilisés pour comparer des modèles : le critère de déviance et le critère d'Akaike (AIC) qui tend à pénaliser des modèles qui intègreraient trop de paramètres. Pour caractériser la qualité globale du modèle retenu, la déviance ( $D^2$ ) a été calculée selon la formule suivante :

$$D^2 = D_{\text{nulle}} - D / D_{\text{nulle}}$$

avec  $D_{\text{nulle}}$ , la déviance nulle  
 et  $D$ , la déviance du modèle ajusté

Cette statistique quantifie un pourcentage de déviance expliquée, variant de 0 à 1.

Les analyses ont été réalisées sous R<sup>®</sup> (R Development Core Team, 2008), avec le package Vegan (<http://vegan.r-forge.r-project.org/>) et l'emploi de la fonction **radfit**.

**Tableau 3**

Les indices de diversité dans les 32 hêtraies françaises d'intérêt communautaire

Rattachement syntaxonomique	Code Corine Biotope et code EUR27 (-n° dans le cahier d'habitat)	Nbr. relevés	Richesse taxonomique (S)	Indice de Shannon (H')	Indice de Piélou (J)	Indice de Simpson (D)
<i>Fago sylvaticae-Quercetum petraeae</i> Tüxen 55, <i>typicum</i>	41.111 (9110-1) 41.112(9110-2;-3;-4)	285	159	1,465	0,289	0,909
<i>Luzulo luzuloidis-Fagetum sylvaticae</i> Meusel 37	41.12 (9120-1)	249	165	1,385	0,271	0,885
<i>Vaccinio myrtilli-Quercetum petraeae taxetosum</i> Clément 1975	41.12 (9120-1)	29	46	0,979	0,256	0,790
<i>Illici aquifolii-Quercetum petraeae</i> Durin, Géhu, Noiralise et Sougnez 1967 = <i>Vaccinio-Quercetum typicum</i>	41.12 (9120-2)	343	119	1,206	0,252	0,842
<i>Fago sylvaticae-Quercetum petraeae</i> Tüxen 55, <i>sorbetosum</i>	41.12 (9120-2)	121	75	1,281	0,297	0,875
<i>Galio rotundifolii-Abietetum</i> Wraber (55) 59	41.12 (9120-4) 41.12 (9120-3 / 9260-1.4)	69	213	1,799	0,336	0,947
<i>Illici-Fagetum</i> Br. Bl. 67	41.12 (9120-4)	95	165	1,361	0,267	0,837
<i>Luzulo niveae-Fagetum</i> (Suspl. 42) Br. Bl. 52	41.12 (9120-3)	104	228	1,889	0,348	0,951
<i>Saxifrago hirsutae-Fagetum</i> Br. Bl. 67	41.12 (9120-3)	16	67	1,204	0,286	0,852
<i>Rusco-Fagetum melicetosum et dryopteridetosum</i> Durin et al 67	41.13 (9130-1)	60	108	1,489	0,318	0,921
<i>Luzulo sylvaticae-Quercetum petraeae</i> Royer et Thevenin 2006	41.13 (9130-2)					
<i>Daphno laureolae-Fagetum sylvaticae</i> Durin et al. 67 (Biblio : Comps et al 80)	41.13 (9130-2)	215	171	1,662	0,323	0,914
<i>Endymio-Fagetum</i> Durin et al. 67	41.132 (9130-3)	287	198	1,717	0,325	0,946
<i>Melico-Fagetum</i> Lohm. in Seibert 54 p.p.	41.13 (9130-4)	58	113	1,619	0,343	0,918
<i>Carici flaccae-Fagetum</i> = <i>Galio odorati-Fagetum</i> Rübél 30 ex. Sougnez et Thull 59 p.p.	41.13 (9130-5)	406	269	1,657	0,296	0,889
<i>Deschampsio cespitosae-Fagetum sylvaticae</i> (Rameau 1994) Boeuf 2007	41.13 (9130-6)	305	210	1,763	0,329	0,944
<i>Milio effusi-Fagetum sylvaticae</i> Frehner 63	41.13 (9130-7)	91	193	1,794	0,341	0,946
<i>Tililo platyphylli-Fagetum sylvaticae</i> Moor 68	41.13 (9130-8)	81	146	1,302	0,261	0,862
<i>Hordelymo-Fagetum</i> (Tüxen 37) Kuhn 37 em. Jahn 72	41.13 (9130-9)	77	208	1,886	0,353	0,958
<i>Festuco altissimae-Abietetum albae</i> (Moor 1952) Hubert 1986	41.13 (9130-10)	278	193	1,589	0,302	0,903
<i>Mercurialo perennis-Abietetum albae</i> (Duchauffour 1954) Hubert 1986	41.13 (9130-11)	40	94	1,498	0,330	0,923
<i>Cardamino heptaphyllae-Abietetum</i> (Moor 52) Hartmann et Jahn 67 em	41.13 (9130-12)	57	167	1,803	0,352	0,949
<i>Equiseto sylvatici-Abietetum albae</i> Moor 52	41.13 (9130-13)	16	159	1,944	0,384	0,969
<i>Aceri pseudoplatani-Fagetum sylvaticae</i> Issler 1925 (Rübél 30 ex. J. et M. Bartsch 40 Carbiener 1966)	41.15 (9140-1;-2;-3)	77	233	1,850	0,339	0,957
<i>Lithospermo purpurocaerulei-Quercetum petraeae</i> Rameau ex. Royer 2006 ; <i>Seslerio-Quercetum petraeae</i> Bugnon, Simonnot 94 = <i>Noccae - Quercetum</i>	41.16 (9150-1)	33	91	1,353	0,300	0,876
<i>Carici albae-Fagetum</i> Moor 52	41.16 (9150-2;-3)	52	140	1,758	0,356	0,952
<i>Carici montanae-Fagetum</i> Richard	41.16 (9150)	124	147	1,375	0,275	0,885
<i>Seslerio-Fagetum</i> Moor 52	41.16 (9150-4)	31	134	1,421	0,290	0,828
<i>Taxo-Fagetum</i> Moor 52	41.16 (9150-5)	40	152	1,744	0,347	0,941
<i>Polygalo chamaebuxi-Fagetum</i> (Bartoli 62) Barbero 70	41.16 (9150-6)	28	110	1,575	0,335	0,921
<i>Buxo-Fagetum</i> Br. Bl. et Susplugas 37	41.16 (9150-8)	151	319	2,075	0,360	0,949
<i>Lonicero caprifolii-Fagetum sylvaticae</i> Boumerias et Timbal 1980	41.16 (9150)	11	51	1,259	0,320	0,819

