

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION GENERALE: CRISE DE LA BIODIVERSITE, PLACE ET INTERET DE LA NATURE ORDINAIRE EN BIOLOGIE DE LA CONSERVATION	1
A. IMPACT HUMAIN SUR LA BIOSPHERE ET CRISE DE LA BIODIVERSITE	3
B. L'EMERGENCE DE LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION.....	5
C. LES LIMITES DE LA SANCTUARISATION DE LA NATURE	6
D. L'IMPORTANCE DE LA NATURE ORDINAIRE	9
E. L'UTILISATION DES ESPECES RARES ET LEURS LIMITES EN TANT QU'INDICATRICES	10
F. L'INTERET DE L'UTILISATION DES ESPECES COMMUNES DANS LE CADRE DE SUIVIS.....	11
G. QUELLE PLACE POUR LA FLORE COMMUNE DANS LES SUIVIS DE BIODIVERSITE ?	12
H. OBJECTIFS DE LA THESE.....	13
II. MATERIEL ET METHODES: COMMENT SUIVRE LES COMMUNAUTES DE PLANTES COMMUNES ? TERRITOIRE D'ETUDE ET PROTOCOLES UTILISES.....	17
A. LES SUIVIS DE LA BIODIVERSITE	19
1. <i>Généralités</i>	19
a) Utilité des données historiques.....	19
b) Utilité et limites des données d'inventaires.....	21
2. <i>L'intérêt des suivis quantitatifs des espèces communes</i>	25
B. PRESENTATION DU TERRITOIRE D'ETUDE	28
1. <i>Géographie</i>	28
2. <i>Répartition humaine et occupation du sol</i>	29
3. <i>Intérêt en tant que modèle d'étude</i>	32
C. SUIVI DE LA FLORE A LARGE ECHELLE	35
D. SUIVI DE LA FLORE EN MILIEU AGRICOLE	40
III. PEUT-ON SE PASSER DES CONNAISSANCES NATURALISTES POUR SUIVRE LA BIODIVERSITE ? TEST D'UNE METHODE ALTERNATIVE : LA PARATAXONOMIE.....	45
A. LES METHODES D'EVALUATION RAPIDE DE LA BIODIVERSITE.....	47
1. <i>La parataxonomie outil de suivi de la biodiversité ?</i>	47
2. <i>Controverses autour de la parataxonomie</i>	49
a) Une concurrente de la taxonomie ?	49
b) Des informations limitées et biaisées ?	49
c) Une méthode non scientifique ?	51
d) Objectifs de notre étude	51
B. MANUSCRIT : ON THE USE OF PARATAXONOMY IN BIODIVERSITY MONITORING: A CASE STUDY ON WILD FLORA.....	53
C. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES	71
1. <i>Nécessité de l'honnêteté scientifique dans l'emploi de la parataxonomie...et de toute autre méthode d'inventaire</i>	71
2. <i>Nécessité de maintenir et renouveler les savoirs naturalistes</i>	72
IV. EFFET DES PRESSIONS HUMAINES SUR LES COMMUNAUTES DE PLANTES COMMUNES A LARGE ECHELLE : OCCUPATION HUMAINE ET HOMOGENEISATION BIOTIQUE.....	75
A. EFFET DES PRESSIONS HUMAINES SUR LES COMMUNAUTES DE PLANTES COMMUNES: ETAT DES CONNAISSANCES ACTUELLES	77
1. <i>Origine des données disponibles</i>	77
2. <i>Les changements documentés</i>	78
3. <i>L'homogénéisation biotique</i>	79
a) L'homogénéisation biotique taxonomique.....	80
b) L'homogénéisation biotique fonctionnelle.....	81
B. MESURER L'HOMOGENEISATION FONCTIONNELLE.....	83
1. <i>Notion de spécialisation des espèces</i>	83
2. <i>Quantification de la spécialisation des espèces</i>	84
a) Méthodes basées sur l'habitat.....	85
b) Méthodes basées sur la co-occurrence entre espèces.....	88
C. COMPARAISON DES DIFFERENTS INDICES DE SPECIALISATION CHEZ LES PLANTES.....	90
1. <i>Objectifs</i>	90

2.	<i>Matériel et méthodes</i>	91
a)	Origine des données utilisées.....	91
b)	Calcul des indices.....	91
(1)	Rareté des espèces.....	91
(2)	SSI (species specialization index).....	92
(3)	IndVal (Indicator value).....	92
(4)	Indice de Fridley.....	93
c)	Étude du lien entre degré de spécialisation et caractéristiques des espèces.....	93
3.	<i>Résultats et discussion</i>	94
a)	Liens entre les différents indices et la rareté des espèces.....	94
b)	Comparaison entre l'indice de Fridley et le SSI.....	96
c)	Quels indices utiliser sur notre jeu de données?.....	100
D.	ÉTUDE DE L'HOMOGENEISATION TAXONOMIQUE ET FONCTIONNELLE DES ASSEMBLAGES DE PLANTES COMMUNES.....	102
1.	<i>Objectifs</i>	102
2.	<i>Manuscrit : Functional and taxonomic response of common plant species assemblages to human disturbance (in. prep.)</i>	103
3.	<i>Synthèse, limites et perspectives</i>	141
V.	ETUDE D'UNE PRESSION A L'ECHELLE LOCALE : L'EFFET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES COMMUNAUTES DE PLANTES COMMUNES	143
A.	CONTEXTE DE L'ETUDE : L'IMPACT CROISSANT DE L'AGRICULTURE SUR LA FLORE SAUVAGE.....	145
B.	MANUSCRIT : LES MESURES AGRO-ENVIRONNEMENTALES FAVORISENT-ELLES VRAIMENT LA BIODIVERSITE ?.....	147
C.	SYNTHESE, LIMITES ET PERSPECTIVES.....	161
VI.	CONCLUSION GENERALE	163
A.	LES INDICATEURS DE BIODIVERSITE : QUELLE PLACE POUR LA FLORE COMMUNE ?.....	165
B.	LE ZOOCENTRISME EN BIOLOGIE DE LA CONSERVATION.....	168
C.	VERS UN SUIVI DE LA FLORE DE FRANCE ?.....	170
VII.	BIBLIOGRAPHIE	173
VIII.	ANNEXES	189
A.	PROTOCOLE VIGIE-PLANTES.....	191
B.	LISTE DES OUVRAGES UTILISES POUR LA DETERMINATION DES PLANTES.....	201
IX.	REMERCIEMENTS	205

LISTE DES ENCADRÉS

Encadré 1 : Réalité et ampleur de la crise actuelle de la biodiversité.....	4
Encadré 2 : L'écologie de la réconciliation.....	8
Encadré 3 : Inventaire, suivi, monitoring : quelques définitions.....	20
Encadré 4 : Exemples d'autres suivis s'intéressant aux plantes communes.....	24
Encadré 5 : Bilan des données collectées.....	34
Encadré 6 : Répétabilité du protocole employé.....	36
Encadré 7 : Utilisation des méthodes d'évaluation rapide de la biodiversité en systématique et en écologie.....	48
Encadré 8 : L'écologie citoyenne (« citizen ecology »).....	50

I. Introduction générale: crise de la biodiversité, place et intérêt de la nature ordinaire en biologie de la conservation

*« Même si j'ignorais la nature de ses principes,
d'après le système du ciel et bien d'autres choses ,
j'oserais soutenir que le monde ne fut pas créé
divinement pour nous, si grand est son défaut
De l'espace que l'immense élan du ciel englobe,
les montagnes, les forêts pleines de fauves occupent
une part dévorante, les rocs, les marais désolés
la mer qui largement sépare les rives terrestres.
Près des deux tiers sont en outre soustraits aux mortels
par la chaleur torride et les gelées constantes.
Ce qui reste de champs, la nature le couvrirait
de broussailles si l'homme à sa force ne résistait
et pour vivre ne gémissait sur la lourde charrue
à labourer la terre, à peser toujours sur le soc.
Si, retournant à la charrue les glèbes fécondes,
ameublissant le sol, nous ne faisons éclore,
les germes seuls ne pourraient surgir dans l'air limpide. »*

Lucrèce, De la nature, V, 195-212 (I^{er} siècle av. J.-C.)

*« En permettant l'homme, la nature a commis beaucoup
plus qu'une erreur de calcul : un attentat contre elle-même. »*

Cioran, De l'inconvénient d'être né (1973)

A. Impact humain sur la biosphère et crise de la biodiversité

Ces derniers siècles ont été les témoins d'un accroissement de la population humaine sans précédent (Ehrlich, 1968). Nous sommes ainsi passés d'un milliard d'habitants aux alentours de 1800 à près de six milliards au début du XXI^{ème} siècle (Harrison & Pearce, 2000b). Cette croissance exponentielle de la population s'est accompagnée d'un impact croissant sur l'ensemble des ressources naturelles de la biosphère suivant le principe de la « tragédie des biens communs » formalisé par Hardin en 1968 (Hardin, 1968). L'auteur y décrit le processus de surexploitation auquel est vouée toute ressource soumise à une forte demande, lorsqu'elle se trouve limitée et en libre accès (atmosphère, ressources halieutiques, minières, etc.). À l'appui de cette théorie, nombre d'études relèvent une exploitation des ressources naturelles de la planète à des vitesses bien supérieures à leurs possibilités de renouvellement, ce qui ne peut qu'aboutir à leur épuisement. Ainsi près de la moitié des réserves accessibles en eau potable a été consommée, et 20% des ressources halieutiques se trouvent au bord de l'extinction (40% supplémentaires étant à la limite de la surexploitation) (Vitousek, Mooney, Lubchenco, & Melillo, 1997).

Outre les effets directs liés à la surexploitation, les activités humaines ont également un impact majeur sur la biosphère via les modifications d'occupation du sol et diverses pollutions. Ainsi, entre deux tiers et la moitié des habitats terrestres ont été soumis à des changements d'utilisation du sol par l'homme depuis le néolithique (Vitousek et al., 1997). Dans le même temps, nombre de grands cycles biogéochimiques ont été bouleversés ; la concentration de dioxyde de carbone et de méthane, deux gaz à effet de serre, s'est accrue respectivement de 30% et 145 % depuis le début de l'ère industrielle (Harrison & Pearce, 2000a), tandis que plus de la moitié de la fixation actuelle d'azote atmosphérique peut désormais être attribuée aux activités humaines (Vitousek et al., 1997).

Au travers de ces modifications, l'être humain a un impact considérable sur l'ensemble de la biodiversité, et ceci à chacun de ses trois niveaux hiérarchiques.

(1) Au niveau des écosystèmes, nombre d'entre eux, complexes et riches en espèces endémiques, sont en train de disparaître au profit de communautés simplifiées beaucoup moins originales, et pouvant rendre de plus faibles services écosystémiques (Chapin et al., 2000; Díaz & Cabido, 2001). Les forêts tropicales, par exemple, régressent continuellement au niveau mondial à un rythme de 11 millions d'hectares par an (Harrison & Pearce, 2000c)

Encadré 1 : Réalité et ampleur de la crise actuelle de la biodiversité

En 1989 J. Diamond (Diamond, 1989) recensait quatre causes principales de perte de biodiversité, attribuables aux activités humaines (« evil quartet ») :

- **La surexploitation** ; consistant à prélever des individus en excès, par exemple pour la pêche ou la chasse.
- **La dégradation des habitats naturels** ; causée par l'urbanisation croissante, ou la mise en culture de terres. Il en résulte une fragmentation des milieux de vie des espèces conduisant à une réduction de leur surface, lorsque ce n'est pas leur disparition.
- **Les invasions biologiques** ; résultant de l'introduction d'espèces allochtones dans des écosystèmes où elles peuvent proliférer jusqu'à l'élimination d'espèces autochtones.
- **Les cascades d'extinctions en chaînes** ; la disparition d'une espèce donnée n'est pas sans conséquence sur les autres espèces d'une communauté, qui peuvent dépendre d'elle, et être ainsi amenées à disparaître à leur tour.

Nous pourrions ajouter à ces quatre causes **les changements climatiques**, qui devraient entraîner à terme des déplacements d'aires et des extinctions d'espèces (Walther, 2004).

L'ampleur des extinctions occasionnées par ces différentes causes a donné lieu à d'intenses débats entre écologues. Le nombre total d'espèces de la biosphère est à l'heure actuelle inconnu, les estimations pouvant varier d'un facteur 50 (Erwin, 1991; May, 1988). Toutefois en utilisant le modèle insulaire de MacArthur et Wilson (MacArthur & Wilson, 1967) — qui permet de relier un nombre d'espèces à une surface donnée — et en évaluant les pertes occasionnées par des destructions d'habitat, divers auteurs avancent des chiffres situant les taux d'extinction actuels entre 27000 et 100000 espèces par an (Wilson, 1985). De tels taux d'extinction se rapprochent de ceux classiquement inférés par les paléontologues pour les cinq dernières grandes crises d'extinction de la biodiversité, de sorte que le terme de sixième crise d'extinction est souvent employé pour qualifier la situation actuelle (Leakey & Lewin, 1995). Un certain nombre d'auteurs se sont toutefois élevés contre ces chiffres, au premier rang desquels, Lomborg dans son ouvrage « The Skeptical Environmentalist », qui fait valoir que les régions d'Europe et d'Amérique tempérées ayant vu leurs surfaces forestières réduites au cours des siècles passés n'ont pas été le théâtre d'extinctions spectaculaires, conformément à ce qui serait attendu en s'appuyant sur la théorie de MacArthur et Wilson. Deux types d'arguments ont été opposés à ceux de Lomborg, (1) le nombre d'espèces éteintes est faible par rapport à ce qui serait attendu, simplement parce que les milieux concernés contenaient originellement peu d'espèces (Pimm, 2002) (on peut penser que la situation sera toute autre dans les forêts tropicales). (2) De plus, il peut s'écouler un laps de temps assez long au cours duquel une espèce survit dans des patchs d'habitat résiduels avant son extinction complète (phénomène de dette d'extinction évoqué dans ce chapitre). Si la démarche sceptique de Lomborg a le mérite d'inciter les écologues à redoubler de prudence quant à la manière de communiquer les chiffres aux décideurs, elle ne doit pas occulter le fait que la crise d'extinction actuelle reste une crise majeure. Ainsi, lorsqu'on calcule les estimations des taux actuels d'extinction en ne prenant en compte que des périodes récentes (bien documentées), et des groupes bien inventoriés, tels que les plantes et les vertébrés, on arrive à des taux d'extinction de 0,1% et 0,6%. Bien qu'inférieurs aux taux évoqués précédemment, ces taux sont respectivement 50 fois et 560 fois supérieurs au taux d'extinction naturelle (0,002%). Si l'ampleur de la crise actuelle peut (et doit) rester l'objet de débat, le fait que nous traversons effectivement une crise pour la biodiversité est aujourd'hui impossible à ignorer.

et sont remplacées par des pâturages et des parcelles agricoles.

(2) Au niveau spécifique, l'homme, en modifiant l'ensemble des processus naturels au sein des écosystèmes entraîne l'extinction de nombreuses espèces. Devant l'ampleur du phénomène, certains auteurs (Leakey & Lewin, 1995) ont été amenés à évoquer une sixième crise d'extinction (Encadré 1). Bien qu'un temps controversé (Lomborg, 2001; Mann, 1991), ce phénomène de crise de la biodiversité est aujourd'hui largement admis parmi les biologistes (Levin & Levin, 2002; Pimm, 2002). De nombreuses extinctions ont en effet été documentées ; ainsi près du quart des espèces d'oiseaux de la planète ont disparu (Vitousek et al., 1997).

(3) Enfin, au niveau de la diversité génétique, les activités humaines engendrent de lourdes pertes notamment en réduisant rapidement la taille des populations naturelles de nombreuses espèces (Lacy, 1997). Ces goulots d'étranglement induisent une baisse de la variabilité intraspécifique et notamment, par dérive, la perte d'allèles qui pourraient jouer un rôle dans l'adaptation des espèces à des caractéristiques environnementales nouvelles.

B. L'émergence de la biologie de la conservation

C'est dans ce contexte que va émerger l'idée de conservation de la nature et de protection des espèces. Bien que les premiers actes concrets de conservation de l'environnement aient eu lieu dès le XIX^{ème} siècle en Amérique avec la création du premier parc national (Yellowstone en 1872), il faudra attendre le milieu du XX^{ème} siècle pour voir l'apparition des premiers parcs nationaux en Europe, la loi sur la création des Parcs Nationaux français datant de 1960. Ce type d'action est alors basé sur l'idée d'une sanctuarisation de la nature, la conservation passant par la mise en réserve de quelques îlots de nature, reconnus d'intérêt patrimonial car hébergeant souvent des espèces emblématiques. Cette idée de préservation de la nature en tant que valeur esthétique et spirituelle est largement inspirée d'une éthique de conservation romantique développée par des auteurs tels que Thoreau (1854) ou Emerson (1836).

Parallèlement à ces créations de parcs, la formalisation des connaissances sur la conservation de la nature va engendrer une nouvelle discipline : la biologie de la conservation. Cette branche de l'écologie se donne comme double objectif de comprendre les processus menant à la dégradation des écosystèmes, à la disparition des espèces, et de fournir des

méthodes permettant leur préservation, leur restauration ainsi que celles des espèces qu'ils abritent. Pour mener à bien ces tâches, il est nécessaire de faire appel à un large éventail de disciplines scientifiques telles que la génétique, la biologie des populations, l'écophysiologie, l'écologie évolutive ou encore la biogéographie. En outre, pour fournir des réponses adaptées et pragmatiques, la biologie de la conservation va rapidement être amenée à intégrer des champs disciplinaires variés tels que les sciences sociales, la géographie, ou le droit. En tant que science de crise, la biologie de la conservation doit souvent fournir des méthodes et des solutions à des problèmes dans un contexte d'urgence, de sorte qu'il est fréquent de devoir prendre des décisions sur la base de données fragmentaires, et sans possibilité de mener de longues expérimentations préalables. Cette contrainte, ajoutée à sa forte pluridisciplinarité (Noss, 1999), donne à la biologie de la conservation une dimension parfois subjective, de sorte que certains auteurs y voient davantage un mélange d'art et de science au même titre que la médecine (Soule, 1985). Cette contrainte de l'urgence aura comme conséquence une polarisation durable de la biologie de la conservation sur les milieux à valeur patrimoniale et les espèces rares, qui apparaissent comme les plus menacés à court et moyen terme.

C. Les limites de la sanctuarisation de la nature

Pendant longtemps les efforts de conservation se focaliseront donc sur les zones protégées, et nombre de débats entre biologistes de la conservation porteront essentiellement sur le nombre et la taille optimale à adopter pour ces réserves (McNeill & Fairweather, 1993; Simberloff & Abele, 1982; Virolainen, Suomi, Suhonen, & Kuitunen, 1998). Cette vision de la conservation va néanmoins se révéler trop étroite pour garantir une préservation efficace de la biodiversité dans son ensemble. Ainsi va émerger un nouveau paradigme étendant le champ de la conservation au-delà des quelques îlots de nature protégée, à l'ensemble de la matrice les entourant. Plusieurs raisons expliquent ce changement.