## Résultats

### Diversité spécifique du tapis herbacé des 32 habitats de hêtraies

796 espèces et sous-espèces constituent le pool spécifique des 32 hêtraies. La richesse spécifique varie de 46 espèces pour le *Vaccinio myrtilli-Quercetum petraeae-taxetosum* à plus de 319 espèces pour le *Buxo-Fagetum*. Avec ce dernier, 6 autres habitats ont un pool supérieur à 200 espèces herbacées, soit le *Galio rotundifolii-Abietetum* (213), *Luzulo niveae-Fagetum* (228), le *Carici flaccae-Fagetum sylvaticae* (269), le *Deschampsio cespitosae-Fagetum sylvaticae* (210), l' *Hordelymo-Fagetum* (208) et enfin les hêtraies subalpines (233). 8 habitats ont moins de 100 espèces, respectivement le *Fago sylvaticae-Quercetum petraeae* (75), *sorbetosum torminalis*, le *Saxifrago hirsutae-Fagetum* (67), les 2 sous-associations du *Rusco-Fagetum* (80 et 92), le *Mercurialo perennis-Abietetum albae* (94), le *Noccae montanae-Quercetum petraeae* (91), et enfin le *Lonicero caprifolii-Fagetum sylvaticae* (51).

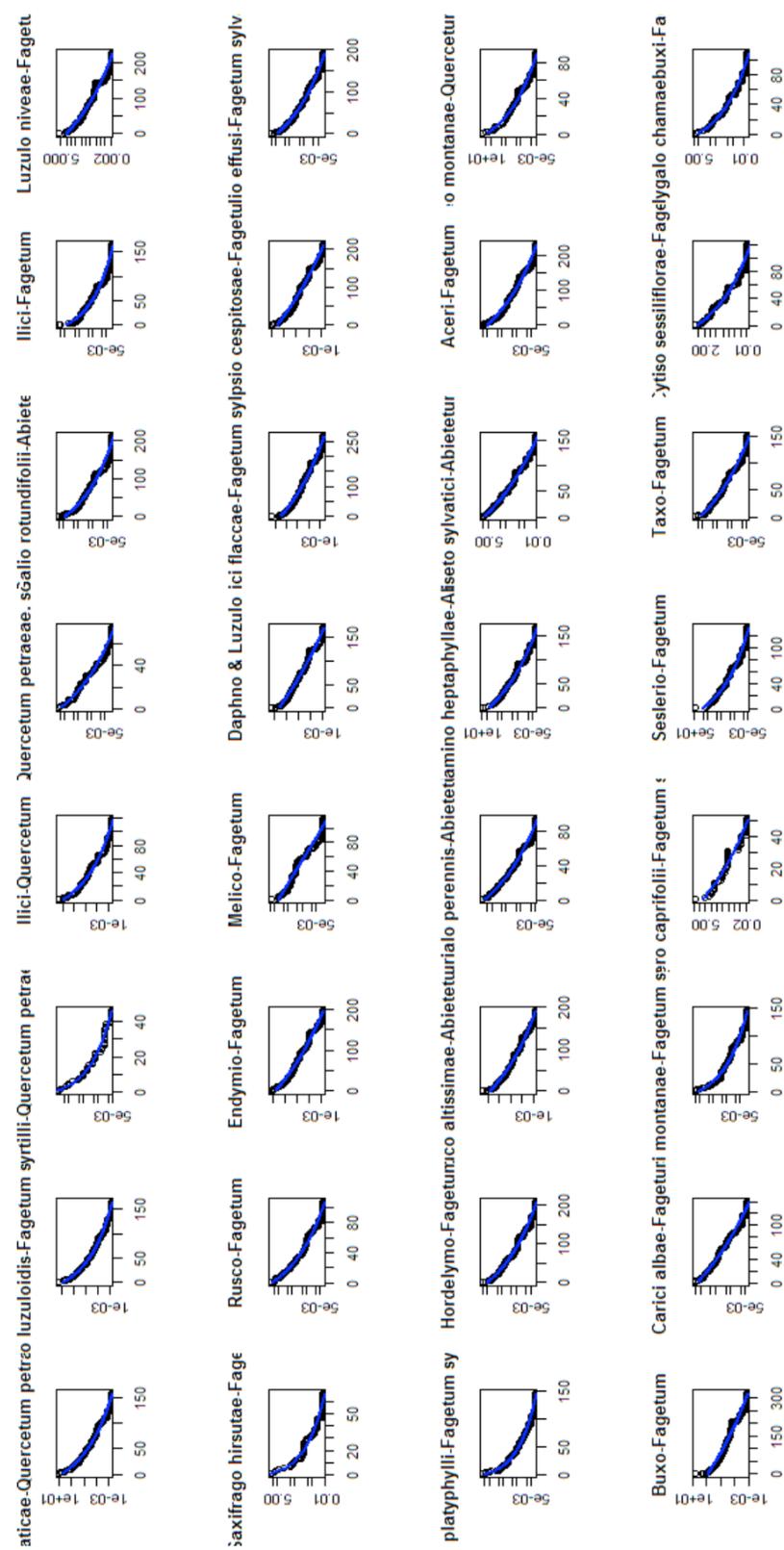
Les habitats relevant du 9110 et du 9120, à l'exception du *Luzulo niveae-Fagetum* ont un pool d'espèces réduit par rapport aux habitats relevant du 9130. Les hêtraies subalpines disposent d'un pool riche de 233 taxons. Les indices de Shannon et de Simpson sont de 1,944 et 0,957 respectivement.