Tout d'abord, comme le soulignent Génot et Barbault (2004), le fait de mettre la nature sous cloche dans des sites réservés à cet effet, sans changer la manière de gérer le reste du territoire, ne peut suffire à régler les problèmes de biodiversité à long terme. En effet, les zones protégées ne peuvent, par la force des choses, occuper que de faibles surfaces. Ainsi dans le cas de la France métropolitaine, si l'on prend en compte les sites faisant l'objet de protections réglementaires (zones centrales des parcs nationaux, réserves naturelles, réserves

naturelles volontaires, arrêtés préfectoraux de protection de biotope, réserves biologiques domaniales ou forestières, réserves nationales de chasse et de faune sauvage et forêts de protection) on arrive au chiffre de 1,8 % du territoire métropolitain protégé (Génot & Barbault, 2004). Les zones protégées apparaissent ainsi comme des îlots isolés, insérés dans une matrice (Franklin, 1993), constituée d'écosystèmes anthropisés à divers degrés, que nous désignerons sous le terme de « nature ordinaire ». Dans ces conditions, même si elles se trouvent généralement riches en espèces (elles sont souvent choisies pour cette raison), il apparaît que les réserves ne peuvent, dans le meilleur des cas, préserver qu'une faible part de la biodiversité de la planète.

Par ailleurs, la fonctionnalité écologique de ces sites demeure sous l'influence directe de la matrice: une réserve entourée d'une matrice de nature très différente devra avoir une surface beaucoup plus importante pour parvenir au même résultat qu'une réserve insérée dans une matrice dont les caractéristiques écologiques se rapprochent de celles de la réserve (Franklin, 1993). Ainsi, les espèces se trouvant dans les réserves et possédant de grands domaines vitaux, restent dépendantes de cette matrice de nature ordinaire pour leur survie : l'ensemble des transformations s'y produisant (fragmentation, pollution, destruction d'habitat, etc.) aura certainement des répercussions sur la viabilité de leurs populations, en entravant leurs déplacements ou en les privant de ressources. Des données empiriques montrent ainsi que malgré l'augmentation de leur surface à l'échelle mondiale, les zones protégées se sont révélées insuffisantes pour enrayer le déclin des grands vertébrés (Ramade, 1999).

Enfin, dans un contexte de changement climatique, on peut s'attendre à des déplacements d'aire des espèces et à des extinctions locales (Parmesan & Yohe, 2003; Thuiller, Lavorel, Araujo, Sykes, & Prentice, 2005). Il apparaît d'autant plus difficile, dès lors, de fonder une politique de conservation exclusivement sur des espaces figés dans l'espace.

Encadré 2 : L'écologie de la réconciliation



Figure 1: Les habitats humains peuvent s'avérer favorables à certaines espèces : le Faucon crécerellette (*Falco naumanni*) est une espèce en danger. La ville de Jérusalem, en installant des tuiles de formes appropriées sur ses toits permet le maintien de cette espèce qui trouve là un lieu de nidification. Détail d'une peinture de Tuvia Kurz extrait de l'ouvrage de Rosenzweig (2003)

L'écologie de la réconciliation est un terme inventé par M. Rosenzweig. L'auteur définit la discipline de la manière suivante dans son ouvrage fondateur (Rosenzweig, 2003): « *It is the science of inventing, establishing, and maintaining new habitats to conserve species diversity in places where people live, work, or play* ».

Cette proposition part du constat que la plus grande partie des écosystèmes terrestres est sous l'emprise directe de l'homme, et qu'il serait illusoire de vouloir revenir sur cet état de fait. Dans un tel contexte, les stratégies habituelles en biologie de la conservation, telles que la création de réserves (« Reservation »), ou la restauration d'écosystèmes anthropisés (« Restauration »), si elles s'avèrent indispensables, ne peuvent être suffisantes pour sauvegarder la biodiversité, car elles ne peuvent s'appliquer qu'à des zones restreintes. Rosenzweig propose, *via* le concept de réconciliation, de partager notre habitat avec les autres espèces. A l'appui de cette proposition, l'auteur cite des exemples concrets de réconciliation tels que l'entretien de jardins sauvages en villes (« backyard wildlife habitat »), la mise en place de toits enherbés sur les immeubles des grandes villes, ou encore l'aménagement de microhabitats pour des espèces ciblées au sein des villes (Figure 1).

Ces exemples montrent que même dans des milieux anthropisés des actions d'aménagement relativement peu contraignantes pour l'homme peuvent jouer un rôle dans le maintien de la biodiversité, ce que M. Rosenzweig formule de la façon suivante « *To practice reconciliation ecology, we must pay close attention our treatment of the land. We must back off a bit, not on the amount of land we take for ourselves, but on how we transform it for our use. Right now, our footprint is too big. Going barefoot is not the answer, but the time has come to trade in our jackboots for the grace and elegance of ballet slippers. The carefull foot can walk anywhere* ».

D. L'importance de la nature ordinaire



Figure 2: Paysage illustrant la notion de « matrice de nature ordinaire ». L'espace est fortement marqué par des activités de production (agriculture, centrale électrique) et fragmenté par des routes. En dépit de ces fortes pressions anthropiques, il peut encore receler nombre d'espèces sauvages, telles les plantes du premier plan se développant en bord de route. Le maintien des effectifs de ces espèces ne peut se faire par la création de réserves, mais bien par des mesures de gestion locale tels que des fauches à des dates appropriées ou des aménagements dans la structure des bordures. Cliché pris en Île-de-France (Vernou-la-Celle-sur-Seine, 77) à moins de cinq kilomètres de la forêt de Fontainebleau. Photographie de l'auteur.

Dans ce contexte, une prise en compte et une gestion appropriée de la nature ordinaire apparaissent comme primordiales afin, non seulement d'améliorer la fonctionnalité et la qualité des réserves — en facilitant par exemple les mouvements de certaines espèces entre ces réserves —, mais également de maintenir un meilleur niveau de diversité globale. En effet, la sauvegarde de bon nombre d'espèces ne requiert pas la création de réserves, mais passe par des mesures de gestion locale afin, par exemple, de sauvegarder leur habitat particulier (haie, bois mort, milieux ouverts, etc.) à large échelle (Franklin, 1993). Il ne s'agit donc plus seulement de tenter de maintenir des îlots de nature dans un état sauvage à l'abri des actions humaines, mais de mettre en œuvre une gestion complexe et diversifiée de l'ensemble de la nature ordinaire, afin de préserver la capacité évolutive des processus écologiques et des espèces qu'elle recèle (Larrère & Larrère, 1997). Cela implique de gérer la nature au sein même des habitats fortement marqués par les activités humaines (Figure 2). Un exemple de ce type d'approche peut être vu dans l'écologie de la réconciliation (Encadré 2).

Pour changer notre façon de gérer la nature ordinaire, encore faut-il être en mesure de connaître son état en temps réel, et de mesurer l'impact des différentes pressions humaines s'exerçant sur les espèces qui y vivent. Il apparaît donc indispensable de mettre en place des suivis de tout ou partie de ces espèces, en étudiant à intervalles réguliers l'état de certaines de leurs populations. La nécessité de tels programmes de suivi de la nature ordinaire à grande échelle et à long terme est d'ailleurs aujourd'hui largement admise (Pereira & Cooper, 2006). Toutefois la mise en place de suivis sur des zones, par définition très vastes, pose le problème du choix des espèces à suivre.

E. L'utilisation des espèces rares et leurs limites en tant qu'indicatrices

Jusqu'à récemment les espèces faisant l'objet de l'attention des biologistes de la conservation étaient essentiellement des espèces rares, généralement caractérisées par des aires de répartition restreintes, des populations de faible effectif, et des exigences souvent très strictes en termes d'habitat (Rabinowitz, 1981). Pour ces raisons, elles sont considérées comme les espèces les plus menacées d'extinction à court ou moyen terme (Dobson, Yu, & Smith, 1995; Gaston, 1994; Yu & Dobson, 2000). Par conséquent, ces espèces ont été la cible prioritaire des suivis et des actions de conservation (Franklin, 1993; Wiens, 2007), d'autant plus qu'elles sont aussi les plus nombreuses dans les écosystèmes (Fontaine et al., 2007; Gaston, 1994). S'il demeure indispensable de s'intéresser à ces espèces rares et de les protéger, leur utilisation en tant qu'indicatrices de l'état général des écosystèmes peut s'avérer trompeuse. Tous d'abord, ces espèces font souvent l'objet de mesures de protection et de plans de gestion ciblés, comme c'est fréquemment le cas d'espèces emblématiques («flagship species»). Il en résulte que l'état de leurs populations ne reflète plus nécessairement les pressions s'exerçant sur l'ensemble des autres espèces partageant leur biotope (Simberloff, 1998). Par ailleurs, les espèces rares, en raison de leurs faibles effectifs, sont d'avantage exposées que d'autres aux stochasticités environnementales et démographiques; leurs effectifs peuvent donc être soumis à des variations aléatoires. Au contraire, les espèces communes comptent par définition un plus grand nombre d'individus répartis sur de grandes surfaces, leurs variations d'abondance peuvent donc être plus facilement liées à une cause environnementale déterminée (Teyssède, 2004). Enfin, certaines espèces rares, qui ne sont

plus représentées que par de petites populations localisées, peuvent survivre sous forme de populations résiduelles en sursis. Ce phénomène, connu sous le nom de dette d'extinction (Tilman, May, Lehman, & Nowak, 1994), affecte couramment les organismes ayant une forte inertie vis-à-vis des variations environnementales, comme les plantes à long cycle de vie (Helm, Hansk, & Partel, 2006; Johansson et al., 2008; Piessens & Hermy, 2006), de sorte que l'état des populations de ces espèces ne peut être considéré comme un indicateur fiable de l'état actuel de leur environnement.

F. L'intérêt de l'utilisation des espèces communes dans le cadre de suivis

Comparées aux espèces rares, les espèces communes n'ont attiré que récemment l'attention des écologues. Néanmoins, un nombre croissant d'études souligne le rôle essentiel de ces espèces dans le fonctionnement des écosystèmes (Gaston & Fuller, 2008). Par exemple, la contribution des espèces communes aux patrons de richesse spatiale observés dans les communautés est de loin supérieure à celles des espèces plus rares (Lennon, Koleff, Greenwood, & Gaston, 2004; Pearman & Weber, 2007; Vazquez & Gaston, 2004). Les espèces communes constituent, par ailleurs, la plus grande partie de la biomasse des écosystèmes, et sont responsables de la majeure partie des services écosystémiques (Gaston & Fuller, 2008), de sorte que des variations d'abondance de quelques-unes de ces espèces peuvent avoir des conséquences importantes sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi une réduction, même minime, de l'abondance d'une espèce commune peut correspondre à une perte d'un très grand nombre d'individus dans les communautés. Lorsque ces espèces ont aussi de vastes aires de répartition (ce qui est souvent le cas), ce type de phénomène peut alors affecter de larges zones géographiques (Gaston et al., 2000). Paradoxalement, en raison de l'étendue de leur aire de répartition, les déclin (ou augmentations) des effectifs de ces espèces demeurent souvent inaperçus. Les espèces répandues peuvent en effet être victimes d'extinctions locales dans un territoire donné, sans pour autant disparaître de ce territoire, de sorte que la plupart des méthodes traditionnelles d'inventaire, qui ne prennent en compte que la présence des espèces dans une zone relativement grande (maille de quelques kilomètres de côté, commune) ne détecteront pas de changement d'occurrence de ces espèces (Leon-Cortes, Cowley, & Thomas, 1999).

À l'aide de méthodes de suivis adaptées, ou de données historiques fiables, plusieurs études ont démontré sans ambiguïté que les effectifs des espèces communes peuvent être soumis à des fluctuations d'abondance, et ce dans divers groupes taxonomiques : insectes (Conrad, Warren, Fox, Parsons, & Woiwoda, 2006), mammifères (Pergams & Nyberg, 2001), amphibiens (Carrier & Beebee, 2003), oiseaux (Julliard, Jiguet, & Couvet, 2004), poissons (Pauly et al., 2002) ou plantes (Smart et al., 2003; Smart et al., 2005). Dans un certain nombre de cas, les variations observées ont pu être liées à des actions humaines identifiées telles que la destruction d'habitats ou la surexploitation, montrant ainsi que la variation d'abondance des espèces communes peut être utilisée comme indicateur des pressions humaines sur les écosystèmes (Gaston & Fuller, 2007). Il est maintenant admis par beaucoup d'écologues que les variations d'abondance d'espèces à forts effectifs peuvent être considérées comme des réponses fiables aux variations de l'environnement, car ces espèces ne souffrent pas des biais évoqués pour les espèces rares ; les processus stochastiques qui les affectent peuvent ainsi être considérés comme négligeables. De plus, leur vaste répartition facilite les comparaisons de dynamiques entre sites subissant des pressions variées. Il devient ainsi possible d'en déduire les causes de déclin de la biodiversité afin d'être en mesure d'agir sur ses causes (Teyssède, 2004).

G. Quelle place pour la flore commune dans les suivis de biodiversité ?

À l'heure actuelle, les suivis ciblant spécifiquement les espèces communes, concernent essentiellement les vertébrés, en particulier les oiseaux. Plusieurs suivis, réalisés indépendamment sur les oiseaux communs de différents pays d'Europe, montrent des tendances similaires de baisse des effectifs de l'ordre de 10 à 15% au cours des 20 dernières années (Donald, Gree, & Heath, 2001; Julliard et al., 2004). Les résultats de tels suivis sont d'ores et déjà utilisés pour évaluer l'état des écosystèmes. Ainsi l'état des populations d'oiseaux communs est considéré comme un indicateur de développement durable par l'OCDE (OCDE, 2003).

Les plantes communes, malgré leur rôle clef au sein des écosystèmes, ont jusqu'à présent peu fait l'objet de suivis spécifiques, comparées à d'autres groupes. La plupart du temps les données disponibles pour la flore sont issues de données d'inventaires ponctuels.

Ces données, lorsqu'elles sont standardisées (Rich & Woodruff, 1992) — ce qui est rarement le cas — fournissent de précieux renseignements sur la répartition des plantes à un instant donné, mais ne peuvent fournir des indications fiables sur les variations d'abondance des plantes communes à moyen ou court terme. Ce n'est que récemment qu'ont été mis en place les premiers programmes de suivis de la flore commune en Suisse (Hintermann, Weber, Zangger, & Schmill, 2002) et au Royaume-Uni (Barr et al., 2003; Stewart, Preston, & Ellis, 2006), décrits dans l'Encadré 4. Il n'existe toutefois pas encore de programme opérationnel comparable en France.

H. Objectifs de la thèse

À l'origine de ce projet se trouve la volonté de l'UMR 5173 de mettre en œuvre un programme de suivi de la flore commune. La mise en place d'un suivi implique dans ses premiers stades une ou plusieurs études pilotes (Elzinga, Salzer, Willoughby, & Gibbs, 2001) à petite échelle¹. Cette thèse a été l'occasion de réfléchir à la mise en place d'un tel projet à l'échelle d'une région, l'Île-de-France, en collaboration avec le Conservatoire botanique national du Bassin parisien (CBNBP). L'objectif est double, ainsi que le présente ce manuscrit :

(1) Pouvoir apporter des éléments de méthodologie utiles pour un futur suivi de l'abondance des plantes communes à plus large échelle.

Dans le cadre de notre étude pilote en Île-de-France, nous avons été amené à mettre en place un suivi des communautés de plantes communes, en établissant plusieurs centaines de placettes d'observation fixes, dont l'emplacement a été tiré au sort sur l'ensemble de la région. Dans le **chapitre II**, nous passerons en revue la région d'étude ainsi que les méthodes d'échantillonnage retenues dans le cadre de ce suivi des plantes communes.

La mise en place de suivis de biodiversité à large échelle est fréquemment entravée par un certain nombre de contraintes, notamment le manque d'observateurs naturalistes qualifiés

¹ Dans l'ensemble de ce document les termes de petite et grande échelle seront considérés dans leur usage le plus répandu, c'est-à-dire contraire à leur sens premier. Une petite échelle désignera donc ici un facteur d'échelle élevé, c'est-à-dire une aire géographique peu étendue, tandis qu'une grande échelle désignera au contraire un facteur d'échelle élevé, soit une aire étendue.

(Noss, 1996). Depuis quelques années, l'idée a émergé d'utiliser des méthodes alternatives pour tenter de se passer de ces savoirs naturalistes (Beattie & Oliver, 1994). Dans le **chapitre III**, nous évaluerons l'intérêt d'une de ces méthodes, la parataxonomie, dans le cadre d'un suivi des plantes communes. Ceci nous amènera à discuter plus largement de problèmes méthodologiques sur les suivis de biodiversité.

(2) Comprendre comment les assemblages de plantes communes réagissent à différentes pressions humaines, afin d'évaluer dans quelle mesure le suivi de l'abondance de ces plantes pourrait être utilisé en tant qu'indicateur de biodiversité.

Lorsqu'on s'intéresse aux menaces pesant sur la biodiversité, il apparaît que l'homogénéisation biotique — qui peut être la conséquence de pressions humaines variées — en augmentant la similarité entre communautés, constitue aujourd'hui un phénomène particulièrement préoccupant (Olden, Poff, Douglas, Douglas, & Fausch, 2004). Nous avons donc cherché à savoir si un tel phénomène pouvait affecter les assemblages de plantes communes, et ce en prenant en compte aussi bien la diversité taxonomique que fonctionnelle de ces communautés. Cette question fait l'objet du **chapitre IV**, qui est subdivisé en deux parties :

- Dans un premier temps nous avons cherché à évaluer la méthode la plus appropriée pour quantifier la diversité fonctionnelle des espèces composant nos communautés. Cela nous a amené à comparer quelques méthodes permettant d'évaluer simplement la niche des espèces.
- Dans un second temps nous avons utilisé les relevés effectués dans le cadre du suivi des plantes communes, pour tester si l'occupation humaine pouvait induire une homogénéisation des communautés.

L'intensification agricole est fréquemment tenue pour une des causes majeures de perte de la biodiversité (Donald et al., 2001), cette érosion ayant été particulièrement marquée pour la flore sauvage (Jauzein, 2001). Au cours du **chapitre V** nous avons cherché à quantifier l'impact de différentes pratiques agricoles sur l'abondance des plantes communes, à l'échelle de la parcelle agricole.

II. Matériel et méthodes: Comment suivre les communautés de plantes communes ? Territoire d'étude et protocoles utilisés.

*« Je lisais. Que lisais-je ? Oh ! le vieux livre austère
Le poème éternel ! — La Bible ? — Non, la terre.
(...)
J'épelle les buissons, les brins d'herbes, les sources ;
Et je n'ai pas besoin d'emporter dans les courses
Mon livre sous mon bras, car je l'ai sous mes pieds.
Je m'en vais devant moi dans les lieux non frayés,
Et j'étudie à fond le texte, et je me penche,
Cherchant à déchiffrer la corolle et la branche.
Donc, courbé, — c'est ainsi qu'en marchant je traduis
La lumière en idée, en syllabes les bruits, —
J'étais en train de lire un champ, page fleurie.
Je fus interrompu dans cette rêverie... »*

Victor Hugo, Les Contemplations,
Les luttes et les rêves VIII (1843)

A. Les suivis de la biodiversité

1. Généralités

Au vu de ce qui a été dit au chapitre précédent, il apparaît primordial de disposer d'outils permettant de mesurer et de suivre l'état de la biodiversité (Stork, Samways, & Eeley, 1996). C'est le rôle des programmes que nous désignerons sous les termes de **monitorings** ou de **suivis** dans la suite de ce document (Encadré 3). L'idée de suivre la biodiversité n'est pas nouvelle. Ainsi, le suivi des oiseaux nicheurs nord-américains date des années 1960 (Peterjohn, Sauer, & Link, 1996). Toutefois, ce n'est que récemment qu'a été soulignée la nécessité de disposer de monitorings de la biodiversité à grande échelle, sur une large variété de groupes taxonomiques (Pereira & Cooper, 2006). Cette prise de conscience fait suite, notamment, aux engagements des 190 pays ayant ratifié la convention sur la diversité biologique (UNEP, 1992) de freiner l'érosion de leur biodiversité de manière significative d'ici 2010 (UNEP, 2002a). Des monitorings environnementaux à large échelle constituent alors les seuls instruments capables de mesurer les progrès réels accomplis vers cet objectif ambitieux (Balmford, Green, & Jenkins, 2003).

Les programmes de suivis des communautés végétales à large échelle sont encore rares, aussi les évolutions temporelles habituellement inférées pour ces communautés sont-elles souvent établies à partir des seules données disponibles à l'heure actuelle, constitués par l'ensemble des données naturalistes. Ces données comprennent essentiellement des données historiques (herbier) et des données d'inventaires (carte de répartition et atlas).

a) Utilité des données historiques

Les parts d'herbiers anciens, lorsqu'elles sont accompagnées des renseignements suffisants, peuvent témoigner de disparitions locales de populations, ou même de disparitions d'espèces à l'échelle d'une région. C'est ainsi que des cas de disparition d'espèces ont pu être documentées dans la région parisienne, suite à la destruction de leur habitat par l'urbanisation ou l'agriculture, tels que *Botrychium matricariifolium* (Retz.) A. Braun ex Koch présent dans le Val d'Oise au XIX^{ème} siècle (Lebrun, 1962), ou *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó présente en Seine-et-Marne jusqu'au milieu du XX^{ème} siècle (Virot, 1950).

Encadré 3 : Inventaire, suivi, monitoring : quelques définitions.

Un **inventaire** est défini par l'action de répertorier, quantifier et cartographier des entités pouvant aller du gène au paysage (Bawa & Menon, 1997)

Le **suivi** implique la notion supplémentaire de surveillance; il consiste à pratiquer des observations, des mesures et des analyses, de manière standardisée et répétée dans le temps et l'espace, afin d'évaluer les changements affectant les espèces vivantes (distribution, abondance, etc.) ou des paramètres environnementaux (composition chimique de l'eau, de l'atmosphère, etc.).

Le **monitoring**, terme anglais, utilisé dans les sciences de l'environnement, est souvent employé pour désigner des programmes de suivi à long terme. (Wildi, Feldmeyer-Christe, Ghosh, & Zimmermann, 2004) — le long terme étant entendu relativement à la durée habituelle des projets (et des équipes) de recherche. Ce type de projet nécessite alors de disposer d'un protocole facile à mettre en œuvre — afin de garantir sa pérennité dans le temps — tout en s'affranchissant au maximum des sources de variabilité pouvant induire un manque de reproductibilité. Les protocoles que nous décrivons dans cette partie ont été pensés dans l'optique de monitoring à long terme impliquant de telles méthodes simples à mettre en œuvre. Dans la suite de ce manuscrit nous emploieront indifféremment les termes de suivi et de monitoring pour désigner ce type de projet.

Le monitoring peut être utilisé dans plusieurs buts (Marsh & Trenham, in press) :

(1) mesurer les progrès accomplis vers un objectif chiffré, tel que la réduction d'une pollution en dessous d'un seuil donné (Quednow & Püttmann, 2007) ou l'efficacité de plans de conservation pour des espèces menacées (Campbell et al., 2002; Stem, Margoluis, Salafsky, & Brown, 2005).

(2) collecter des informations sur un groupe taxonomique afin de détecter les tendances (positives ou négatives) affectant ses populations. C'est une autre approche — largement employée dans les suivis de biodiversité — qui n'est pas nécessairement mis en place dans l'optique de mesurer une progression vers un objectif donné, mais davantage en tant que système d'alarme préventif, on parlera alors plutôt de **veille écologique** (ou surveillance écologique). Un exemple de ce type d'approche peut être vu dans le système de surveillance destiné à prévenir la trop grande prolifération d'espèces allochtones (Rooney, 2004). Ces dispositifs de surveillance permettent la détection de changements à des stades précoces, alors que la mise en place de solutions pour y remédier est encore possible à moindre coût (Henderson, Comiskey, Dallmeier, & Alonso, 2001).

b) Utilité et limites des données d'inventaires²

Les données d'inventaires, quant à elles, sont souvent les seules données disponibles à l'heure actuelle pour évaluer les changements de diversité végétale d'une région. Ce type de données fournit de précieux renseignements sur la chorologie des espèces, la richesse d'une région, et sur l'évolution de ces paramètres. C'est ainsi que la publication périodique d'atlas de répartition au Royaume-Uni (BSBI Monitoring Scheme) a d'ores et déjà permis d'observer des changements dans la flore à l'échelle du demi-siècle ; ainsi, les plantes typiques des prairies, des milieux agricoles, et des habitats aquatiques, tendent à voir leur aire de répartition se réduire, tandis que dans le même temps, des plantes introduites sont en pleine expansion (Rich & Woodruff, 1996). Par ailleurs, un déclin des plantes d'affinité nordique et une expansion d'espèces méditerranéennes ont pu être détectés (Preston, Pearman, & Dines, 2002b). Ce type de phénomène a également pu être montré par des inventaires menés dans d'autres régions. Une expansion récente d'espèces méditerranéennes a ainsi été mise en évidence dans le Bassin parisien, avec des espèces telles que *Andryala integrifolia* L., *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf., *Sporobolus indicus* (L.) R.Br. ou encore *Scolymus hispanicus* L.

Les inventaires apparaissent donc comme des éléments de base dans le cadre de tout suivi de la biodiversité. Toutefois, ils présentent aussi un certain nombre de limites dans leur intérêt. En premier lieu, il est souvent reproché un manque de standardisation aux méthodes d'inventaires. Ainsi, estimer un changement de fréquence des espèces au cours du temps, comme cela a été fait au Royaume-Uni, implique des prises de données homogènes d'un inventaire à l'autre, ce qui est rarement le cas et entraîne de nombreux biais et sources de variabilités (Hortal, Lobo, & Jimenez-Valverde, 2007). On peut citer notamment :

(1) Une pression d'échantillonnage inégale sur le territoire d'étude (Hortal, Jimenez-Valverde, Gomez, Lobo, & Baselga, in press; Rich, 1998; Rich & Smith, 1996), ou au cours du temps (Rich, 2006). Ainsi, les zones les plus proches des villes, ou des centres universitaires, sont généralement répertoriées comme les plus riches au niveau floristique. Un tel patron est souvent purement artificiel et s'explique par une prospection plus intense par les botanistes, plus nombreux dans ces secteurs (Moerman & Estabrook, 2006).

² Nous distinguons les données d'inventaires des données historiques pour des raisons de clarté. Les données historiques étant entendues dans le sens des données disponible ponctuellement pour la présence d'une espèce en un lieu donné plusieurs décennies ou siècles auparavant. Les données d'inventaires désignent, quant à elles, les données issues de campagnes d'inventaires visant à collecter des données de présences pour un grand nombre d'espèces, à large ou moyenne échelle. Il est toutefois évident que les données historiques peuvent résulter d'anciens inventaires.

(2) Une hétérogénéité dans les méthodes employées et les compétences entre botanistes. Ainsi pour obtenir des données comparables entre différents secteurs, il est indispensable que chaque botaniste pratique le même nombre de relevés dans chacun de ces secteurs, avec des surfaces d'inventaires similaires (Rich & Woodruff, 1992). Par ailleurs, il a pu être montré, dans de nombreux cas, qu'une grande partie des différences dans la composition floristique observée entre inventaires était attribuable aux différences de compétences entre observateurs (Camaret, Bourjot, & Dobremez, 2004; Oredsson, 2000; Rich & Smith, 1996). Cette variabilité inter-observateurs peut être à l'origine d'erreurs d'interprétation, en générant notamment des phénomènes de pseudo-turnover (Rich & Woodruff, 1992).

La présence récurrente de biais dans les inventaires floristiques peut s'expliquer par le fait que les naturalistes effectuant ces inventaires ont pour but d'observer le plus grand nombre d'espèces possible sur de vastes territoires, le tout avec des moyens souvent très réduits, ce qui occasionne une pression d'échantillonnage très inégalement répartie entre milieux. Rappelons que beaucoup de botanistes menant à bien des inventaires sont des naturalistes bénévoles, et que la seule chorologie disponible à l'heure actuelle, pour l'ensemble du territoire métropolitain est le fruit d'un travail associatif (projet chorodep : <http://wiki.tela-botanica.org/chorodep>). Du fait de la grande diversité des compétences de ces amateurs, on comprend l'hétérogénéité des données récoltées.

Malgré les critiques formulées à l'égard de ces méthodes, il ne s'agit pas de remettre en cause leur utilité. Le fait que les données d'inventaires soient exposées à des sources de variabilité nombreuses n'en altère pas complètement la valeur. Il est simplement nécessaire d'en tenir compte lors de l'interprétation des données. Nous entendons ainsi montrer que les inventaires sont un instrument de suivi nécessaire mais non suffisant dans le cadre d'un suivi de la diversité végétale.

Encadré 4 : Exemples d'autres suivis s'intéressant aux plantes communes

Jusqu'à une période récente, les seules données disponibles sur l'évolution de l'abondance des plantes communes étaient générées par des programmes qui n'avaient pas comme objectif premier de s'intéresser à la biodiversité :

- C'est le cas des inventaires forestiers nationaux, dont le but initial était de suivre l'état des ressources sylvatiques pour des raisons économiques (IFN, 1985), ou du programme paneuropéen ICP Forests (représenté en France par le réseau RENECOFOR) qui cherche avant tout à évaluer l'effet de diverses pollutions sur le couvert végétal forestier (Grandin, 2004). Ce type de données a néanmoins pu être utilisé indirectement dans le cadre de suivis de la diversité végétale (Gosselin & Laroussinie, 2004).
- Un autre exemple est constitué par les suivis d'adventices des cultures à large échelle menés par les services régionaux de protection des végétaux, qui, bien qu'ayant comme finalité le contrôle de la qualité des désherbages, a pu fournir des données sur l'évolution des principales espèces d'adventices du territoire (Fried, Bombarde, Delos, Casquez, & Reboud, 2005).

Si ces programmes ont eu le mérite de générer des données standardisées sur de longues séries temporelles, ils restent toutefois circonscrits à des milieux particuliers, et ne sont pas toujours optimisés pour détecter des variations d'abondance d'espèces. Pour cette raison, plusieurs observatoires quantitatifs de la biodiversité ont été mis en place dans certains pays européens. Nous pouvons citer deux exemples de suivis nationaux :

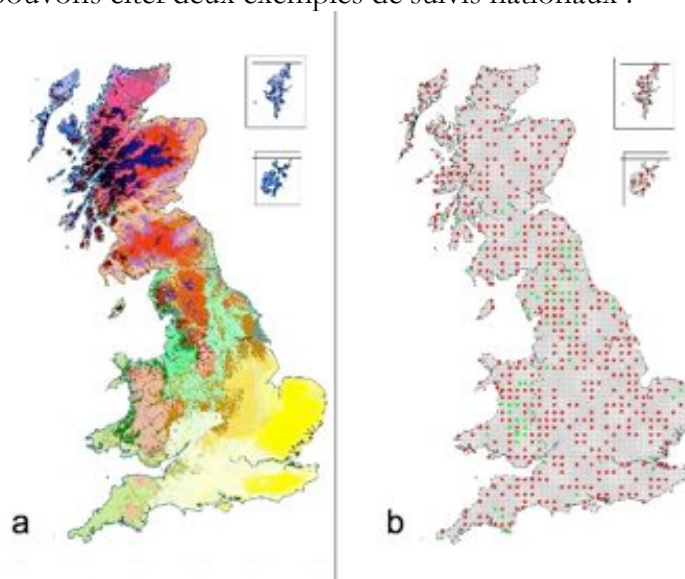


Figure 3 : Dispositif d'échantillonnage du BCS montrant (a) la stratification en 32 classes et (b) les mailles tirées au sort dans chacune de ces classes (les points verts représentent les mailles ajoutées lors de la campagne de 2000. Tiré de Barr et al. (2003).

Le British Countryside Survey (Firbank et al., 2003) est un programme national de suivi de la nature ordinaire, mis en place dès 1978 au Royaume-Uni, qui s'intéresse à plusieurs groupes taxonomiques, dont les plantes. Son principe est basé sur un échantillonnage stratifié (Figure 3) ; 32 classes d'occupation du sol ont été retenues, au sein desquelles a été tiré au sort un nombre de mailles (carrés d'1 km²), proportionnel à la surface occupée par chaque classe. Chaque maille a ensuite été échantillonnée grâce à... (suite page suivante)

2. L'intérêt des suivis quantitatifs des espèces communes

Une limite à l'utilisation des inventaires en tant qu'outils exclusifs de suivis, est l'absence d'informations sur l'abondance des espèces à l'échelle d'un territoire. Les inventaires sont avant tout conçus pour obtenir des informations qualitatives sur la biodiversité d'une région. Ainsi, même lorsqu'ils répondent à des critères de standardisation élevés, ils ne peuvent fournir des informations que sur la présence d'une espèce dans un secteur donné (même si l'abondance locale est renseignée), le grain de l'information obtenue étant variable selon la taille de la région d'étude. Ainsi, des atlas nationaux auront tendance à employer un maillage de taille importante (100 km² pour l'atlas du Royaume-Uni (Preston et al., 2002b)) tandis que des atlas régionaux ou départementaux pourront se permettre un grain plus fin ; 25 km² pour l'atlas de la région Auvergne (Antonetti, Brugel, Kessler, Barbe, & Tort, 2006), ou encore 1 km² pour celui des Hauts-de-Seine (Muratet, 2006). Dans tous ces cas, des changements affectant une espèce, comme une baisse de ses effectifs en réponse à une modification de l'environnement, ne pourront être détectés qu'une fois que l'espèce aura commencé à disparaître de plusieurs unités d'échantillonnage. Or, avant d'en arriver à ce stade, une espèce passe nécessairement par une phase où ses populations subissent des extinctions locales. Cette phase, qui peut être longue, passera inaperçue avec des inventaires qui continueront à répertorier des populations de cette espèce dans leurs unités d'échantillonnage (Leon-Cortes et al., 1999; Preston, 2003).

Ainsi a émergé l'idée de coupler les inventaires à des observatoires quantitatifs de la biodiversité, afin de détecter les fluctuations d'abondance de certaines espèces. De tels observatoires ont d'ores et déjà été mis en place dans certains pays (Encadré 4), ils fonctionnent sur le principe suivant : Des placettes d'observation permanentes de surface relativement faible sont tirées au sort à travers le territoire d'étude. L'ensemble des espèces se trouvant dans ces placettes est alors relevé périodiquement. Le fait d'utiliser de nombreux petits relevés dispersés, par rapport à une plus grande surface d'inventaire d'un seul bloc, présente plusieurs avantages :

(1) Cela permet d'évaluer simplement l'abondance d'une espèce dans une région, en comptabilisant le nombre de placettes dans lesquelles elle est présente.

Encadré 4 (suite)

des placettes permanentes dont la taille (de 4 m² à 200 m²) et la localisation sont fonction des différents types de milieux se trouvant dans la maille. Grâce aux campagnes de terrain régulièrement effectuées depuis 20 ans (la dernière en 2007), des changements ont déjà pu être observés. Il a ainsi été montré une raréfaction des plantes stress-tolérantes et une extension des plantes généralistes, suite à une eutrophisation généralisée des milieux (Smart et al., 2005).

Le Monitoring de la biodiversité Suisse (MBD) (Weber, Hintermann, & Zangger, 2004) est un programme de suivi lancé en 1995 par l'office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage. Une partie de ce dispositif s'est fixé comme objectif l'obtention d'indicateurs d'état sur les espèces de plantes communes. La stratégie d'échantillonnage correspond à un dispositif systématique qui peut se décomposer en deux réseaux emboîtés. (1) Un premier réseau est constitué d'un ensemble de 1600 placettes fixes de 10 m² réparties régulièrement sur l'ensemble du territoire (Figure 4a) dans lesquelles l'ensemble des plantes sont relevées. Afin de prendre en compte les plantes répandues sans être forcément abondantes (par exemple les plantes vivant dans des écotones) un deuxième dispositif consiste en un ensemble de 520 mailles d'1 km² disposées selon un maillage plus lâche que précédemment (Figure 4b). Un transect de 2,5 km est alors réalisé dans chaque maille le long duquel toutes les plantes vasculaires sont notées. La première phase de collecte du terrain du MBD s'étant achevée en 2005 il n'a pas encore généré de résultats.

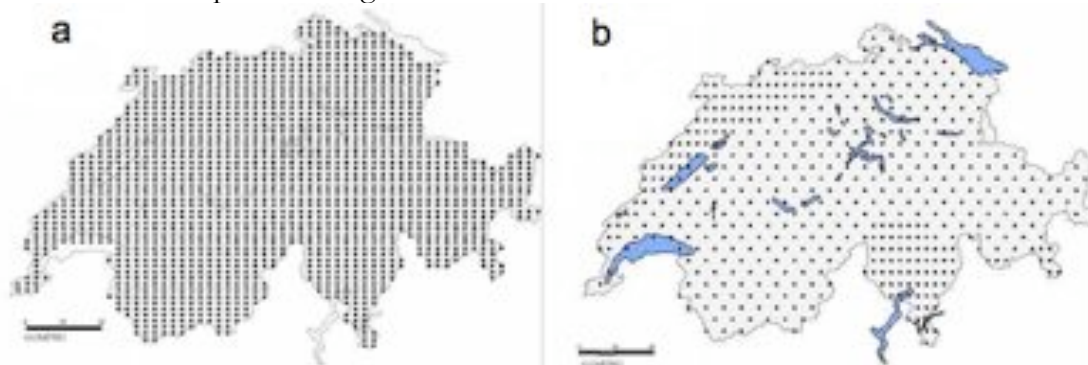


Figure 4 : Dispositif d'échantillonnage du MBD montrant ; (a) les 1600 placettes de 10 m² réparties régulièrement sur l'ensemble du territoire, (b) les 520 mailles d'1 km² à l'intérieur desquelles est effectué un transect de 2,5 km. Tiré de Hintermann et al. (2002).

(2) Ce type de dispositif est plus à même de détecter des extinctions locales d'espèces qui passeraient inaperçues à plus large échelle. De plus, on peut raisonnablement postuler qu'une espèce qui n'est plus retrouvée sur une petite surface où elle avait été observée auparavant a réellement disparu de cette surface. Être sûr qu'une espèce a disparu d'une zone de grande taille (de l'ordre d'un hectare ou plus) est beaucoup plus difficile (Walker, 2003).

(3) Enfin, le fait de mener des inventaires sur de petites surfaces est souvent considéré comme un moyen de limiter certains biais, en assurant une homogénéité de la pression d'échantillonnage sur l'ensemble de la surface à inventorier. Ainsi les petits relevés sont souvent considérés comme un moyen de prospecter plus efficacement la zone d'inventaire et de manquer moins d'espèces que dans un plus grand relevé (Hintermann et al., 2002). Une étude récente remet toutefois en cause cet argument (Archaux, Bergès, & Chevalier, 2007).