Richesse spécifique, hétérogénéité, dominance et régularité sont significativement corrélées, respectivement 0,759, 0,370 et 0,579 (Test des corrélations des rangs de Spearman). Ainsi le *Vaccinio myrtilli-Quercetum petraeae-taxetosum* présente également un indice de Shannon et de Simpson faible alors que le *Buxo-Fagetum*, avec 319 espèces a le tapis herbacé le plus hétérogène. Toutefois, l'indice de Piélou est maximal dans les hêtraies-sapinières hygrophiles continentales de l'*Equiseto-sylvaticae-Abietetum* Moor 1952

### Ajustement des modèles pour les 32 habitats de hêtraies

À l'exception du *Melico-Fagetum*, la distribution d'abondance du tapis herbacé des hêtraies s'ajuste au modèle de Zipf-Mandelbrot, ce qui signifie que le tapis herbacé de ces hêtraies, prise dans l'acception des méta-relevés, représente des communautés végétales saturées et en état d'équilibre dynamique stable.

(voir figure 1, page suivante)

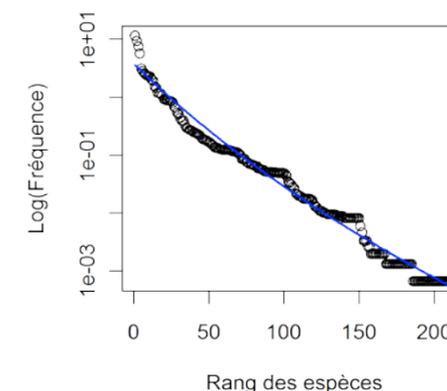


**Figure 1**  
Modèles de distribution d'abondance ajustés pour les 32 habitats de hêtraies française d'intérêt communautaire regroupés par code EUR 27

**Tableau 4**  
Paramètres du modèle retenu et statistiques de performances associées pour le *Deschampsio-Fagetum* (n = 305)

	Paramètre 1	Paramètre 2	Paramètre 3	Déviante nulle	D <sup>2</sup>	AIC
Modèle nul	-	-	-	646,9	0,00	- 627,1
Modèle de Motomura	0,043	-	-	44,6	0,93	- 1280,7
Modèle Log-Normal	-3,480	2,260	-	80,7	0,87	- 1146,3
Modèle de Zipf-Mandelbrot	4,460	-14,200	244,000	24,5	0,96	- 1407,2

**Figure 2**  
Ajustement d'un modèle de Zipf-Mandelbrot pour le *Deschampsio-Fagetum*



Six de ces espèces sont également des espèces indicatrices des cahiers d'habitats et ont également un indice de fidélité ( $I_f$ ) supérieur à 1.

*Deschampsia cespitosa* et *Luzula luzuloides* sont respectivement au 12<sup>ème</sup> et 14<sup>ème</sup> rang, avec des indices de fidélité ( $I_f$ ) élevés (Annexe 1). Seule *Deschampsia cespitosa* est mentionnée dans les cahiers d'habitats. En revanche, *Luzula pilosa* avec un  $I_f$  de 2,43 n'est qu'à la 30<sup>ème</sup> position.

Par ailleurs 22 espèces, soit 10% de la richesse spécifique, représentent 80% de l'abondance relative.

## Discussion

### Le cadre méthodologique

Comme GÉHU (2006) l'exprime si justement : " Si la phytosociologie reste fondée sur la priorité donnée à la composition floristique, elle a abandonné les " exagérations de la fidélité " des espèces réparties en caractéristiques de divers ordres au profit de la notion plus réaliste et plus universelle de " combinaison floristique " caractéristique ou différentielle. " Nous pensons que la création de " métarelevés " ne contredit pas ces propos et renforce, compte tenu du grand nombre de relevés, la notion de combinaison floristique. Il n'en reste pas moins que les espèces de la diagnose pour un syntaxon sont données par les auteurs de celui-ci et non pas par des analyses de métarelevés (WEBER *et al.* 2000).

Nous avons choisi pour notre approche un certain type de conversion des coefficients d'abondance-dominance en couvert, à la fois le plus usité et celui qui représente les meilleures corrélations avec la biomasse, l'estimateur le moins biaisé (WHITTAKER 1965, WILSON 1991, MOELDER *et al.* 2008, WILSON 2011). D'autre part, nous avons autant que possible réduit la variance de la date du relevé mais cela n'a pas toujours été possible. Or, la variabilité des communautés végétales du tapis herbacé de hêtraie est attestée depuis de nombreuses années (AL-MUFTI *et al.* 1977). A cette variabilité temporelle s'ajoute celle de la dynamique sylvicole. De même, il est attesté que la structure et la composition du

tapis herbacé sont déterminées par des paramètres structuraux et de composition de la strate arborescente (AUCLAIR 1971, MOELDER *et al.* 2008). C'est pourquoi, tous les relevés retenus sont des relevés effectués dans les phases de maturité des peuplements forestiers avec des couverts fermés. Ceci étant, des analyses de la variabilité de l'abondance des espèces selon les phases sylviculturales et/ou sylvigénétiques seraient indispensables dans le cadre de la surveillance et la mise en place du futur réseau. Dans ce cas, les modèles de distribution d'abondance ajustés permettraient de suivre dans le temps la structure numérique et fonctionnelle des communautés.