Afin de disposer d'informations fiables sur les fluctuations d'effectifs d'une espèce donnée, il est nécessaire que cette espèce se trouve dans un nombre important de relevés. C'est pourquoi les suivis quantitatifs de la biodiversité n'ont vocation qu'à suivre l'abondance des espèces les plus communes du territoire étudié. Bien que limitée en nombre d'espèces, cette fraction d'espèces communes joue un rôle essentiel dans les écosystèmes, comme nous l'avons déjà évoqué dans le chapitre précédent. Dans le cadre de monitorings de la biodiversité, les suivis quantitatifs d'espèces communes sont donc des outils essentiels, complétant utilement les inventaires floristiques et les suivis d'espèces emblématiques, qui permettent eux d'obtenir des informations sur les espèces plus rares.

Dans la suite de ce chapitre, nous allons décrire les deux observatoires quantitatifs de la flore que nous avons mis en place. Dans les deux cas, les protocoles retenus ont été choisis afin de satisfaire à des critères de standardisation scientifique, tout en restant simples à mettre en œuvre. La mise en pratique de ces protocoles a été faite dans la région Île-de-France, qui fait l'objet d'une description dans la section suivante.

B. Présentation du territoire d'étude

L'ensemble de la collecte des données a été effectué dans la région Île-de-France. Nous allons évoquer quelques caractéristiques de ce territoire afin de comprendre certaines de ses particularités et son intérêt en tant que région d'étude.

1. Géographie

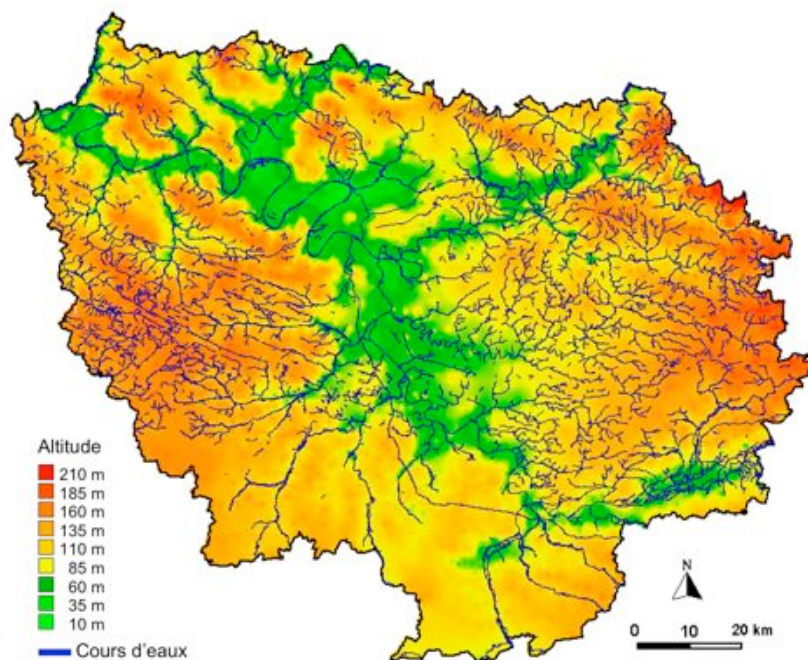


Figure 5 : Topographie de l'Île-de-France. Réalisé avec les données de l'IAURIF (2003).

La région Île-de-France est constituée de huit départements, comprenant Paris, et de 1281 communes, pour une surface totale de 12072 Km². Par sa position géographique, l'Île-de-France se situe à la croisée des différentes influences climatiques présentes dans le bassin Parisien. L'ouest de la région (Vexin et Rambouillet) est plutôt sous l'influence directe du climat atlantique tandis que le sud (Fontainebleau et sud Essonne) est soumis à des conditions plus méridionales, enfin l'extrême est (Bassé) se trouve exposé à des conditions davantage continentales (Nascimento & Acerbi, 2003). Malgré ces variantes régionales, le climat de la région peut être qualifié de tempéré océanique avec des précipitations annuelles de 570 mm en moyenne, et des températures moyennes de 12°C. Les plus hautes températures sont habituellement atteintes en juillet, avec une moyenne de 20,5°C, tandis que

les températures les plus basses sont généralement enregistrées au mois de janvier, avec une moyenne de 2,5°C (données mesurées sur la période de 2004 à 2006 par Météo France).

Le territoire a été marqué par une importante érosion fluviale, de sorte que l'on peut distinguer un relief comportant plateaux, terrasses alluviales et vallées (Figure 5). Le tout reste toutefois relativement modeste avec une altitude variant entre 11 m et 217 m.

2. Répartition humaine et occupation du sol

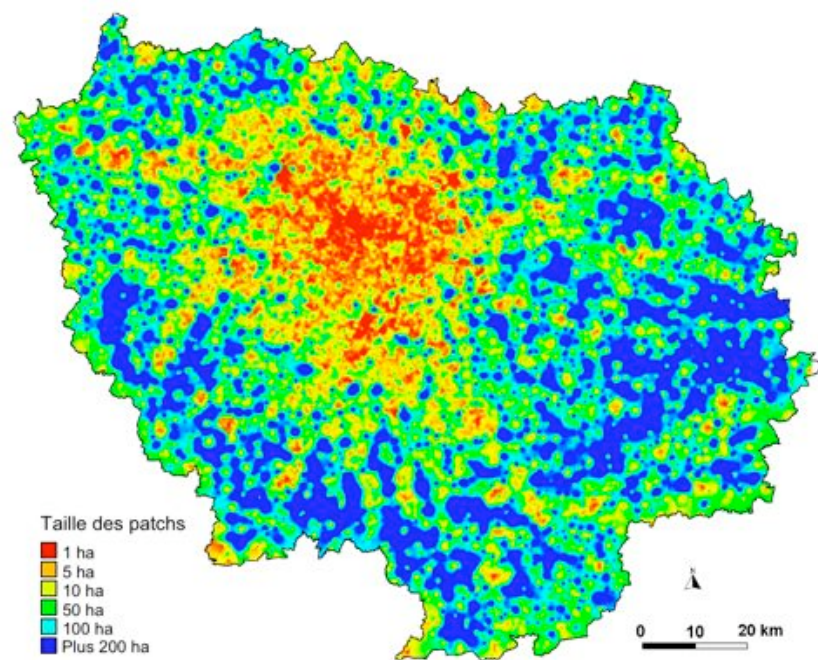


Figure 6 : Carte d'interpolation montrant la fragmentation de l'espace induite par le réseau routier. Réalisé avec les données de l'IAURIF (2003).

Bien que de faible surface par rapport aux autres régions françaises, l'Île-de-France est de loin la plus peuplée avec près de 11 millions d'habitants, soit 19% de la population française. La densité moyenne y est dix fois supérieure à la moyenne nationale avec 922 habitants/km². La population se répartit essentiellement dans la petite couronne et l'agglomération parisienne où la densité atteint 20437 habitants/km². Cette répartition de la population permet de comprendre l'occupation du sol (Figure 7) qui se structure suivant des couronnes concentriques autour de Paris.

En partant du centre, on trouve une forte concentration d'habitats collectifs. Aux alentours, dans la petite couronne, apparaît un tissu d'habitats individuels dense. Au-delà, entre 10 et 30 km de Paris se trouve une « ceinture verte » composée d'un mélange d'espaces ruraux et d'habitats comprenant notamment la plupart des villes nouvelles. Enfin, ces

différentes couronnes sont entourées par une large zone rurale (Nascimento & Acerbi, 2003). L'ensemble est innervé par une infrastructure routière et ferroviaire dont le développement s'est fait de façon concentrique autour de la capitale, et radiale selon les grands axes d'extension de l'agglomération. Il en résulte un réseau routier deux fois plus dense (3,1 km/km²) que la moyenne du territoire (1,6 km/km²). Ce réseau a pour conséquence directe un haut degré de fragmentation du territoire francilien (Figure 6). Ainsi, la taille moyenne des surfaces forestières d'un seul tenant est à peine de 12 ha. De même, seuls deux espaces agroforestiers dépassent les 5000 ha d'un seul tenant.

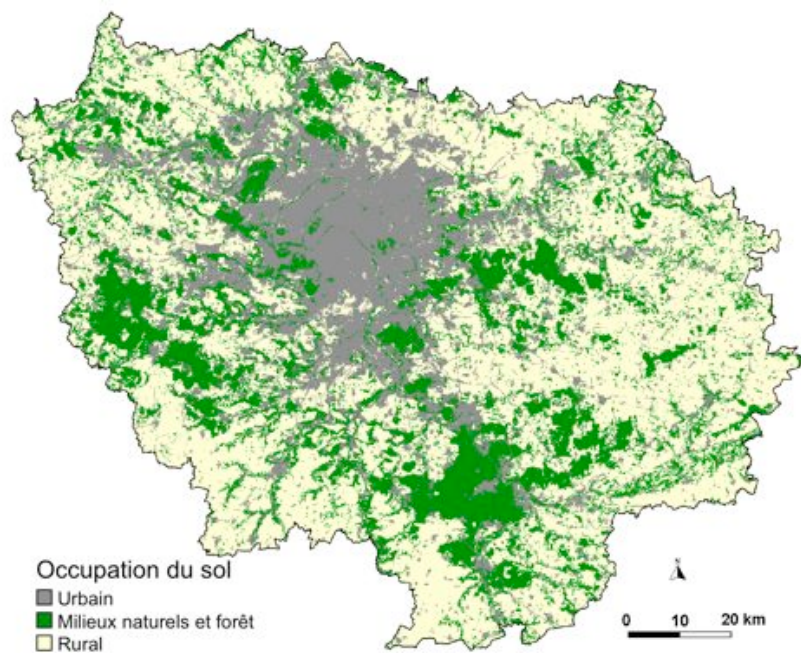


Figure 7 : Carte du mode d'occupation des sols de la région en 2003. Réalisé avec les données de l'IAURIF (2003)

Lorsque l'on s'intéresse aux différentes catégories d'occupation du sol (Figure 7), l'espace rural occupe plus de la moitié de la région (54,8%), tandis que les forêts en couvrent un peu moins d'un quart (23%). L'ensemble des milieux naturels non boisés (zones humides, prairies, etc.) n'occupe qu'une portion congrue du territoire (moins de 2%). Les zones artificielles (habitations, chantiers, transports, etc.), quant à elles, couvrent 20,7% de la région.

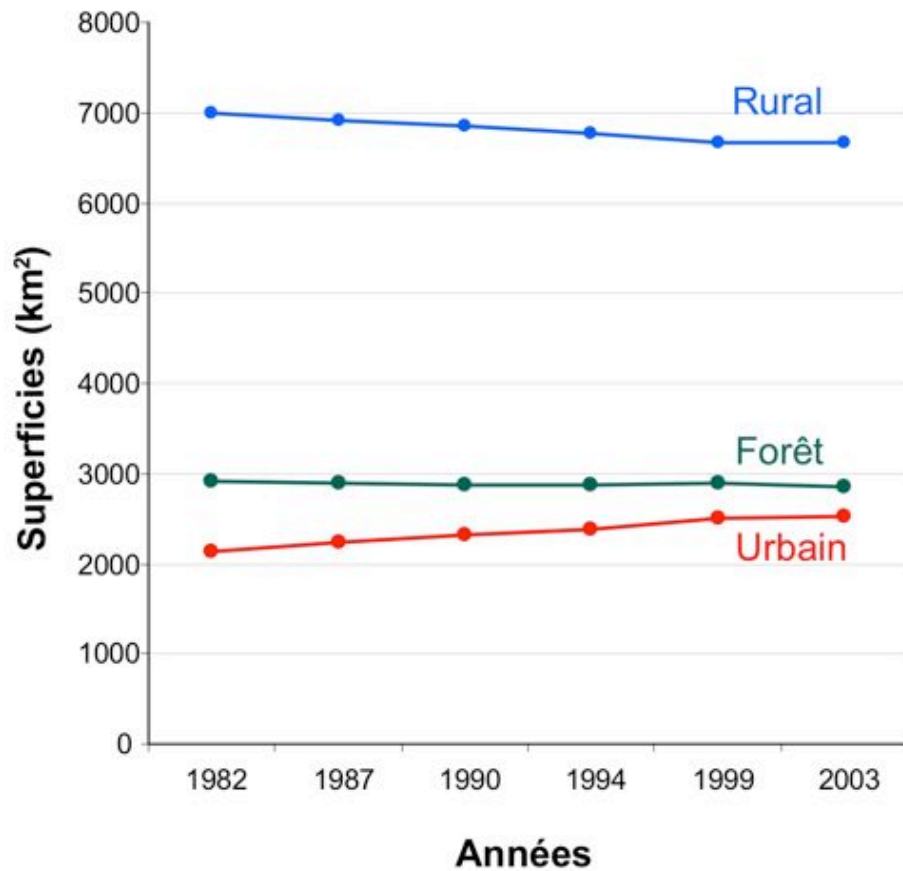


Figure 8 : Evolution du mode d'occupation des sols en Île-de-France au cours des 20 dernières années. Les trois catégories correspondent aux même que celles de la Figure 7. Calculé d'après les données de l'IAURIF

L'analyse de l'évolution de l'occupation du sol au cours des 20 dernières années (Figure 8) nous montre que ces zones artificielles sont en constante augmentation et gagnent du terrain sur l'espace rural. Ce phénomène s'explique par l'urbanisation galopante à l'origine du mitage des zones agricoles : 334 km² de terrains agricoles ont ainsi été perdus au cours des 20 dernières années au profit de l'urbanisation ; une surface équivalente à Paris et la Seine-Saint-Denis réunis.

3. Intérêt en tant que modèle d'étude

Au vu des caractéristiques décrites précédemment, le territoire francilien apparaît donc comme un bon modèle de région fortement anthropisée. Deux types de pressions anthropiques apparaissent prépondérantes dans cette région :

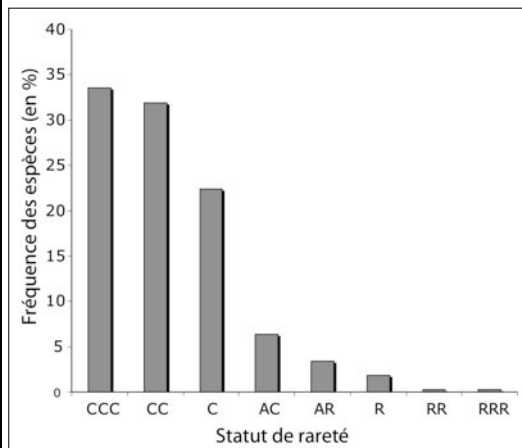
(1) Les pressions directes engendrées par l'occupation humaine : elles se traduisent par une artificialisation et une fragmentation du milieu, corrélées au gradient de densité humaine.

(2) L'impact de l'agriculture : Les espaces ruraux, qui occupent la moitié du territoire, sont constitués essentiellement de cultures intensives, avec des régions extrêmement productives telles la Beauce et la Brie qui possèdent les plus forts rendements européens, notamment pour la production de blé.

Les protocoles d'échantillonnage décrits dans la partie suivante ont servi à quantifier l'impact de ces deux pressions humaines sur les communautés de plantes communes.

Encadré 5 : Bilan des données collectées

Ce protocole a été mis en place en Île-de-France au cours de l'année 2006 sur la base d'une étude pilote effectuée en 2005. Les données collectées en 2006 ont été utilisées dans l'étude présentée au chapitre IV. Ce protocole correspond également à celui diffusé dans la première version d'une plaquette de présentation du suivi des plantes communes transmise à



quelques botanistes volontaires pour qu'ils en testent la faisabilité dans d'autres régions (protocole « Vigie-Plantes » voir annexe 1). À l'issue de la campagne de 2006, 369 espèces de plantes vasculaires ont été échantillonnées sur un total de 1730 espèces présentes en Île-de-France, soit un cinquième des espèces du territoire d'étude, avec une moyenne de 7,2 espèces par placette. Comme attendu, l'immense majorité de ces espèces sont considérées comme banales, très communes, ou communes (Figure 9) en suivant la classification établie par le CBN du bassin Parisien (CBNBP, 2003).

Figure 9 : Fréquence des espèces par degré de rareté : CCC=banales ; CC=très communes ; C=communes ; AC=assez communes ; AR=assez rares ; R=rares ; RR=très rares ; RRR=exceptionnelles.

Nous pouvons toutefois noter la présence de quelques espèces considérées comme rares à divers degrés. Une espèce très rare (*Scilla autumnalis* L.), et une autre considérée comme exceptionnelle (*Lepidium heterophyllum* Benth.) ont ainsi été trouvées sur une même placette. Par ailleurs, sept espèces considérées comme rares ont également été rencontrées, toutes dans plusieurs placettes. La plupart de ces espèces sont typiques des milieux agricoles



tels que *Ammi majus* L., *Veronica opaca* Fr., *Sinapis alba* L., *Amaranthus blitoides* S.Watson (Figure 10) et *Rhinanthus alectorolophus* (Scop.) Pollich.. Le fait d'avoir trouvé ces espèces plusieurs fois avec notre méthode d'échantillonnage ponctuelle peut nous amener à penser que leur statut de rareté a sans doute été surestimé, du fait que les milieux agricoles ne sont probablement pas aussi intensément prospectés par les botanistes que d'autres jugés plus attractifs.

Figure 10 : Originaire d'Amérique de Nord, *Amaranthus blitoides* S.Watson est une espèce adventice des champs cultivés récemment naturalisée. Bien que considérée comme rare, elle a été trouvée dans 5 mailles au cours de notre échantillonnage. Photographie de l'auteur.

C. Suivi de la flore à large échelle

Le protocole choisi s'est fixé comme double objectif de mesurer l'effet de l'occupation humaine sur l'abondance des principales espèces de plantes communes de la région, tout en restant assez simple et léger afin d'être généralisable rapidement à d'autres zones géographiques, dans le cadre d'un suivi des plantes communes à plus large échelle (protocole Vigie-Plantes, annexe VIII.A). Le protocole suit une méthode d'échantillonnage en deux temps (« two-stage sampling scheme »).

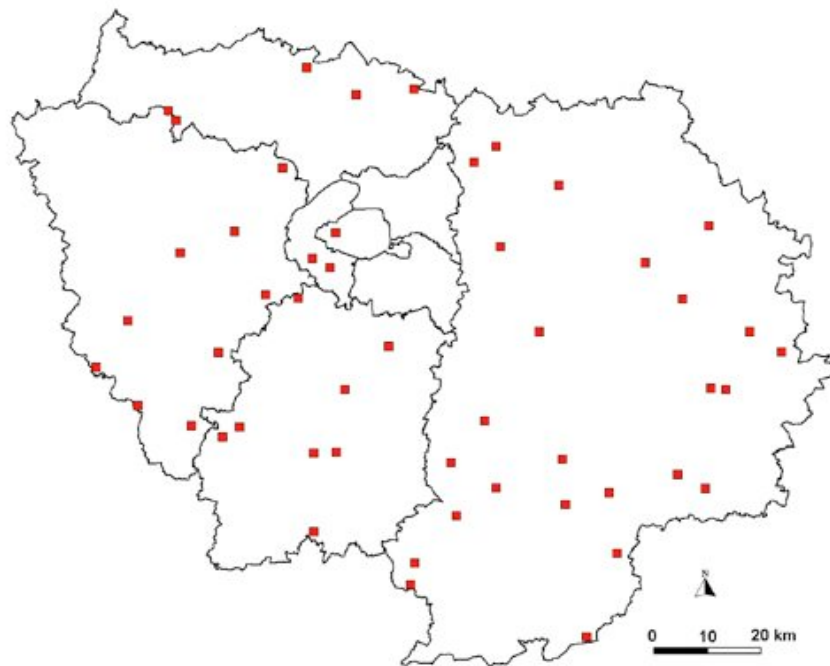


Figure 11 : Localisation des 50 mailles tirées au sort.

(1) Dans un premier temps, 50 mailles de 1 km² ont été tirées au sort de manière aléatoire dans la région (Figure 11). Le tirage au sort permet d'avoir des données représentatives du territoire afin de pouvoir les extrapoler aux secteurs non échantillonnés. La taille des mailles correspond à celle en vigueur dans nombre de programmes de monitorings (Fedoroff, Ponge, Dubs, Fernandez-Gonzalez, & Lavelle, 2005; Haines-Young et al., 2003; Weber et al., 2004), l'échelle de 1 km² étant généralement considérée comme suffisante pour prendre en compte une part significative de la diversité paysagère (Hintermann et al., 2002).

(2) La maille de 1 km² est ensuite échantillonnée selon un dispositif systématique. Des placettes fixes sont disposées selon une configuration pré-établie par une grille (Figure 12),

Encadré 6 : Répétabilité du protocole employé

Ce protocole a été élaboré dans le souci de servir de base à un suivi à plus large échelle dans le cadre du réseau d'observatoires Vigie-Nature (<http://www2.mnhn.fr/vigie-nature/>). Pour cette raison, nous nous sommes fixé comme objectif, dès le départ, d'utiliser un protocole simple et peu coûteux à mettre en œuvre. Une trop grande complexité, ou un coût trop élevé sont en effet des causes couramment avancées d'échec de monitorings, qui doivent être pensés dès l'origine comme des dispositifs pérennes (Elzinga et al., 2001). Cette simplicité ne doit toutefois pas être exigée aux dépens de la robustesse du protocole. Tout programme de suivis à long terme doit en effet permettre d'obtenir des données comparables — même lorsque la collecte de celles-ci est entrecoupée par des intervalles de temps non négligeables — afin d'être à même de détecter des variations dans la composition en espèces des placettes inventoriées, avec le minimum de bruit de fond possible. Il faut ainsi pouvoir quantifier, prendre en compte, et réduire autant que possible les multiples biais dont peut souffrir un protocole (Plattner, Birrer, & Weber, 2004; Yoccoz, Nichols, & Boulinier, 2001). Une étape nécessaire pour y parvenir est d'évaluer sa robustesse *via* les critères de reproductibilité (c'est-à-dire variabilité réduite entre observateurs) et de répétabilité (c'est-à-dire variabilité réduite entre relevés pour un même observateur).

Dans notre étude, la reproductibilité du protocole n'a pu être évaluée, car un seul et même observateur a collecté l'ensemble des données de terrains (afin précisément d'éliminer tout effet observateur des données). Nous avons toutefois pu évaluer la répétabilité du protocole en comparant les relevés effectués sur 211 placettes de 10 m² inventoriées à la fois en 2005 et en 2006. Il n'est pas rare que les tests effectués pour tester ce type de paramètres, ne soient basés que sur des comparaisons de richesse entre relevés (Plattner et al., 2004). Ce type de démarche, bien que nécessaire, ne peut être considéré comme suffisant; ainsi, des remplacements d'espèces au cours du temps, ou des erreurs d'identification, peuvent passer inaperçues si les relevés gardent globalement la même richesse. Dans un premier temps, nous avons donc utilisé une analyse procustéenne et un test de Mantel pour vérifier que les relevés effectués en 2005 et 2006 ne comportaient pas de différences significatives dans leur composition floristique. Les tests de Mantel ($P < 0,01$; $r^2 = 0,94$) et de Procuste ($P < 0,01$; $r^2 = 0,63$) montrent tous deux une corrélation positive hautement significative entre les relevés des deux années. Considérant que les assemblages floristiques ne varient pas significativement d'une année à l'autre, nous avons donc étudié la répétabilité du protocole plus en détail, en nous basant cette fois sur les richesses. Nous nous sommes intéressé à trois paramètres suivant les critères utilisés par Plattner et al. (2004) ; (1) la différence de richesse moyenne entre les deux années, (2) la moyenne des différences absolues de richesse interannuelle, (3) et l'écart-type des différences relatives de richesse interannuelle.

	Toutes espèces	Espèces visibles toute l'année
Richesse moyenne sur 10m ² en 2005	13,7	8,9
Richesse moyenne sur 10m ² en 2006	15	9,8
Différence moyenne de richesse entre 2006 et 2005	1,3	0,9
Moyenne des différences absolues de richesse entre 2006 et 2005	3,5	2,2
écart-type des différence relatives de richesse entre 2006 et 2005	4,8	3

Tableau 1 : Comparaisons entre les relevés effectués dans 211 placettes fixes en 2005 et 2006.

Les résultats de ces calculs sont présentés dans le Tableau 1. Nous pouvons noter qu'en moyenne, une espèce supplémentaire est trouvée dans les relevés de 2006, et que la ...

l'ensemble constituant un échantillonnage de huit placettes. Lorsqu'une placette est inaccessible (propriété privée, toit, etc.) un point de rechange est prévu suivant une deuxième grille. Enfin lorsque le point de rechange n'est pas accessible non plus, aucun relevé n'est effectué, et le point est considéré comme une donnée manquante. L'ensemble de ces règles de positionnement est destiné à éviter tout choix subjectif de la position des placettes à échantillonner par l'observateur, qui pourrait le conduire à réaliser les relevés dans des secteurs choisis pour leur intérêt botanique, donnant une image biaisée de l'état de la flore commune et de son évolution.



Figure 12 : Disposition des huit placettes dans la maille. Chacune est indiquée par une lettre (majuscule) de A à H. Pour chaque point se trouve un point de rechange (minuscule) de a' à h'. Ces points serviront de substitution lorsque les principaux seront inaccessibles. Image modifiée de la BD ORTHO®, IGN.

Le protocole retenu privilégie une multitude de petites placettes plutôt qu'une seule zone d'inventaire plus grande pour les raisons évoquées au début de ce chapitre. Ainsi, chaque placette permanente correspond à une zone circulaire de 10 m² dans laquelle un inventaire, le plus exhaustif possible, de l'ensemble des plantes a été effectué en notant le recouvrement et la strate de chaque espèce. Différentes strates ont été considérées:

- Une strate arborescente (A) constituée par les arbres de plus de 7 m
- Une strate arbustive (a) regroupant les arbustes de 2 à 7 m
- Une strate herbacée (H) pour les plantes de taille inférieure à 2 m

Encadré 6 (suite)

...moyenne des différences de richesse absolue entre relevés est loin d'être négligeable (plus de trois espèces). Les relevés effectués en 2006 sont ainsi significativement plus riches que ceux de 2005 (test de wilcoxon ; $p < 0,01$). Cette variabilité entre les deux années peut avoir plusieurs origines : (1) l'observateur lui-même, (2) des conditions environnementales différentes entre les deux années qui influent sur l'aspect du tapis végétal, (3) des biais dans l'application du protocole, tel qu'un mauvais repositionnement des placettes, en encore (4) de réels changements ayant affectés les communautés de certaines placettes. Les conditions climatiques ayant été assez différentes entre les deux années nous avons cherché à savoir si la deuxième cause pouvait expliquer à elle seule la variabilité observée. Pour cela nous avons recalculé les mêmes indices que précédemment, après avoir éliminé du jeu de données l'ensemble des espèces qui ne sont pas visibles toutes l'année (thérophytes et géophytes). Les résultats (Tableau 1) nous montrent que les différences observées entre les deux années sont plus faibles que précédemment. Ainsi les moyennes des différences absolues de richesse entre années, sont significativement plus faibles en ne conservant que les espèces visibles toute l'année (test de wilcoxon ; $p < 0,01$). Il est donc raisonnable de penser que des différences de phénologie sont à l'origine d'une partie au moins de la variabilité observée entre années. Néanmoins, on observe significativement plus d'espèces en 2006 qu'en 2005, même en s'en tenant aux seules espèces visibles en permanence (test de wilcoxon ; $p < 0,01$). D'autres causes de variabilité doivent donc être proposées pour expliquer le manque de répétabilité observé. Un effet de l'observateur, bien que non quantifiable, peut être évoqué ; il est en effet peu vraisemblable que l'observateur se rendant sur les mêmes sites à quatre reprises (deux passages pour chaque année) n'ait pas subi de modification dans sa capacité de détection de certaines espèces. De plus, le fait que les variations aillent dans le sens d'une augmentation de la richesse entre les deux années fait penser à un effet d'apprentissage.

À l'issue de ces tests, nous pourrions fournir quelques préconisations simples dans le cadre du futur suivi des plantes communes :

- Tenter de diminuer au maximum les effets des variations de phénologies interannuelles, en effectuant les relevés non pas à date fixe, mais en se calant plutôt sur la floraison d'une ou plusieurs espèces marquant le début de la saison de végétation dans la région d'étude.
- Éviter d'utiliser les données issues de la première année d'échantillonnage, pour lesquelles l'observateur est encore soumis à un effet d'apprentissage très fort (bien que toujours présent les années suivantes il sera moindre après plusieurs visites sur les mêmes sites). Ce type de mesures a déjà été mis en œuvre dans certains suivis (Julliard, com. pers.).

Enfin, il est indispensable d'approfondir davantage l'étude de la robustesse du protocole employé, en procédant à des expériences supplémentaires :

- Il serait nécessaire de faire effectuer plusieurs fois le même relevé à un même observateur à peu de temps d'intervalle, afin d'évaluer les répétabilité du protocole, une fois éliminée la variabilité interannuelle. Cela permettrait de détecter la variabilité imputable au protocole lui-même.

La reproductibilité (variabilité inter-observateurs) reste une source de variabilité majeure de nombreux suivis, il est donc indispensable, avant de généraliser tout protocole, d'évaluer cette variabilité en procédant à des relevés floristiques par différents observateurs en double-aveugle.

- Une strate muscinale (m) pour les Bryophytes. Au vu des difficultés de détermination des bryophytes, seules les espèces incluses dans une liste prédéterminée (Dume, Mansion, & Rameau, 2003) ont été notées.

Pour chaque strate, le recouvrement total a été estimé par un pourcentage. Seules les plantes ayant leur pied dans la placette ont été prises en compte. L'ensemble des espèces se trouvant dans la placette se sont vu attribuer un coefficient de recouvrement pour chacune des strates, selon l'échelle inspirée de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974):

⊕ = plante isolée

1 = moins de 5 %

2 = de 5 à 25 %

3 = de 25 à 50 %

4 = de 50 à 75 %

5 = plus de 75 %

Chaque maille a été visitée deux fois par an, à huit à dix semaines d'écart. Le fait de revenir de manière répétée sur le même site est prévu pour tenir compte de la phénologie des différentes espèces y vivant et permet, en outre, de confirmer l'identification de certaines plantes.

Afin d'éviter un effet observateur, l'ensemble de la collecte des données a été effectué par l'auteur. Le référentiel taxonomique utilisé correspond au référentiel Kerguelen actualisé en 2003 (Kerguelen, 2003). Les ouvrages ayant permis l'identification des espèces sont listés dans l'annexe VIII.B. L'ensemble de ces remarques s'applique également au second protocole, décrit dans la section suivante.

Un bref bilan des données collectées est présenté Encadré 5, tandis que l'Encadré 6 est l'occasion d'évoquer quelques tests que nous avons utilisés pour évaluer la robustesse du protocole. Les résultats générés par l'exploitation de ces données font l'objet du chapitre IV.

D. Suivi de la flore en milieu agricole

Le protocole présenté dans cette partie s'est donné comme objectif d'étudier les variations d'abondance des plantes communes en milieu agricole. Pour ce faire, nous nous sommes intéressés aux pourtours des parcelles cultivées, qui sont souvent les derniers refuges pour la flore sauvage (Firbank, Norton, & Smart, 2002; Marshall & Moonen, 2002) et jouent un rôle primordial pour de nombreux autres organismes (Meek et al., 2002; Perkins, Whittingham, Morris, & Bradbury, 2002; Vickery, Carter, & Fuller, 2002; Woodcock, Westbury, Potts, Harris, & Brown, 2005). L'approche utilisée est similaire à celle adoptée précédemment. Notre échantillonnage a été mené à l'échelle des parcelles agricoles. Chacune d'elle a été échantillonnée au moyen d'un nombre fixe de placettes permanentes dans lesquelles a été inventorié l'ensemble des plantes vasculaires. De cette façon, l'abondance des plantes les plus communes des bordures de chaque parcelle a pu être évaluée.

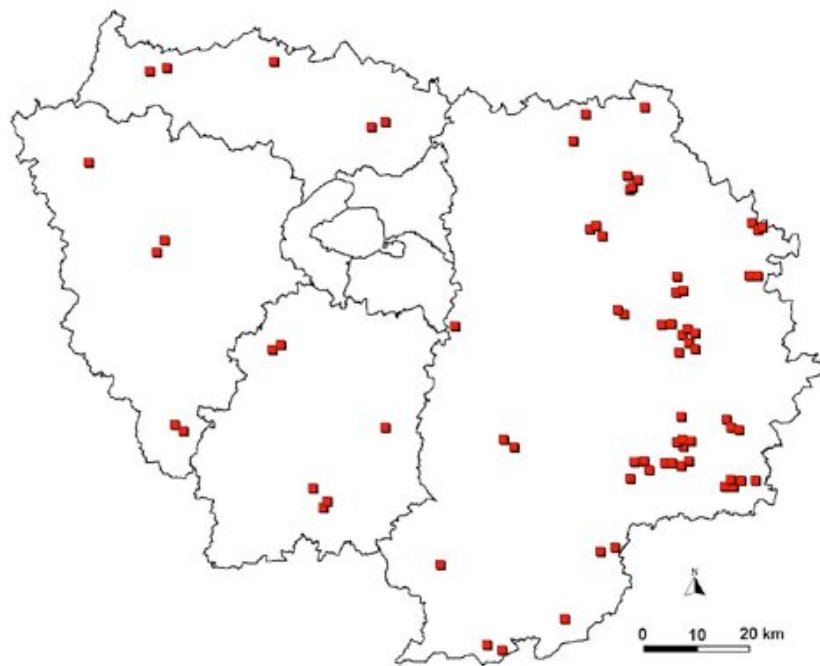


Figure 13 : Répartition des 67 parcelles agricoles échantillonnées en 2006

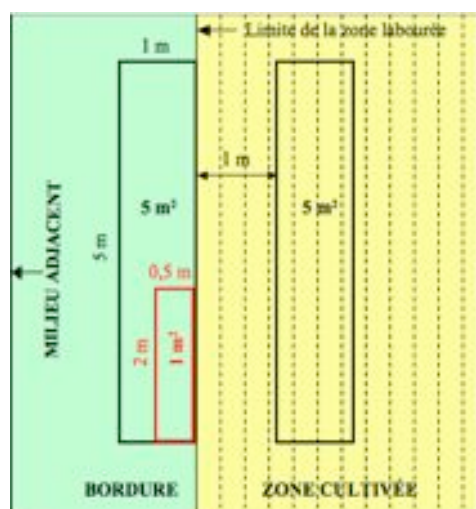
Les parcelles agricoles échantillonnées n'ont pas été tirées au sort, elles font partie d'un réseau d'observation de la flore adventice utilisé par les services régionaux de protection des végétaux (SRPV Ile-de-France), et rassemblant des champs d'agriculteurs volontaires (Fried et al., 2005). L'utilisation de ce réseau a présenté plusieurs avantages. Il représente une large diversité de pratiques agricoles, en outre, son utilisation nous a permis un libre accès aux parcelles et à l'information sur leur itinéraire technique. Une première campagne de terrain a été effectuée en 2005 sur 29 parcelles afin de mettre au point un protocole d'échantillonnage. Ce dernier a ensuite été modifié, et mis en place en 2006 sur 67 parcelles agricoles (Figure 13).



Figure 14 : Exemple de disposition des sites autour d'une parcelle. Seules les bordures permanentes sont prises en compte dans l'échantillonnage. Image modifiée de la BD ORTHO®, IGN.

L'échantillonnage proprement dit a consisté en un relevé systématique de toutes les espèces présentes dans dix sites répartis régulièrement le long des bordures permanentes (c'est-à-dire des bordures dont la position est fixe d'une année à l'autre) par opposition aux bordures mobiles souvent situées entre deux cultures différentes au sein d'une même parcelle (Figure 14). Un repère métallique a été placé au niveau de chaque quadrat pour retrouver son emplacement lors du passage suivant. Le type de milieu adjacent à la bordure du champ a été noté pour chacun des sites (interface avec un autre champ, chemin, forêt par exemple) mais n'a pas servi de critère dans le placement des quadrats. Il en est de même pour le type de culture (blé, colza, betteraves, etc.) dans les parcelles étudiées. Au cours de la première campagne de terrain nous avons disposé des quadrats de 1 m² sur les bordures fixes dans lesquels nous relevions l'abondance des plantes vasculaires. A l'issue de cette première

campagne, nous avons souhaité étendre notre étude à la fourrière de la parcelle. Cette zone, qui s'étend sur les premiers mètres du champ, est souvent le lieu de développement privilégié des adventices, qui se réfugient où l'effet de bordure rend les traitements herbicides moins intenses. Dans notre région d'étude, où l'agriculture intensive est de mise, cette zone— qui peut se réduire à une largeur d'à peine quelques dizaines de centimètres— est souvent le seul endroit à l'intérieur de la parcelle où l'on peut rencontrer des espèces sauvages. Nous avons donc disposé un autre quadrat dans la parcelle, parallèle au premier, à 1 m du bord. Étant donnée la faible densité des plantes dans la fourrière, nous avons opté pour une plus grande taille de relevé (5 m²). Nous avons donc agrandi la taille du relevé effectué dans la bordure permanente à 5 m², afin de pouvoir faire des comparaisons entre les deux types de milieux, et d'augmenter le nombre d'espèces échantillonnées. Dans l'optique de faire des comparaisons entre les deux années, nous avons également conservé un quadrat de 1 m². Chaque site se présente donc de la manière suivante: un quadrat de 1 m² emboîté dans un plus grand de 5 m² ont été placés dans la bordure permanente (Figure 15). Toutes les plantes vasculaires présentes à l'intérieur ont été déterminées, et le recouvrement de celles présentes à l'intérieur du quadrat de 1 m² a été quantifié à l'aide des coefficients de recouvrement de Braun-Blanquet. Enfin, des quadrats de 5 m² ont été disposés dans la fourrière (c'est-à-dire la



périphérie de la zone cultivée du champ) en vis-à-vis des quadrats des bordures, à un mètre de ceux-ci, et ont donné lieu au relevé des espèces présentes ainsi que de leur abondance (toujours quantifiée par les coefficients de recouvrement de Braun-Blanquet).

L'ensemble des relevés a été effectué au printemps et en été, afin d'avoir une bonne représentativité des espèces présentes. Les résultats générés par l'exploitation de ces données font l'objet du chapitre V.