### Etablir la liste des espèces typiques...

La notion et la définition d'espèce typique, dans le cadre de la DHFF, doit rapidement aboutir et de façon harmonisée. Actuellement, se poursuivent des discussions au niveau européen autour de cette notion et de nouvelles recommandations seront faites pour faciliter l'établissement des listes demandées dans le cadre du rapport de l'article 17. D'ores et déjà, les documents de travail indiquent que ces espèces doivent indiquer un état de conservation favorable. La surveillance de l'espèce doit être non-destructive et il doit y avoir une méthodologie documentée. L'espèce doit être facilement identifiable, idéalement par des non experts. L'aspect géographique doit être pris en compte, une « espèce typique » n'a pas besoin d'être présente dans toute l'aire de répartition de l'habitat. Les « espèces typiques » sont susceptibles d'être relativement peu communes, mais toujours assez présentes dans la plupart des sites accueillant l'habitat en question. Enfin, le choix d'« espèces typiques » ne devrait pas être limité aux plantes vasculaires. La prise en compte des autres espèces végétales, notamment la bryoflore, d'autant plus que certaines d'entre elles figurent dans les annexes II, IV et V de la DHFF. Mais des problèmes liés à l'estimation de leur abondance, à leur détermination, souvent affaire de spécialiste limitent leur intégration dans les listes d'espèces typiques. Pourtant, ce sont de bons indicateurs car ces organismes répondent plus rapidement aux changements environnementaux que les phanérogames. Enfin, la prise en compte d'autres taxons, comme la fonge, les cortèges d'oiseaux, d'insectes, de mammifères est nécessaire.

A propos de l'ajustement de tels modèles, il faut bien garder à l'esprit que des processus écologiques distincts peuvent conduire à des distributions d'abondance identiques. Dans ce cas, l'interprétation écologique ne peut résulter du seul examen de la compatibilité des données avec le modèle. C'est pourquoi, il est nécessaire d'analyser la place de chacune des espèces dans la communauté en se focalisant sur les plus abondantes ou bien les plus emblématiques selon la problématique retenue. Enfin, il est nécessaire d'améliorer les connaissances en lien avec les flux de matières, notamment de la matière organique (MO) et son devenir (minéralisation, humification). Des bases de données écologiques, comme EcoPlant (GEGOUT *et al.* 2005) permettent, déjà d'approfondir ces questions.

Dans notre étude, nous avons traité en détail le *Deschampsia cespitosae-Fagetum*. Nous avons retenu arbitrairement 10 espèces parmi les plus abondantes. Or le problème du seuil de sélection des espèces est crucial. Nous avons vu, en effet, que deux espèces citées dans les cahiers d'Habitats, *Deschampsia cespitosa* et *Luzula pilosa* sont respectivement 12<sup>ème</sup> et 30<sup>ème</sup>. Ce seuil, dans un premier temps peut être arbitraire. Il faut garder à l'esprit que cette liste doit ensuite être appliquée lors des inventaires liés à la surveillance. Pour ces raisons, pragmatisme oblige, il faut disposer d'une liste restreinte. De manière plus formelle, rappelons que le modèle de Zipf-Mandelbrot, parfois nommé distribution zeta, peut être considéré comme l'équivalent discret de la loi de Pareto (FRONTIER & PICHOD-VIALE 1998). Nous pourrions ainsi retenir *n* % des espèces qui représentent 80 % de l'abondance relative.

Il faudrait bien sûr ensuite faire le lien avec le fonctionnement de la communauté et en particulier détecter d'éventuelles redondances fonctionnelles. En effet, un écosystème montre une plus grande sensibilité aux variations de la composition spécifique lorsque les groupes fonctionnels ont peu d'espèces. L'extinction locale d'espèces au sein des groupes fonctionnels est souvent suivie par une croissance compensatoire des autres, ce qui conduit à un remplacement de la contribution des espèces disparues au fonctionnement global du groupe (WALKER 1992, LAWTON & BROWN 1993, NAEEM 1998). Pour cela, l'accès aux traits d'histoire de vies tel que le mode de pollinisation, le mode de dispersion, le poids des graines, le type de mycorhizes sont des

paramètres d'importance. Le mode de reproduction est capital à considérer pour la connectivité entre populations, *Taxus baccata* L. pour la strate arborescente en fourni un bon exemple. MACIEJEWSKI (2010) et CORNEJO (2011) ont d'ailleurs fourni des exemples d'application pour quelques hêtraies françaises d'intérêt communautaire.

On aurait tort de penser que cette liste d'espèce typique doit forcément refléter le caractère naturel ou ancien de la végétation. Pour des écosystèmes forestiers en particulier pour les hêtraies européennes, leurs mises en place ont été tardives au

cours de l'Holocène [phase de la Hêtraie-Sapinière » de l'Atlantique (3 300 BC) à aujourd'hui, mais centrée sur le Subboréal et le Subatlantique] et nettement perturbées par des activités anthropiques depuis le néolithique, tels le défrichement et l'exploitation forestière (RAMEAU 1987, HANNON *et al.* 2000, GOEPP 2007, LINDBLADH *et al.* 2008). Les listes mises en place le sont au niveau de l'habitat élémentaire comme précisé plus haut, mais les rendus demandés doivent être faits au niveau de l'habitat générique. Comment passer de l'un à l'autre ? C'est une question cruciale à laquelle il faudra répondre.

### ...et la surveiller par un dispositif

Ces listes d'espèces typiques prendront leur réel intérêt lors de la mise en place d'un réseau de surveillance national. Pour les habitats forestiers, il paraît pertinent d'utiliser les placettes de l'Inventaire Forestier National pour bâtir ce futur réseau de sur-

veillance. Enfin, s'il faut disposer de listes d'espèces typiques pour l'évaluation de 2013, il faudra veiller à retenir, dès maintenant, des espèces typiques qui pourraient également être sentinelles c'est à dire sensibles aux changements globaux.

## Remerciements

Le Muséum national d'Histoire naturelle, Service du patrimoine naturel, a apporté son soutien financier pour la réalisation de cette étude, dans le cadre d'une convention avec AgroParisTech-ENGREF. Nous remercions également le lecteur pour ces commentaires à propos.

## Bibliographie

- AL-MUFTI M., SYDES C., FURNESS S., GRIME J. & BRAND S. 1977. - A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* **65**(1) : 759-791.
- AUCLAIR A. & GOFF G. 1971. - Diversity relations of upland forests in the western great lakes area. *The American Naturalist* **105**(946) : 499-527.
- AMANIEU M., GONZALES P.L. & GUELORGET O. 1981. - Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondance. *Acta Oecologica - Oecologia Generalis* **2**(3) : 265-286.
- BARDAT J., BIRET M., BOTINEAU M., BOULLET V., DELPECH R., GÉHU J., HAURY J., LACOSTE A., RAMEAU J.C., ROYER J.M., ROUX G. & TOUFFET J. 2004. - *Prodrome des végétations de France*. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 171 p. (Patrimoines Naturels ; 61).
- BENSETTITI F., RAMEAU J.C. & CHEVALLIER H. 2001. - *Cahiers d'habitats. Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire*. Habitats forestiers Tome I, vol 1, Paris, La documentation française, 339 p.
- BLONDEL J. 1995. - *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris, 297 p.
- BOEUF R., 2011. - Le référentiel des types forestiers d'Alsace : apports phytosociologiques.- *Rev. For. Fr.* vol. **LXII** - 3-4 (2010) : 331-364.
- BRAUN-BLANQUET J. 1932. - *Plant sociology, the study of plant communities*. New York, McGraw-Hill Book Company, 439 p.
- BRISSE H., DE RUFFRAY P., GRANDJOUAN G. & HOFF M. 1995. - European vegetation survey - La banque de données phytosociologiques SOPHY. *Annali di Botanica*, **LIII** : 191-223.
- CARNINO N. 2009. - *État de conservation des habitats d'intérêt communautaire à l'échelle du site - Guide d'application de la méthode d'évaluation des habitats forestiers*. Paris, Muséum national d'histoire naturelle / Office national des forêts, 23 p.
- CHYTRY M., TICHY L., HOLT J. & BOTTA-DUKAT Z. 2002. - Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science*, **13**(1) : 79-90.

COMBROUX I., BENSETTITI F., DASZKIEWICZ P. & MORET J. 2006. - *Evaluation de l'Etat de conservation des Habitats et Espèces d'intérêt communautaire 2006-2007. Guide méthodologique*. Paris, Muséum national d'histoire naturelle, 149 p.

CORNEJO V. 2011. - *Mesure de la redondance fonctionnelle dans les écosystèmes forestiers de la France tempérée*. Master's thesis, Université Henri Poincaré Nancy I, 50 p.

EUROPEAN COMMISSION. 2007. - *Interpretation manual of european union habitats - EUR 27*. Bruxelles, DG Environment, Nature and biodiversity, 144 p.

FRONTIER S. 1994. - Species-Diversity as a Fractal Property of Biomass. *Fractals in the Natural and Applied Sciences*, **41** : 119-127.

FRONTIER S. & PICHOD-VIALE D. 1998. - *Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution*. Paris, Dunod, 447 p.

GÉGOUT J.C., COUDUN C., BAILLY G. & JABIOL B. 2005. - EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, **16**(2) : 257-260.

GÉGOUT J.C., RAMEAU J.C., RENAUX B., JABIOL B., BAR.M. & MARAGE D. 2009. - *Les habitats forestiers de la France tempérée ; typologie et caractérisation phytocologique*. Nancy: AgroParisTech-ENGREF, 500 p.

GÉHU J.M. 2006. - *Dictionnaire de sociologie et synécologie végétales*. Berlin, Schweizerbart'sche Verlag, 899 p.

GOEPP S., 2007.- Origine, histoire et dynamique des hautes-chaumes du massif vosgien. Déterminismes environnementaux et actions de l'homme.- [Thèse de géographie, ULP, Strasbourg I], 286p

HANNON G. E., BRADSHAW R., & EMBORG J. 2000. - 6000 years of forest dynamics in suserup skov, a seminatural danish woodland. *Global Ecology and Biogeography* **9**(2) : 101-114.

LAWTON J. & BROWN V. K. 1993. - *Redundancy in ecosystems*, Ecological studies ed., vol. 99 of Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, Heidelberg.

LINDBLADH M., NIKLASSON M., KARLSSON M., BJORKMAN L., & CHURSKI M. 2008. - Close anthropogenic control of *Fagus sylvatica* establishment and expansion in a swedish protected landscape: implications for forest history and conservation. *Journal of Biogeography* **35**(4) : 682-697.