Figure 15 : Configuration de la zone d'échantillonnage (dessin C. Chateil)

III. Peut-on se passer des connaissances naturalistes pour suivre la biodiversité ? Test d'une méthode alternative : la parataxonomie

« Like probably most of you reading this journal, I do not get out in the field much anymore. It is easy to rationalize the life of armchair ecology (now better called keyboard ecology): field biology is laborious and low-paying. We have too many teaching and committee responsibilities — or too many papers to edit — to afford time in the field. We do not want to be away from our families for so long. Our dissertations are still sitting there on the shelf largely unpublished, so why collect more data? We cannot get big grants to do field work anymore. Computer modelling produces publishable results much quicker, anyway. We can have much more influence and prestige spending our time supervising research projects, writing, speaking, and attending important meetings rather than tromping around in the woods recording data. The mosquitoes, chiggers, and cold wet feet are unbearable. We are getting too old for that stuff. »

Reed F. Noss,
éditorial de Conservation Biology (février 1996)

A. Les méthodes d'évaluation rapide de la biodiversité

La difficulté d'identifier et de nommer avec certitude les espèces sur lesquelles ils travaillent est un problème récurrent pour tous les biologistes, en particulier les écologues, pour qui la collecte de données de terrain est souvent la première étape de leur travail. Cette difficulté a pris une nouvelle tournure au cours des dernières années en raison du déclin du nombre de taxonomistes professionnels (Noss, 1996; Rivas, 1997; Whitehead, 1990), et de naturalistes amateurs (Hopkins & Freckleton, 2002), bien que dans ce dernier cas il soit souvent difficile d'évaluer précisément l'ampleur du phénomène. Il est alors souvent ardu, voire impossible de faire valider les déterminations effectuées. De plus, le cloisonnement croissant entre écologues et taxonomistes tend à accentuer davantage cet état de fait (Golding & Timberlake, 2003; Lowry & Smith, 2003; Yahner, 2004).

Face à ce problème, une alternative envisagée est de se passer purement et simplement des savoirs naturalistes en utilisant des méthodes d'évaluation rapide de la biodiversité — désignées sous le terme de « rapid biodiversity assessment » dans la littérature (Ward & Larivière, 2004), voir l'Encadré 7 à ce sujet. La parataxonomie est une de ces méthodes, elle consiste à regrouper des organismes en morphotypes sur la base de leur similitude morphologique, sans chercher à déterminer l'espèce à laquelle ils appartiennent. La parataxonomie était jusqu'à présent employée, faute de mieux, dans les milieux tropicaux, et/ou sur des groupes taxonomiques présentant d'importantes difficultés de détermination et un manque chronique de spécialistes ; Bryophytes (Oliver & Beattie, 1993), Algues (Fawley, Dean, Dimmer, & Fawley, 2006), Rotifères (Nielsen, Shiel, & Smith, 1998), et surtout Arthropodes parmi lesquels les Araignées (Derraik et al., 2002), les Diptères (Cranston & Hillman, 1992) ou encore les Coléoptères (Pik, Oliver, & Beattie, 1999).

1. La parataxonomie outil de suivi de la biodiversité ?

Ces dernières années ont vu l'émergence de l'écologie citoyenne (Encadré 8) (Andrianandrasana, Randriamahefasoa, Durbin, Lewis, & Ratsimbazafy, 2005; Lundmark, 2003; Trumbull, Bonney, Bascom, & Cabral, 2000), impliquant des observateurs non biologistes dans des programmes de monitorings environnementaux (Evans et al., 2005; Fore, Paulsen, & O'Laughlin, 2001). L'idée d'utiliser des observateurs non naturalistes pour



Encadré 7 : Utilisation des méthodes d'évaluation rapide de la biodiversité en systématique et en écologie

Figure 16 : Le programme Inbio (Costa-Rica) est un exemple d'utilisation de la parataxonomie dans le cadre d'un projet d'inventaire de biodiversité à large échelle. Sur cette image, des « techniciens de biodiversité » recrutés parmi les populations locales assurent la première étape de tri, avant que les échantillons de chaque morphotype ne soient identifiés par un taxonomiste (ici au centre). Tirée de Basset et al. (2000).

Les méthodes d'évaluation rapide de la biodiversité sont habituellement employées dans les milieux tropicaux en raison de la grande richesse de leurs écosystèmes, et de l'abondance de taxons inconnus. Par souci de faisabilité et d'efficacité, les biologistes sont alors amenés à trier les organismes rencontrés sans chercher à déterminer l'espèce à laquelle ils appartiennent. Cela peut se faire de deux façons : **(1)** en utilisant des niveaux taxonomiques supra-spécifiques tels que le genre ou la famille. Ce type d'approche est souvent employé pour des groupes taxonomiques dont la détermination est longue et fastidieuse (Andersen, 1995; Nielsen et al., 1998; Williams & Gaston, 1994). **(2)** En utilisant des méthodes désignées sous le terme de parataxonomie : les organismes sont alors triés sur de simples critères de ressemblance globale et regroupés en morphotypes. C'est cette approche à laquelle nous nous intéressons dans ce chapitre.

La parataxonomie conduit au regroupement d'organismes sur des critères purement phénétiques. Les études faisant appel à la parataxonomie peuvent utiliser plusieurs termes pour désigner ces regroupements, le plus couramment utilisé étant celui de morpho-espèces (« morphospecies »). D'autres appellations peuvent parfois se retrouver telles que « unités taxonomiques identifiables » (« recognizable taxonomic units » (Oliver & Beattie, 1993)) ou encore « unités parataxonomiques » (« Parataxonomic units » (Krell, 2004)). Nous utilisons dans ce chapitre le terme de morphotypes qui permet d'éviter toute confusion avec une approche taxonomique classique; en effet, un morphotype peut aussi bien correspondre à une espèce au sens biologique du terme, à un ensemble hétéroclite de plusieurs espèces présentant des ressemblances morphologiques ou même à un groupe d'individus morphologiquement homogène au sein d'une espèce très variable. L'utilisation de la parataxonomie peut se faire dans deux optiques différentes:

(1) En systématique, les morphotypes sont utilisés comme une première étape de tri avant détermination par un taxonomiste (Wheeler, 1995). Le travail de parataxonomie peut alors être assuré par des « techniciens de biodiversité » formés à cette tâche (Basset, Novotny, Miller, & Pyle, 2000; Basset et al., 2004), souvent recrutés parmi les populations locales (Figure 16) ayant déjà une connaissance empirique des espèces (Hellier, Newton, & Gaona, 1999; Jinxiu, Hongmao, Huabin, & Lei, 2004; Sheil & Lawrence, 2004). Ce type d'approche, qui permet d'optimiser le travail des taxonomistes professionnels, est couramment utilisé dans le cadre de projets d'inventaires de biodiversité à large échelle, comme dans le cas du Costa Rica et du projet INBio en cours (Gamez, 1991; Janzen, 2004; Longino & Colwell, 1997), Figure 16.

(2) En écologie connaître l'identité des espèces n'est pas une finalité en soi. C'est pourquoi certains auteurs ont proposé d'utiliser les morphotypes sans chercher par la suite à les rattacher aux espèces (Beattie & Oliver, 1994; Fore et al., 2001; Oliver & Beattie, 1993; Oliver & Beattie, 1996b).

mener à bien des suivis d'espèces communes en utilisant des méthodes parataxonomiques est ainsi évoquée (Boller, Häni, & Poehling, 2004). Une telle idée reste toutefois controversée. Tout d'abord l'utilisation de volontaires non qualifiés pour mener à bien des suivis génère un scepticisme chez certains écologues à l'égard de la qualité ou la fiabilité des données collectées (Firehock & West, 1995; Foster-Smith & Evans, 2003). Par ailleurs, les méthodes parataxonomiques sont l'objet de critiques récurrentes.

2. Controverses autour de la parataxonomie

a) Une concurrente de la taxonomie ?

En premier lieu, certains auteurs font valoir qu'il est plus simple de former de vrais taxonomistes car, bien que les méthodes parataxonomiques soient censées être plus légères à mettre en œuvre, l'investissement en temps et en argent pour former des parataxonomistes efficaces est loin d'être négligeable (Brower, 1995). De manière plus générale, il est souvent reproché à ces méthodes d'essayer de fournir une solution de substitution définitive à la taxonomie, à l'heure où cette discipline est peu à peu délaissée (Brower, 1995; Goldstein, 1997), ce dont se défendent les partisans de la parataxonomie (Beattie & Oliver, 1995; Beattie & Oliver, 1999). Ces derniers sont bien conscients que la parataxonomie doit être vue comme une solutions temporaire, permettant de continuer à disposer de données pour des études d'écologie (Oliver et al., 2000), en période de pénurie de taxonomistes.

b) Des informations limitées et biaisées ?

Il est également reproché à la parataxonomie de ne donner accès qu'à la richesse spécifique d'un milieu, ce critère n'étant pas forcément le meilleur pour décider de son intérêt (Goldstein, 1997; Goldstein, 1999).

Même pour ce qui est de recenser un nombre d'espèces, ce type d'approches comporterait des biais intrinsèques pouvant rendre difficile leur évaluation exacte. En effet, l'utilisation de critères morphologiques induit des erreurs, en raison du polymorphisme de certaines espèces, tel le dimorphisme sexuel (Derraik et al., 2002), ou la présence de stades juvéniles de formes très différentes du stade adulte (Beattie & Oliver, 1995). Cependant, la distribution de la variation morphologique n'est pas homogène entre les différentes familles. Dans certaines familles, des critères morphologiques peuvent être jugés pertinents pour

Encadré 8 : L'écologie citoyenne (« citizen ecology »)

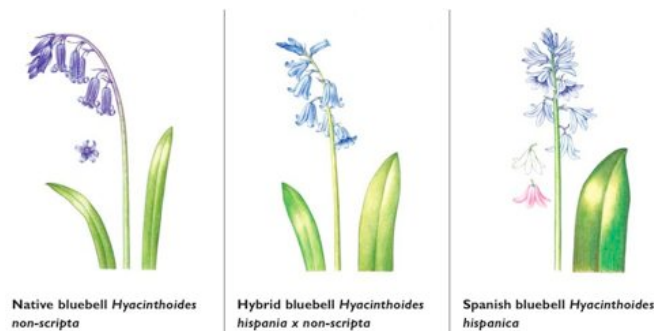


Figure 17 : En 2004, Plantelife a pu cartographier la présence de la Scille d'Espagne, et de son hybride avec la Jacinthe sauvage, grâce au volontariat. L'image ci-dessus correspond aux illustrations distribuées aux volontaires, qui pour la plupart ne sont pas naturalistes. Extrait de (Pilgrim & Hutchinson, 2003)

L'émergence de l'écologie citoyenne (Trumbull et al., 2000), impliquant des observateurs non spécialistes dans des programmes scientifiques (Engel & Voshell, 2002; Penrose & Call, 1995; Stewart et al., 2006), pourrait être un moyen de faciliter l'instauration des programmes de suivis de la nature ordinaire à large échelle.

De manière générale, l'implication de volontaires dans des programmes écologiques peut avoir plusieurs objectifs, telle que la récolte de spécimens biologiques (Janzen, 2004) ou de données de suivis portant sur des paramètres environnementaux (Holck, in press), ou sur la présence d'espèces particulières sur un lieu donné (Pilgrim & Hutchinson, 2003) de manière répétée dans le temps.

En dépit du scepticisme de certains scientifiques, qui doutent de la qualité de telles données (Firehock & West, 1995; Foster-Smith & Evans, 2003), le recours au volontariat est couramment utilisé. Il peut avoir plusieurs finalités:

En tant qu'outil éducatif afin de permettre au grand public, en particulier les jeunes (Feinsinger, Marguttib, & Oviedoc, 1997) de prendre conscience de la nature qui les entoure. C'est le cas notamment lors des « BioBlitz » qui consistent à inventorier en un temps limité le maximum d'espèces d'un parc urbain, et sont l'occasion d'impliquer des observateurs volontaires aux côtés de scientifiques (Lundmark, 2003).

Outre l'aspect pédagogique, la participation de volontaires à des études de biodiversité peut avoir comme but premier la récolte de données utilisables dans le cadre de suivis, et répondant à des critères de qualité en terme de standardisation (Evans et al., 2005). Cela peut être fait suivant deux démarches distinctes :

(1) Une première approche va s'appuyer sur des amateurs ayant des connaissances naturalistes très pointues sur le groupe étudié. C'est le cas de nombreux suivis ornithologiques tel que le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC) en France (Julliard & Jiguet, 2002).

(2) D'autres approches vont utiliser des volontaires n'ayant que peu voire pas de connaissances naturalistes. C'est le cas par exemple du « common plant survey » au Royaume-Uni (Stewart et al., 2006) basé sur la reconnaissance d'un nombre restreint d'espèces facilement identifiables. En France, une approche similaire est adoptée par l'observatoire des papillons de jardins. Lorsque les volontaires impliqués dans les suivis n'ont pas de connaissance naturaliste particulière, la parataxonomie peut constituer une alternative possible (Fore et al., 2001). Il est ainsi question d'avoir recours à ce type d'approches pour permettre à des agriculteurs de suivre la biodiversité de leurs exploitations (Boller et al., 2004; Orth, Balay, & Loiseau, in prep).

séparer des morphotypes et évaluer une richesse, car ils permettent habituellement de distinguer des espèces. Pour d'autres familles, les espèces sont tellement variables que l'utilisation de morphotypes conduira fréquemment à une surestimation de la richesse spécifique (Krell, 2004). Au contraire, dans le cas d'espèces cryptiques, c'est-à-dire présentant de fortes similitudes morphologiques, on tendra à sous-estimer systématiquement le nombre d'espèces.

Il en résulte qu'en utilisant ces méthodes, malgré des risques importants d'erreurs, l'erreur nette, basée sur la différence entre le nombre de morphotypes trouvés et le nombre d'espèces « réelles », paraît souvent très faible car les surestimations compensent souvent les sous-estimations au sein d'un même groupe (Krell, 2004). Dans une revue sur ce sujet, Krell (2004) reproche ainsi aux publications utilisant ces méthodes de ne montrer que ce pourcentage d'erreur nette, ce qui donne une image embellie de la réalité. Un critère plus objectif pour évaluer ces méthodes correspondrait à un pourcentage d'exactitude mesurant la correspondance entre les morphotypes trouvés par les parataxonomistes avec les espèces identifiées par un expert dans le même échantillon, or une telle statistique est rarement utilisée dans les études sur la parataxonomie.

c) Une méthode non scientifique?

Enfin une dernière objection formulée porte sur la rigueur des méthodes parataxonomiques. Ainsi selon Krell (2004), le classement en morphotypes comprend une part de subjectivité d'un observateur à l'autre, bien supérieure à celle que l'on trouvera entre différents taxonomistes procédant à une détermination en utilisant une clé d'identification. L'auteur considère donc que la parataxonomie ne peut être considérée comme une méthode scientifique, en raison notamment de ce manque de reproductibilité.

d) Objectifs de notre étude

En dépit de ces critiques, peu d'études ont toutefois tenté de quantifier les différents biais évoqués. A l'heure actuelle, seules quelques publications — portant essentiellement sur différents groupes d'arthropodes — ont procédé à des comparaisons entre taxonomie et parataxonomie, afin de tester l'efficacité de ces méthodes pour évaluer la richesse locale d'un milieu (Cranston & Hillman, 1992; Oliver & Beattie, 1996a; Oliver & Beattie, 1993; Oliver & Beattie, 1996b), ainsi que les différences de composition d'espèces entre milieux (Derraik et

al., 2002). Enfin, à notre connaissance, aucune étude n'a testé si la parataxonomie répondait à des critères permettant de la définir comme une méthode scientifique.

Dans ce contexte nous avons tenté d'évaluer l'intérêt et la fiabilité de la parataxonomie dans le cas où elle serait employée comme méthode de suivi des communautés de plantes communes — de telles approches ayant déjà été mise en place en milieu agricole (Boller et al., 2004; Orth et al., in prep). Nous nous sommes fixé comme objectif de répondre aux questions suivantes:

(1) Peut-on utiliser des morphotypes pour évaluer la richesse d'un milieu (diversité alpha), et les changements affectant la composition en espèces de ce milieu au cours du temps (diversité beta) ?

(2) Ce type d'approche peut-elle être considérée comme scientifique? Nous avons traité cette question en considérant la reproductibilité (variation entre observateurs) et la répétabilité (variation chez un même observateur) comme les critères de bases d'une méthode scientifique (Cassey & Blackburn, 2006).

Ces questions font l'objet de la publication qui suit dans laquelle nous avons comparé :

(1) Les résultats obtenus avec des relevés botaniques classiques et des relevés utilisant des morphotypes.

(2) Les différences de classement en morphotypes entre différents observateurs.

B. Manuscrit : On the use of parataxonomy in biodiversity monitoring: a case study on wild flora

On the use of parataxonomy in biodiversity monitoring: a case study on wild flora

Jean-Claude Abadie · Camila Andrade · Nathalie Machon ·
Emmanuelle Porcher

Received: 16 May 2007 / Accepted: 25 January 2008 / Published online: 9 February 2008
© Springer Science+Business Media B.V. 2008

Abstract Monitoring programs that assess species-richness and turnover are now regarded as essential to document biodiversity loss worldwide. Implementation of such programs is impeded by a general decrease in the number of skilled naturalists. Here we studied how morphotypes, instead of species, might be used by unskilled participants (referred to as “volunteers”) to survey common plant communities. Our main questions were: (1) Can morphotypes be used as a robust estimator of species-richness (α -diversity) and assemblage turnover (β -diversity)? and (2) What is the robustness (reproducibility and repeatability) of such methods? Double inventories were performed on 150 plots in arablefield margins, one by a non-expert using morphotypes, the other by a taxonomist using species. To test the robustness of morphotype identification among participants, 20 additional plots were surveyed by eight volunteers using the same protocol. We showed that (1) the number of morphotypes identified by unskilled volunteers in a plot was always strongly correlated with species-richness. (2) Morphotypes were sensitive to differences among habitats but were less accurate than species to detect these differences. (3) Morphotype identification varied significantly within and between volunteers. Due to this lack of repeatability and reproducibility, parataxonomy cannot be considered a good surrogate for taxonomy. Nevertheless, assuming that morphotypes are identified with standardized methods, and that results are used only to evaluate gross species-richness but not species turnover, parataxonomy might be a valuable tool for rapid biodiversity assessment of common wildflora.

Keywords Citizen science · Inventory · Monitoring · Morphotypes · Parataxonomy · Sampling bias · Taxonomy · Wider countryside

J.-C. Abadie (✉) · C. Andrade · N. Machon · E. Porcher
UMR5173 Conservation des espèces, restauration et suivi des populations et USM 2699 Inventaire et suivi de la biodiversité, Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France
e-mail: abadie@mnhn.fr

J.-C. Abadie · N. Machon · E. Porcher
USM 2699 Inventaire et suivi de la biodiversité, Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France

Introduction

Over the last couple of centuries, Europe has been submitted to strong human pressures (Stoate et al. 2001), which have resulted mostly in agricultural intensification (Tscharntke et al. 2005), landscape fragmentation (Fischer and Lindenmayer 2007) and increased urbanization (McKinney 2006). As a consequence, large regions have become poor-quality habitats for wildlife, and a lot of species considered common in the beginning of the 20th century are now experiencing severe declines, or even becoming scarce (Smart et al. 2005; Rich 2006). These areas and the ecological communities they support, usually referred to as “the wider landscape matrix” (e.g. wider countryside, urban and suburban areas), are subsequently less attractive for conservationists and often remain excluded from conservation planning (Gaston and Fuller 2008). In this context, the need for large-scale, long-term monitoring programs embracing non-protected areas is now widely recognized (Yoccoz et al. 2001; Pereira and Cooper 2006; Teder et al. 2007). Such programs however require a large number of observation points, and their implementation is often hindered by the lack of species identification skills, arising from a decrease in the number of taxonomists, both professionals (Whitehead 1990; Noss 1996; Rivas 1997) and amateurs (Hopkins and Freckleton 2002). These difficulties are less severe in the wider countryside for common species, which are usually familiar to naturalists. These species remain nonetheless unattractive for the majority of naturalists, who generally prefer atypical ecosystems and/or rare species, despite the fact that the wider countryside (e.g. agricultural landscapes, covering vast areas in Europe) now experiences substantial species decline (Perrings et al. 2006).