MAC ARTHUR R. 1957. - On the relative abundance of bird species. - *Proceedings of the National Academy of Science*, **43** : 293-296.

MACIEJEWSKI, L. 2010. - *Méthodologie d'élaboration des listes d'espèces typiques pour des habitats forestiers d'intérêt communautaire en vue de l'évaluation de leur état de conservation*. Rapport SPN 2010- 12 / MNHN-SPN, Paris, 48 p.

MOELDER A., BERNHARDT-ROEMERMANN M. & SCHIMDT W. 2008. - Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology & Management*, **256**(3) : 272-281.

MOOR M., 1952.- *Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura.- Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz*, **31**, 201p. + tab., Bern.

NAEEM S. 1998. - Redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* **12** (1) : 39-45.

NOSS R.F. 1990. - Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. - *Conservation Biology*, **4**(1) : 355-364.

R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2008.- *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>

RENAUX B., BOEUF R. & ROYER J.-M., 2011. - Trois associations végétales nouvelles des forêts du domaine médio-européen français : - *Deschampsia cespitosae*, - *Fagetum sylvaticae*, - *Sorbo ariae-Quercetum petraeae* et - *Carici brizoidis-Fraxinetum excelsioris*.- *Rev. For. Fr.*, vol. **LXII** 3-4 (2010) : 281-292.

SHANNON C.E. 1948. - A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, **27** : 379-423.

WALKER B. H. 1992. - Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* **6**(1) : 18-23.

WHITTAKER R.H. 1965. - Dominance and Diversity in Land Plant Communities. *Science*, **147**(3655) : 250-260.

WEBER H. E., MORAVEC J. & THEURILLAT J.-P., 2000.- International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition.- *Journal of Vegetation Science*, **11** : 739-768

WILSON J.B. 1991. - Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science*, **2**(1): 35-46.

WILSON J.B., GITAY H., STEEL J.B. & KING W.M. 1998. - Relative abundance distributions in plant communities: effects of species richness and of spatial scale. *Journal of Vegetation Science*, **9**(2) : 213-220.

WILSON J. B. 2011. - Cover plus: ways of measuring plant canopies and the terms used for them. *Journal of Vegetation Science*, **22**(2) : 197-206.

## Annexe 1. Rang des espèces du tapis herbacé du *Deschampsia cespitosae* - Fagetum

Basionyme	Abondance relative	Rang	I <sub>r</sub>	Cahier d'habitat
<i>Hedera helix</i>	11,560	1	0,937	non
<i>Rubus fruticosus</i>	9,419	2	<b>2,453</b>	oui
<i>Anemone nemorosa</i>	7,606	3	<b>1,079</b>	non
<i>Oxalis acetosella</i>	5,670	4	0,375	oui
<i>Lamium galeobdolon</i>	3,085	5	0,286	oui
<i>Milium effusum</i>	2,804	6	<b>2,061</b>	oui
<i>Carex brizoides</i>	2,595	7	<b>1,657</b>	non
<i>Lonicera periclymenum</i>	2,474	8	<b>1,065</b>	oui
<i>Galium odoratum</i>	2,352	9	0,194	non
<i>Convallaria majalis</i>	2,338	10	<b>1,306</b>	oui
<i>Melica uniflora</i>	2,279	11	0,315	non
<i>Deschampsia cespitosa</i>	2,026	12	<b>1,850</b>	oui
<i>Carex sylvatica</i>	1,922	13	<b>1,031</b>	oui
<i>Luzula luzulooides</i>	1,535	14	<b>1,807</b>	non
<i>Stellaria holostea</i>	1,428	15	0,856	oui
<i>Poa chaixii</i>	1,203	16	0,949	oui
<i>Vinca minor</i>	1,183	17	0,407	non
<i>Ranunculus ficaria</i>	1,163	18	0,036	non
<i>Pteridium aquilinum</i>	1,058	19	0,110	non
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,922	20	0,517	non
<i>Festuca altissima</i>	0,900	21	0,018	non
<i>Poa nemoralis</i>	0,889	22	0,235	non
<i>Teucrium scorodonia</i>	0,883	23	0,125	non
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0,869	24	0,379	non
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0,857	25	0,000	non
<i>Molinia caerulea</i>	0,817	26	0,079	non
<i>Luzula sylvatica</i>	0,682	<b>27</b>	<b>0,174</b>	<b>oui</b>
<i>Circaea lutetiana</i>	0,649	28	0,158	non
<i>Carex pilosa</i>	0,541	29	0,104	non
<i>Luzula pilosa</i>	0,504	30	<b>2,430</b>	oui
<i>Polygonatum multiflorum</i>	0,438	31	0,699	oui
<i>Rosa arvensis</i>	0,395	32	0,418	non
<i>Holcus mollis</i>	0,394	33	0,000	non
<i>Viola reichenbachiana</i>	0,335	34	0,000	oui
<i>Carex umbrosa</i>	0,297	35	<b>0,847</b>	non
<i>Carex flacca</i>	0,285	36	0,000	non
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	0,274	37	0,000	non
<i>Melampyrum pratense</i>	0,269	38	0,000	non
<i>Ajuga reptans</i>	0,260	39	0,114	non
<i>Fragaria vesca</i>	0,245	40	0,000	non
<i>Lathyrus linifolius subsp. montanus</i>	0,242	41	0,000	non
<i>Vicia sepium</i>	0,235	42	0,000	non
<i>Primula elatior</i>	0,228	43	0,000	non
<i>Glechoma hederacea</i>	0,218	44	0,000	non
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,202	45	0,000	non
<i>Galeopsis tetrahit</i>	0,188	46	<b>0,616</b>	non
<i>Arum maculatum</i>	0,187	47	0,000	non
<i>Impatiens noli-tangere</i>	0,181	48	0,000	non
<i>Festuca gigantea</i>	0,174	49	0,000	non
<i>Potentilla sterilis</i>	0,166	50	<b>0,418</b>	oui
<i>Ranunculus auricomus</i>	0,161	51	0,000	-
<i>Festuca heterophylla</i>	0,152	52	0,150	-
<i>Moehringia trinervia</i>	0,147	53	0,127	-
<i>Veronica officinalis</i>	0,134	54	0,100	-
<i>Carex pendula</i>	0,134	55	0,000	-
<i>Angelica sylvestris</i>	0,133	56	0,000	-
<i>Rubus idaeus</i>	0,128	57	0,000	-
<i>Heracleum sphondylium</i>	0,125	58	0,000	-
<i>Carex montana</i>	0,124	59	0,000	-
<i>Anthericum liliago</i>	0,124	60	0,000	-
<i>Veronica montana</i>	0,123	61	0,265	-
<i>Anemone ranunculoides</i>	0,123	62	0,000	-
<i>Rumex acetosella</i>	0,123	63	0,086	-
<i>Senecio ovatus</i>	0,123	64	0,000	-
<i>Solidago virgaurea</i>	0,118	65	0,000	-

<i>Dryopteris carthusiana</i>	0,117	66	0,168	-
<i>Carex remota</i>	0,113	67	0,162	-
<i>Ranunculus tuberosus</i>	0,111	68	0,000	-
<i>Phyteuma spicatum</i>	0,111	69	0,011	-
<i>Rumex acetosa</i>	0,107	70	0,305	-
<i>Pulmonaria montana</i>	0,100	71	0,024	-
<i>Stachys sylvatica</i>	0,086	72	0,000	-
<i>Agrostis capillaris</i>	0,085	73	0,033	-
<i>Hypericum pulchrum</i>	0,085	74	0,048	-
<i>Silene vulgaris</i>	0,076	75	0,050	-
<i>Carex pilulifera</i>	0,075	76	0,000	-
<i>Paris quadrifolia</i>	0,070	77	0,000	-
<i>Cardamine pratensis</i>	0,070	78	0,125	-
<i>Prenanthes purpurea</i>	0,069	79	0,000	-
<i>Galium sylvaticum</i>	0,065	80	0,256	-
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,065	81	0,305	-
<i>Carex pallescens</i>	0,064	82	<b>0,748</b>	-
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,058	83	0,000	-
<i>Allium ursinum</i>	0,057	84	0,000	-
<i>Euphorbia cyparissias</i>	0,057	85	0,000	-
<i>Hieracium murorum</i>	0,057	86	0,000	-
<i>Geranium robertianum</i>	0,052	87	0,000	-
<i>Lathyrus niger</i>	0,052	88	0,179	-
<i>Dactylis glomerata</i>	0,051	89	0,000	-
<i>Adoxa moschatellina</i>	0,050	90	0,000	-
<i>Dactylis glomerata subsp. lobata</i>	0,050	91	0,137	-
<i>Juncus effusus</i>	0,050	92	0,000	-
<i>Epilobium angustifolium</i>	0,050	93	0,000	-
<i>Genista germanica</i>	0,050	94	0,137	-
<i>Scilla bifolia</i>	0,050	95	0,000	-
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0,049	96	0,000	-
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0,049	97	0,000	-
<i>Circaea x-intermedia</i>	0,049	98	0,034	-
<i>Lamium album</i>	0,049	99	0,131	-
<i>Lamium purpureum</i>	0,049	100	0,313	-
<i>Dryopteris dilatata</i>	0,047	101	0,000	-
<i>Scrophularia nodosa</i>	0,043	102	<b>0,730</b>	-
<i>Veronica chamaedrys</i>	0,034	103	0,000	-
<i>Viola riviniana</i>	0,033	104	0,049	-
<i>Carex digitata</i>	0,028	105	0,000	-
<i>Polygonatum verticillatum</i>	0,027	106	0,000	-
<i>Geum urbanum</i>	0,022	107	0,000	-
<i>Campanula trachelium</i>	0,021	108	0,000	-
<i>Alliaria petiolata</i>	0,020	109	0,000	-
<i>Lapsana communis</i>	0,020	110	0,114	-
<i>Stachys officinalis</i>	0,019	111	0,000	-
<i>Cephalanthera longifolia</i>	0,018	112	0,000	-
<i>Galium mollugo</i>	0,018	113	0,000	-
<i>Lysimachia nemorum</i>	0,018	114	0,000	-
<i>Pulmonaria obscura</i>	0,018	115	0,052	-
<i>Ribes rubrum</i>	0,018	116	0,000	-
<i>Luzula nivea</i>	0,017	117	0,000	-
<i>Festuca nigrescens</i>	0,016	118	0,380	-
<i>Galium aparine</i>	0,014	119	0,000	-
<i>Neottia nidus-avis</i>	0,013	120	0,000	-
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	0,012	121	0,000	-
<i>Ribes alpinum</i>	0,011	122	0,000	-
<i>Hieracium sabaudum</i>	0,011	123	0,017	-
<i>Mercurialis perennis</i>	0,011	124	0,000	-
<i>Campanula persicifolia</i>	0,010	125	0,000	-
<i>Melittis melissophyllum</i>	0,010	126	0,000	-
<i>Mycelis muralis</i>	0,010	127	0,000	-
<i>Polypodium vulgare</i>	0,010	128	0,000	-
<i>Potentilla erecta</i>	0,010	129	0,000	-
<i>Rubus sp.</i>	0,010	130	0,000	-
<i>Senecio ovatus subsp. ovatus</i>	0,010	131	0,000	-
<i>Silene nutans</i>	0,010	132	0,000	-
<i>Epilobium montanum</i>	0,009	133	0,000	-
<i>Bromus ramosus</i>	0,009	134	0,000	-
<i>Galium rotundifolium</i>	0,009	135	0,000	-
<i>Pulmonaria officinalis</i>	0,009	136	0,000	-
<i>Vincetoxicum hirsutinaria</i>	0,009	137	0,000	-