With the rise of “citizen science” (Trumbull et al. 2000; Lundmark 2003; Andrianandrasana et al. 2005), where non-professional observers are involved in monitoring programs (Penrose and Call 1995; Fore et al. 2001; Engel and Voshell 2002; Pilgrim and Hutchinson 2003; Stewart et al. 2006), volunteering might be an alternative to develop the monitoring of common species. The involvement of volunteers has been shown to facilitate data collection for taxonomic studies (e.g. specimens, Janzen 2004) or environmental monitoring (e.g. presence of a species or environmental features, repeated over time, Holck 2008). However, the participation of volunteers in biodiversity studies also generates scepticism among the scientific community about the reliability of data collected by inexperienced observers (Foster-Smith and Evans 2003). Some ecologists argue that these approaches may compromise data accuracy and increase biases beyond acceptable levels, in comparison with data collected by professional biologists (Firehock and West 1995). In addition, taxonomists highlight that the involvement of non-professional observers might act as competition and therefore be an impediment to the maintenance and renewal of the taxonomy community (Goldstein 1997). This however depends on the actual skills of volunteers. Many so-called “citizen science” programs (including breeding bird surveys, e.g. Julliard and Jiguet 2002; Newson et al. 2005), involve amateur naturalists whose skills can generally be accepted. Other approaches, which we investigate here, may involve non-naturalist volunteers (Evans et al. 2005); in this case, alternative methods for species identification (parataxonomy) are required to compensate for their virtually complete lack of taxonomic knowledge (Fore et al. 2001).

Parataxonomy consists of using morphotypes, also referred to as parataxonomic units (Krell 2004) or recognizable taxonomic units (Cranston and Hillman 1992; Oliver and Beattie 1993), as a surrogate for taxonomic species. Parataxonomic methods have been used in tropical ecosystems, generally characterized by high species-richness, including numerous undiscovered or undescribed species, where there is a chronic lack

of on-site trained taxonomists (Gaston and May 1992; Basset et al. 2004). These methods are usually a preliminary step towards species determination (Wheeler 1995); parataxonomists, also called biodiversity technicians (Longino and Colwell 1997; Janzen 2004), sort voucher specimens on the basis of morphological similarities. Voucher specimens are then generally determined at the species level by professional taxonomists, but the morphotypes may sometimes be considered to provide sufficient information, especially in invertebrate groups, in which case species are not determined (Oliver and Beattie 1993; Oliver and Beattie 1996a, b, 2000; Derrai et al. 2002). So far, parataxonomic approaches have been used for taxonomic groups with significant identification difficulties, essentially invertebrates (Pik et al. 1999; Ward and Larivière 2004), such as arthropods (Bolger et al. 2000; Kerr et al. 2000) or Rotifera (Nielsen et al. 1998), and in one instance bryophytes (Oliver and Beattie 1993). With the development of “citizen science”, parataxonomy could be an effective way to boost the number of biodiversity surveyors, particularly in common ecosystems supporting well-known species, where it could prove useful to counterbalance the lack of trained taxonomists. To our knowledge, such approach has never been applied to large-scale monitoring.

The goal of this paper is to evaluate the potential of parataxonomy for monitoring plant communities in the wider countryside. To achieve this, we set up a simple parataxonomic method, requiring almost no a priori knowledge of botany and using a standardized protocol based on simplified determination keys. We then performed a comparison of taxonomic and parataxonomic methods in an agricultural landscape to investigate the following questions: (1) Can morphotypes be used to generate robust estimators of species-richness and turnover? (2) Does this method meet two important criteria of scientific method, i.e. reproducibility and repeatability (Cassey and Blackburn 2006)?

Material and methods

Field site and sampling protocol

We conducted field sampling in the Parisian region, a highly agricultural region, according to the following protocols. For all botanical inventories nomenclature follows Kerguelen (2003).

Botanist vs. volunteer experiment

Fifteen fields were selected among the 1,000 sites of the “Biovigilance” Biodiversity Observatory Network (Fried et al. 2005) and sampled in spring 2006 following a standardized protocol used to monitor the abundance of flora in arable field margins. Ten 1 m² rectangular plots were placed evenly on the margins of each field (yielding a total of 150 plots), so that a wide variety of margin types were represented: grass strip (16 plots), footpath (79 plots), fallow land (15 plots), road side (15 plots) and wood edge (25 plots). For this experiment two observers were involved in surveying each plot: a trained botanist, referred to as “botanist”, and a student with no experience in plant determination, referred to as “volunteer”. In each plot, the botanist inventoried all vascular plant species as exhaustively as possible, while the volunteer independently estimated the number and identity of morphotypes, using a simplified method (see below).

Multiple-volunteer experiment

To examine the variation among individual observers (both within botanists and within volunteers) and the reproducibility of parataxonomic methods when several observers are involved, we repeated the procedure above with eight volunteers and three botanists in a subsample of 20 plots, encompassing four different types of field margin: grass strip, fallow land, hedge and wood edge (five plots per margin type). Volunteers included people of various academic levels, with a background in biology, but with no experience in field work and plant determination, so that we can assume that their qualification for parataxonomy is similar to what we might expect of non-naturalists following similar protocols. During the field session, all botanists and volunteers first performed inventories independently, to avoid identification bias. Each morphotype found by a volunteer was then individually examined by a botanist and assigned to one or more species.

Defining plant morphotypes

The morphotype identification process used by volunteers was based on identification keys, but differed in that it is not based only on dichotomous choices. Plants were first separated into forbs and graminoids, and then characterized via a number of easily observable characters. For each character, a list of the different character states, encoded by a letter or a number, was provided to the observers (Fig. 1). Each morphotype was thus defined by a code corresponding to a combination of character states. For forbs, six characters were considered sufficient to discriminate the various plant morphologies: (1) leaf shape (24 states, see Fig. 1), (2) growth form (two states, rosette and erected), leaf arrangement (three states, alternate, opposite, whorled), pubescence (two states, present or absent), and flower colour (if present, four states, white, yellow, red or blue). For graminoids, only leaf width was considered, with three levels (thin, intermediate and wide). A strict minimum of scientific terms was used and drawings were provided to illustrate or even replace lists of scientific terms (e.g. leaf shape).

Data analysis

In the following we define α -diversity as within habitat diversity and β -diversity as the degree of change in species diversity among habitats (Whittaker 1972). Data analyses were similar for both experiments. We first calculated the “gross” accuracy, i.e. the number of taxonomically identified species minus the number of morphotypes, divided by the number of species (Krell 2004). The efficiency in estimation of α -diversity using morphotypes was assessed by considering the relationship between species-richness and morphotype richness per plot, using Spearman correlations. The congruence between β -diversity measured with species vs. morphotypes was investigated indirectly by comparing dissimilarity among replicates, using the semi-metric Bray–Curtis distance (Bray and Curtis 1957), generally considered one of the best measures of community dissimilarity (Clarke 1993). As it was not possible to monitor species turnover through time, changes in plant community composition were assessed indirectly by comparing morphotype and species diversity in different habitats, to check whether changes could be detected across habitat types. We first used Mantel correlation tests to evaluate whether the estimation of species turnover between plots was correlated with that found with morphotypes. Second, we investigated species, as well as morphotype turnover among the different habitats (i.e. types of margins). This was done using a

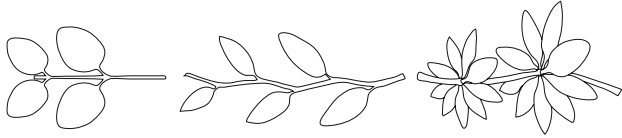
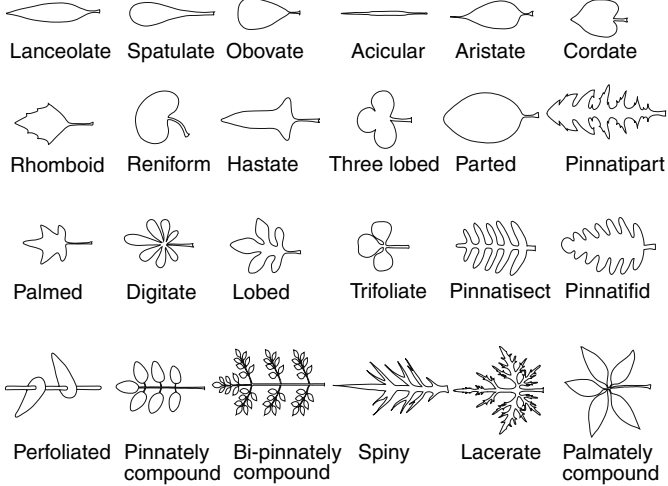
A/ GRAMINOIDS (G):	
Leafs width	(1) Thin; (2) Intermediate; (3) Wide
B/ FORBS (F):	
1. growth form	(R) Rosette; (E) Erected
2. Flower color	(W) White; (Y) Yellow; (R) Red; (B) Blue
3. Pubescence	(P) Present; (A) Absent
4. Arrangement of leaves	 Opposite Alternate Whorled
5. Leaf shapes	 Lanceolate Spatulate Obovate Acicular Aristate Cordate Rhomboid Reniform Hastate Three lobed Parted Pinnatipart Palmed Digitate Lobed Trifoliate Pinnatisect Pinnatifid Perfoliated Pinnately compound Bi-pinnately compound Spiny Lacerate Palmately compound

Fig. 1 Criteria used in morphotype identification. Plants are first separated into graminoids (a) and forbs (b). A single character is considered for graminoids, whereas a list of five characters is provided for forbs. Each character is coded by a number corresponding to a given character state. A morphotype is defined as a combination of character states

non-parametric multivariate analysis of variance (PERMANOVA) with the FORTRAN program NPMANOVA (Anderson 2005). This method generates an F -ratio, the ratio of differences among habitat types to differences among plots within habitat type (Anderson 2001). Significance was determined from 100 random permutations with a significant level of $P = 0.05$. Pair-wise a posteriori comparisons were performed to quantify individual differences between pairs of habitats. Similar multivariate dispersion of points among groups was checked using FORTRAN program PERMDISP (Anderson 2004).

In the “multiple volunteers” experiment, the following analyses were performed in addition to those listed above. First, we compared the number of morphotypes found by each volunteer with the true number of species using Wilcoxon rank test. Second, we evaluated the “true” morphotype identification accuracy, which measures the proportion of morphotypes corresponding to a single taxonomically identified species. This measure was then compared to gross accuracy using a Wilcoxon rank test. Third, the *F*-ratio values obtained by non-parametric MANOVA were compared between botanists and volunteers, using Mann–Whitney rank test, to assess differences in accuracy of turnover revealed by species vs. morphotypes.

Non-metric multidimensional scaling (nMDS) was performed to provide a graphical representation of the differences among morphotype assemblages for each volunteer. This ordination method was also performed on species data and used as a reference point.

The robustness of the parataxonomic method was evaluated by two criteria: reproducibility (i.e. differences in morphotype identification among observers) and repeatability (i.e. difference in morphotype identification among replicate plots for each volunteer). This was studied as follows. To assess reproducibility, non-parametric MANOVA was performed on data collected by botanists and volunteers to test the observer effect on the variability of species and morphotypes assemblages. To assess repeatability, we first estimated the variability within observers via a measure of diversity between replicates within the same habitat type, assuming that a volunteer who tends to change the morphotype attributed to a given species among replicates will increase this measure. Apportionment of quadratic entropy (APQE), a method allowing hierarchical decomposition of diversity (Pavoine and Dolédec 2005) was used to decompose species or morphotype diversity into three hierarchical levels: among habitats types, among plots within habitat type and within plot. Percentages obtained were compared between botanists and volunteers, using Mann–Whitney rank tests. Second, we computed, for each volunteer, the ratio of the total number of morphotypes in all plots to the mean number of morphotypes per plot, for each species detected more than once. This ratio was then averaged across all species for each volunteer and can be considered as a “repeatability index”: even though volunteers might frequently split a species into several morphotypes within a plot, they should use the same morphotypes across plots if the method is repeatable, hence yielding a repeatability index close to 1.

For all analyses involving comparisons among classes of contrasted sizes (habitat type in the “volunteer vs. botanist” experiment, and observer type in the “multiple-volunteer” experiment), a resampling procedure was performed to generate multiple samples of equal size. All analyses, except non-parametric MANOVA, were performed with the *R* statistical package version 2.4.1 for Windows (R Development Core Team 2004) using the *vegan* library version 1.8-5 (Oksanen et al. 2007) and the *ade4* library version 1.4-2 (Chessel et al. 2004).

Results

“Botanist vs. volunteer” experiment

In a comparison of the efficiency of an untrained volunteer and a skilled botanist, gross accuracy was 80.5%. Species-richness and morphotype richness per plot were highly significantly correlated (Spearman $\rho = 0.87$; $P < 0.01$) and not significantly different from each other. As expected, habitat type had a significant effect on both species and morphotype richness (non-parametric MANOVA, Table 1), with higher species and morphotypes

Table 1 Summary of non-parametric MANOVA in the “botanist vs. volunteer” experiment

	<i>F</i> -ratio	
	Species	Morphotype
All habitats	3.69*	2.27*
Group comparison		
Footpath vs. wood edge	1.71*	1.23
Footpath vs. fallow land	1.49*	1.04
Footpath vs. grass strip	2.00*	1.31
Footpath vs. road side	1.94*	1.86*
Wood edge vs. fallow land	1.75*	1.19
Wood edge vs. grass strip	2.32*	1.13
Wood edge vs. road side	1.75*	1.64*
Fallow land vs. grass strip	1.43*	1.24
Fallow land vs. road side	1.95*	2.26*
Grass strip vs. road side	2.57*	1.69*

* Indicates significant differences between habitats ($P < 0.05$)

richness in road sides. However, species data were much more powerful than morphotype data to detect pairwise differences between habitats: all five habitat types exhibited significantly different species assemblages, whereas morphotypes revealed significant differences only between road side and two other habitats (footpath and grass strip, pair-wise a posteriori comparisons, Table 1).

“Multiple-volunteer” experiment

When multiple volunteers were compared to botanists, the gross accuracy of morphotype identification (ranging between 61 and 90%) was significantly higher than real accuracy (ranging between 55 and 70%, see Table 2 for detailed values). Lumping (i.e. attribution of several morphotypes to a single species) and splitting (attribution of a same morphotype to several species) occurred for all volunteers: the average frequency of correct identification (a single morphotype corresponds to a single species and vice versa) was 61, with 16% of lumping and 23% of splitting (Fig. 2). As before, the correlation between species and morphotype richness per plot was significant for all volunteers (Table 2), but total morphotype richness per volunteer was significantly smaller than total species-richness, as might be expected since different species may have similar morphotypes.

Table 2 Summary of diversity assessment by volunteers (Vol)

	Vol no. 1	Vol no. 2	Vol no. 3	Vol no. 4	Vol no. 5	Vol no. 6	Vol no. 7	Vol no. 8	Mean
Morphotype richness	39	57	51	54	53	53	45	56	51
R^2	0.31	0.61	0.56	0.50	0.26	0.36	0.26	0.48	0.41
Gross accuracy (%)	60.94	89.06	79.69	84.38	82.81	82.81	70.31	87.5	79.69
Real accuracy (%)	63.33	60.71	69.7	59.09	56.07	64.76	54.74	60	61.05
Lumping (%)	16.67	16.96	11.11	14.55	18.69	17.14	18.95	17.27	16.42
Splitting (%)	20	22.32	19.19	26.36	25.23	18.1	26.32	22.73	22.53

A total of 64 species were sorted into various numbers of morphotypes (first line). The correlations between the number of species and the number of morphotypes per plot were all positive and significant; R^2 values are given on the second line. Gross accuracy is defined as $100 - (A - B)/A$, where A is the number of species and B the number of morphotypes. Real accuracy corresponds to the proportion of correct identification. In the case of lumping, one or more morphotype is assigned to one species. Splitting correspond to the opposite case

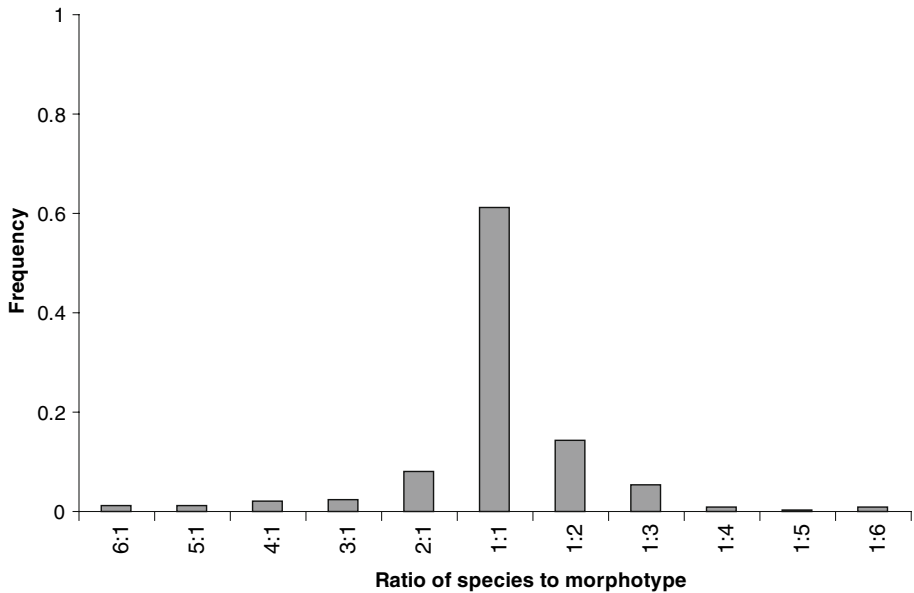


Fig. 2 Mean ratio of species to morphotypes based on all volunteer data. The 1:1 class represents correct identifications. Classes to the *right* represent cases of splitting and those to the *left* represent cases of lumping

Significant species turnover among habitats was detected with both species and morphotypes, but with an observer-dependent accuracy, as suggested by significant Mantel correlation coefficients (measuring correlations between among-habitat distances in botanists vs. volunteers), ranging between 0.46 and 0.77. Both species and morphotype assemblages differed significantly among habitat types, as shown by non-parametric MANOVA (Table 3). *F*-ratios obtained with botanist data were not significantly higher than those obtained with volunteers. Nevertheless, some differences in species assemblage among habitats remain undetected by four volunteers, as demonstrated by pairwise a posteriori comparison. Hence, information based on species more accurately revealed assemblage turn-over among habitat types. This result is supported by a visual assessment of patterns in the nMDS plot of data using Bray–Curtis distances, as shown in Fig. 3.