<i>Brachypodium pinnatum</i>	0,008	138	0,000	-
<i>Cardaminopsis arenosa</i>	0,008	139	0,141	-
<i>Genista sagittalis</i>	0,008	140	0,000	-
<i>Hepatica nobilis</i>	0,008	141	0,000	-
<i>Hypericum androsaemum</i>	0,008	142	0,000	-
<i>Myosotis sylvatica</i>	0,008	143	0,000	-
<i>Peucedanum oreoselinum</i>	0,008	144	0,044	-
<i>Rubus nessensis</i>	0,008	145	0,251	-
<i>Thalictrum thalictroides</i>	0,008	146	0,000	-
<i>Trisetum flavescens</i>	0,008	147	0,148	-
<i>Valeriana officinalis subsp. repens</i>	0,008	148	0,000	-
<i>Euphorbia dulcis</i>	0,006	149	0,000	-
<i>Daphne mezereum</i>	0,005	150	0,000	-
<i>Luzula forsteri</i>	0,003	151	0,000	-
<i>Luzula multiflora</i>	0,003	152	0,013	-
<i>Polygonatum odoratum</i>	0,003	153	0,000	-
<i>Campanula rotundifolia</i>	0,003	154	0,000	-
<i>Digitalis purpurea</i>	0,003	155	0,000	-
<i>Calluna vulgaris</i>	0,002	156	0,000	-
<i>Daphne laureola</i>	0,002	157	0,000	-
<i>Helleborus foetidus</i>	0,002	158	0,000	-
<i>Hieracium laevigatum</i>	0,002	159	0,021	-
<i>Hypericum perforatum</i>	0,002	160	0,000	-
<i>Lathyrus vernus</i>	0,002	161	0,000	-
<i>Rubus caesius</i>	0,002	162	0,000	-
<i>Sanicula europaea</i>	0,002	163	0,000	-
<i>Urtica dioica</i>	0,002	164	0,000	-
<i>Valeriana officinalis</i>	0,002	165	0,000	-
<i>Arrhenatherum elatius</i>	0,001	166	0,000	-
<i>Blechnum spicant</i>	0,001	167	0,000	-
<i>Carex ovalis</i>	0,001	168	0,316	-
<i>Carex pairae</i>	0,001	169	0,171	-
<i>Epipactis helleborine</i>	0,001	170	0,000	-
<i>Epipactis purpurata</i>	0,001	171	0,235	-
<i>Festuca ovina</i>	0,001	172	0,000	-
<i>Hieracium pallidum</i>	0,001	173	0,000	-
<i>Hieracium umbellatum</i>	0,001	174	0,000	-
<i>Hypericum hirsutum</i>	0,001	175	0,000	-
<i>Juncus conglomeratus</i>	0,001	176	0,099	-
<i>Nigella gallica</i>	0,001	177	<b>0,698</b>	-
<i>Phyteuma nigrum</i>	0,001	178	0,000	-
<i>Platanthera bifolia</i>	0,001	179	0,000	-
<i>Roegneria canina</i>	0,001	180	0,000	-
<i>Rosa sp.</i>	0,001	181	0,282	-
<i>Ruscus aculeatus</i>	0,001	182	0,000	-
<i>Tamus communis</i>	0,001	183	0,000	-
<i>Agrostis stolonifera</i>	0,001	184	0,000	-
<i>Calystegia sepium</i>	0,001	185	0,000	-
<i>Campanula rapunculoides</i>	0,001	186	0,006	-
<i>Cardamine pratensis subsp. pratensis</i>	0,001	187	0,343	-
<i>Carex vesicaria</i>	0,001	188	0,041	-
<i>Digitalis lutea</i>	0,001	189	0,000	-
<i>Equisetum arvense</i>	0,001	190	0,000	-
<i>Genista pilosa</i>	0,001	191	0,000	-
<i>Hieracium vulgatum</i>	0,001	192	0,357	-
<i>Holcus lanatus</i>	0,001	193	0,000	-
<i>Inula crithmoides</i>	0,001	194	0,668	-
<i>Juncus tenuis</i>	0,001	195	0,673	-
<i>Knautia dipsacifolia</i>	0,001	196	0,000	-
<i>Orchis purpurea</i>	0,001	197	0,000	-
<i>Poa trivialis</i>	0,001	198	0,000	-
<i>Polygonum aviculare</i>	0,001	199	0,510	-
<i>Polystichum aculeatum</i>	0,001	200	0,000	-
<i>Primula vulgaris</i>	0,001	201	0,000	-
<i>Pyrola rotundifolia</i>	0,001	202	0,009	-
<i>Ranunculus repens</i>	0,001	203	0,000	-
<i>Ribes uva-crispa</i>	0,001	204	0,000	-
<i>Rosa canina</i>	0,001	205	0,000	-
<i>Rumex obtusifolius</i>	0,001	206	0,000	-
<i>Rumex sanguineus</i>	0,001	207	0,000	-
<i>Scirpus sylvaticus</i>	0,001	208	0,000	-
<i>Sedum rupestre</i>	0,001	209	0,000	-
<i>Succisa pratensis</i>	0,001	210	0,000	-