In addition to the habitat effect on morphotype assemblage, there was a strong volunteer effect, as well as a significant interaction between volunteer and habitat type (non-parametric

Table 3 Non-parametric MANOVA on Bray–Curtis distances for assemblage of morphotypes and species

Source	<i>df</i>	SS	MS	<i>F</i>	<i>P</i>
Morphotypes					
Observer	7	105610.8679	15087.2668	8.0232	0.0010
Habitat type	3	96841.6164	32280.5388	6.2146	0.0010
Observer × habitat type	21	109080.6259	5194.3155	2.7623	0.0010
Residual	128	240697.4089	1880.4485		
Species					
Observer	2	1016.6018	508.3009	0.3226	0.9950
Habitat type	3	100315.6419	33438.5473	71.9597	0.0010
Observer × habitat type	6	2788.1047	464.6841	0.2949	1.0000
Residual	48	75633.2211	1575.6921		

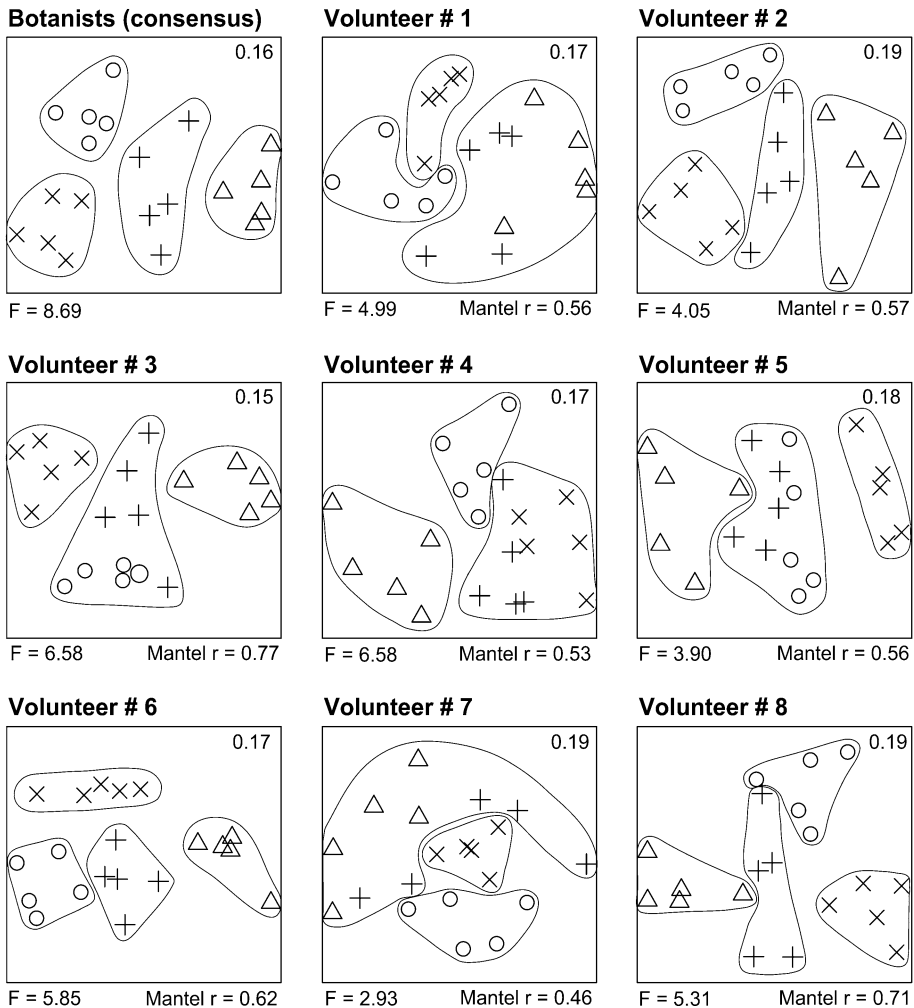


Fig. 3 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) plot of data using Bray–Curtis distances. Each *point* represents a plot surveyed by a volunteer or by botanists. *Symbols* indicate the four habitat types: *open circle* indicates grass strip, *open triangle* indicates wood edge, *multiplication sign* indicates hedge, *plus sign* indicates fallow land. Assuming that there are no significant differences among botanists, a consensus of species observed is presented. Stress values, measuring the disagreement between the inter-point distances on plot and these distances in the original distance matrix, are shown on the *upper-right* corner of each ordination scatter plot. PERMANOVA *F*-ratios and Mantel correlation coefficients between species assemblage and morphotype assemblage are displayed beneath each ordination. All are significant ($P < 0.05$). Habitat type considered by PERMANOVA pairwise comparisons to contain significantly different assemblages have been outlined by *curves*

MANOVA, Table 3). This shows that morphotype identification appeared to differ significantly among volunteers. In contrast, only habitat effect was found using botanist data (Table 3), so that we can assume that there was no significant differences in species identification among botanists. For this reason, botanists were represented as a consensus (i.e. based on all species found by all botanists) in nMDS graphical representation (Fig. 3). Finally, no significant

differences were found between botanists and volunteers in the proportion of diversity between replicates within habitat type (APQE, Table 4; Kruskal–Wallis test; $P < 0.05$), whereas the repeatability index was much above 1 (2.01 ± 0.14 , Table 4) indicating a lack of repeatability.

Discussion

In the context of large-scale biodiversity monitoring, opening up to non-professional naturalists (Fore et al. 2001; Julliard and Jiguet 2002; Stewart et al. 2006), the aim of this study was to explore the use of parataxonomy as a surrogate for species identification. In particular, we wanted to evaluate whether α and β diversity, two essential indices in biodiversity monitoring schemes, were accurately measured using morphotypes instead of true species. We discuss the consequences of our findings for large-scale biodiversity monitoring in the wider countryside.

Estimation of α and β diversity using morphotypes

Morphotypes are widely used in taxonomy as a first step before determination (for example see the INBio project in Janzen 2004) or in ecological studies to assess and survey species diversity, as in the present study (Basset et al. 2001). In the latter case, morphotypes are generally used with invertebrate taxa known to be species-rich, and for which there often is limited taxonomic expertise, e.g. Araneae (Derraik et al. 2002), Diptera (Cranston and Hillman 1992), Coleoptera (Oliver and Beattie 1996a), Annelida (Oliver and Beattie 1993) and Formicidae (Pik et al. 1999). Nonetheless, as highlighted by Krell (2004) the real accuracy of morphotype identification often remains unknown, except in few studies which systematically compared morphotype identification vs. species determination (Oliver and Beattie 1993, 1996b; Derraik et al. 2002; Majka and Bondrup-Nielsen 2006). These studies demonstrated that the real accuracy can differ greatly among taxonomic groups, due to difficulties to separate different species on the basis of morphology. As an example, a low accuracy can be explained by intraspecific polymorphism in some groups (e.g. sexual or developmental differences leading to different colours or sizes in the same species), which leads to splitting or lumping species, whereas the diagnostic criteria remain cryptic for a non-specialist (e.g. genitalia in Araneae).

Our results for vascular plants suggest an accurate estimation of species α diversity using morphotypes, as shown by the strong correlation between species and morphotype numbers in both experiments, which is consistent with earlier studies on invertebrate groups cited above (Oliver and Beattie 1993; Oliver and Beattie 1996b; Derraik et al. 2002; Majka and Bondrup-Nielsen 2006). Nevertheless, these gross correlations based only on the number of morphotypes must be considered cautiously, as suggested by significantly smaller real vs. gross accuracy. This is explained by the fact that splitting and lumping of species compensate each other in the gross accuracy value. Thus, the correlation between species number and morphotype number can be viewed as partly fortuitous, as already demonstrated on various invertebrates groups (Derraik et al. 2002; Barratt et al. 2003) and bryophytes (Oliver and Beattie 1993).

In all comparisons, species were successfully used to discriminate habitat types. In contrast, morphotypes appeared less sensitive than species to habitat differences, although they proved useful to detect the largest changes. This result is consistent with those found on spiders (Oliver and Beattie 1996b), but differs from results on other groups, such as ants (Pik et al. 1999) or beetles (Oliver and Beattie 1996b; Majka and Bondrup-Nielsen 2006);

Table 4 Repeatability of morphotype identification

Diversity source	Bot no. 1	Bot no. 2	Bot no. 3	Vol no. 1	Vol no. 2	Vol no. 3	Vol no. 4	Vol no. 5	Vol no. 6	Vol no. 7	Vol no. 8
Between habitat type	3.7	4.3	4.5	3.4	3.2	4.3	2.7	3.2	5.3	3.3	3.4
Between plot	5.5	6.7	7.5	6.8	7.2	6.7	6.9	7.6	9	9.1	6.4
Within plot	90.9	89	88	89.8	89.5	89	90.4	89.2	85.7	87.7	90.2
Repeatability index				1.9 ± 1	2 ± 1	1.8 ± 0.9	2.1 ± 1	2.2 ± 1.1	2.1 ± 1.2	2.2 ± 0.9	1.9 ± 1.1

The first three lines are results of the apportionment of quadratic entropy. Percentages correspond to decomposition of the total diversity found with species by botanists (*Bot*) and morphotypes by volunteers (*Vol*). Diversity among plots within habitat type was compared between botanists and volunteers as a first way to assess repeatability of morphotype identification. The repeatability index is the ratio of the total number of morphotypes to the mean number of morphotypes per plot, averaged over all species

in the two latter cases, morphotypes were sufficient to characterize β -diversity. We thus demonstrate that plant morphotypes, although useful for assessing species turnover in some situations, is not the most relevant approach due to a lower level of habitat discrimination than species.

Can parataxonomy be considered a scientific method?

The use of parataxonomy also questions the scientific criteria of our thought process. To our knowledge no study has ever tested repeatability (within observers) or reproducibility (across observers) in morphotype identification (but see Oliver and Beattie, 1993, who calculated the standard deviation of real accuracy among observers). In a recent review, Krell (2004) argued that parataxonomy cannot be considered a scientific activity due to limited reproducibility, revealed by large variation in gross accuracy for a given taxonomic group among studies, which, he hypothesized, was partly attributable to variation in morphotype identification among sorters. Our results in the “multiple volunteers” experiment support Krell’s concerns: the strong “volunteer” effect demonstrates that we cannot assume reproducibility of morphotypes identification across observers. In addition, we also demonstrated that parataxonomy may not be repeatable. The differences among volunteers could not be detected with APQE measures (showing no significant differences between botanists and volunteers) but were obvious from the examination of repeatability indices: on average, volunteers used twice as many morphotypes to describe a species across replicate plots than within plots. The difference between APQE measures and repeatability indices may be explained by the fact that the former reflect only variation in morphotype identification in the same habitat whereas the later encompass all habitats. The only way to overcome reproducibility and repeatability problems is to use more detailed and constrained methods, such as dichotomous identification keys and collection of voucher specimens deposited in herbarium, which may be as difficult and time-consuming as true taxonomy.

However, other methods of inventory based on true taxonomy and generally considered scientific methods also exhibit limited reproducibility. Variation among botanists, although rarely tested, can be significant (Rich and Smith 1996; Rich 1998), inducing a pseudo-turn-over effect (Leps and Hadincova 1992; Rich and Woodruff 1992; Oredsson 2000; Kercher et al. 2003; Scott and Hallam 2003; Archaux et al. 2006). Hence, variation in species detectability and reproducibility across observers are significant constraints in all inventory methods. Nevertheless, as supported by our results on reproducibility and repeatability, we can assume that parataxonomy is more liable to such problems.

Parataxonomy should thus not be used in monitoring programs, unless its main limitation (lack of robustness) can be overcome. For example, computer assisted tools might help reducing the variability among observers. This can be done in two ways: (1) by providing databases with pictures of the different morphotypes, filled in by parataxonomists themselves, who can upload their own pictures to compare morphotypes with voucher specimens (Basset et al. 2000; Oliver et al. 2000), (2) by using computer-aided identification that allows automatic species identification on the basis of morphological characters (Gaston and O’Neill 2004). To our knowledge such approaches have been mainly developed with arthropods (Do et al. 1999; Arbuckle 2002; Watson et al. 2003) in response to the “taxonomic impediment” (Wheeler et al. 2004), but they could be used by amateurs to monitor plants in the near future, with the development of online databases (e.g. NatureGate® project (Åhlberg et al. 2006)). Keeping in mind our results on accuracy, we can assume that, although these expensive methods are likely more reproducible than the one we used, they are also sensitive to the

problem of intraspecific dimorphism, and must be implemented with caution, especially to monitor species turnover.

Can parataxonomic data be used for large-scale monitoring of plants in common ecosystems?

Many examples of large-scale biomonitoring programs in common ecosystems involve the work of hundreds of amateurs (coordinated by professionals) using standardized protocols, repeated over time (Stewart et al. 2006). These programs essentially consist of recording the presence and absence of species in a given area and mapping their distribution (Teder et al. 2007). Data collected can be used to assess how the abundance of species (estimated, e.g. as the number of replicates in which a species has been recorded) changes between successive surveys (Smart et al. 2005), thus enabling the detection of local extinction or increase in frequency of a given species. Coupling such data with information on species characteristics (e.g. life history trait, habitat preferences, global distributions) and environmental data (e.g. habitat destruction, fragmentation, nutrient enrichment, climate changes) may help to assess some of the mechanisms responsible for biodiversity loss (Smart et al. 2003, 2005). For example, biotic homogenization, i.e. the gradual replacement of specialist species by a few generalist species (McKinney and Lockwood 1999; Olden et al. 2004; Rooney et al. 2004) can be detected by repeated surveys (Smart et al. 2006).

In comparison, the use of parataxonomic data in large-scale monitoring can be a pitfall, if used without caution to address these issues. First, morphotypes are less accurate than species at detecting turnover among habitats. In addition, lack of reproducibility and repeatability in morphotype identification may artificially inflate differences among habitats or across time. Finally, species characteristics can not be incorporated in such monitoring programs, due to the impossibility of assigning a single code to a given species. Therefore, a large-scale change, if detected, may not be easily interpreted due to the impossibility of assessing the direction and drivers of changes.

Conclusion

Parataxonomy can be viewed as a useful complement to taxonomic methods, enabling to quickly include the wider landscape matrix in global monitoring programs, where naturalist knowledge is often unavailable. This could allow the redeployment of skilled naturalists in «hotspots» (Oliver and Beattie 1997) where identification of rare species requires high levels of competence, and enable the multiplication of replicates at large-scale, encompassing all habitat types (Oliver et al. 2000). Nevertheless, parataxonomy cannot be considered a sustainable solution to the loss of taxonomists. In developed countries, morphotypes must be viewed only as a temporary solution, providing incomplete data, which is always better than no data, while taxonomist skills are missing. But in the long term conservationists and ecologists will not be able to do without naturalist skills. Species are more than just a code number, without biological content (Goldstein 1997), they are essential knowledge to achieve the exploration of community processes and diversity.

Acknowledgements The authors thank Tim Rich and one anonymous reviewer for helpful comments which greatly improved this manuscript. We also acknowledge Lorraine Bottin, Florence Devers, Margaret Evans, Anne-Sophie Gadot, Isabelle Le Viol, Jean-Baptist Mihoub and Audrey Muratet for their precious help in field experiments. This study was funded by Ile-de-France region.

References

- Åhlberg M, Lehmuskallio E, Lehmuskallio J (2006) NatureGate®, concept mapping and CmapTools: creating global networks of servers for improved learning about, in and for nature, ecosystems, biodiversity, and sustainable development. In: Canas A, Novak J (eds) Proceedings of the second international conference on concept mapping, San José
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32–46
- Anderson MJ (2004) PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland
- Anderson MJ (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland
- Andrianandrasana HT, Randriamahefasoa J, Durbin J et al (2005) Participatory ecological monitoring of the Alaotra wetlands in Madagascar. *Biodivers Conserv* 14:2757–2774
- Arbuckle T (2002) Automatic identification of bees' species from images of their wings. In: World Scientific (ed) International workshop on systems, signals and image processing, Manchester
- Archaux F, Gosselin F, Bergès L et al (2006) Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *J Veg Sci* 17:299–306
- Barratt BIP, Derraiik JGB, Rufaut CG et al (2003) Morphospecies as a substitute for Coleoptera species identification, and the value of experience in improving accuracy. *J R Soc N Z* 33:583–590
- Basset Y, Novotny V, Miller S et al (2000) Quantifying biodiversity: experience with parataxonomists and digital photography in Papua New Guinea and Guyana. *BioScience* 50:899–908
- Basset Y, Charles E, Hammond DS et al (2001) Short-term effects of canopy openness on insect herbivores in a rain forest in Guyana. *J Appl Ecol* 38:1045–1058
- Basset Y, Novotny V, Miller SE et al (2004) Conservation and biological monitoring of tropical forests: the role of parataxonomists. *J Appl Ecol* 41:163–174
- Bolger DT, Suarez AV, Crooks KR et al (2000) Arthropods in urban habitat fragments in southern California: area, age, and edge effects. *Ecol Appl* 10:1230–1248
- Bray JR, Curtis JT (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Wisconsin. Ecol Monogr* 27:325–349
- Cassey P, Blackburn TM (2006) Reproducibility and repeatability in ecology. *BioScience* 56:958–959
- Chessel D, Dufour A-B, Thioulouse J (2004) The ade4 package-I- One-table methods. *R News* 4:5–10
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecol* 18:117–143
- Cranston P, Hillman T (1992) Rapid assessment of biodiversity using 'biological diversity technicians'. *Aust Biol* 5:144–154
- Derraiik JGB, Closs GP, Dickinson KJM et al (2002) Arthropod morphospecies versus taxonomic Species: a case study with Araneae, Coleoptera, and Lepidoptera. *Conserv Biol* 16:1015–1023
- Do MT, Harp JM, Norris KC (1999) A test of a pattern recognition system for identification of spiders. *Bull Entomol Res* 89:217–224
- Engel SM, Voshell JR (2002) Volunteer biological monitoring: can it accurately assess the ecological condition of streams? *Am Entomol* 48:164–177
- Evans C, Abrams E, Reitsma R et al (2005) The neighborhood nestwatch program: participant outcomes of a citizen-science ecological research Project. *Conserv Biol* 19:589–594
- Firehock K, West J (1995) A brief history of volunteer biological water monitoring using macroinvertebrates. *J North Am Benthol Soc* 14:197–202
- Fischer J, Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob Ecol Biogeogr* 16:265–280
- Fore LS, Paulsen K, O'Laughlin K (2001) Assessing the performance of volunteers in monitoring streams. *Freshw Biol* 46:109–123
- Foster-Smith J, Evans SM (2003) The value of marine ecological data collected by volunteers. *Biol Conserv* 113:199–213
- Fried G, Bombarde M, Delos M et al (2005) Evolution de la flore du maïs : Mauvaises herbes, ce qui a changé en 30 ans. *Phytoma Déf Vég* 586:47–51
- Gaston KJ, Fuller RA (2008) Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends Ecol Evol* 23:14–19
- Gaston KJ, May RM (1992) Taxonomy of taxonomists. *Nature* 356:281–282
- Gaston KJ, O'Neill MA (2004) Automated species identification: why not? *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 359:655–667

- Goldstein PZ (1997) How many things are there? A reply to Oliver and Beattie, Beattie and Oliver, Oliver and Beattie, and Oliver and Beattie. *Conserv Biol* 11:571–574
- Holck MH (2008) Participatory forest monitoring: an assessment of the accuracy of simple cost-effective methods. *Biodivers Conserv*. doi:10.1007/s10531-007-9273-4
- Hopkins GW, Freckleton RP (2002) Declines in the numbers of amateur and professional taxonomists: implications for conservation. *Anim Conserv* 5:245–249
- Janzen DH (2004) Setting up tropical biodiversity for conservation through non-damaging use: participation by parataxonomists. *J Appl Ecol* 41:181–187
- Julliard R, Jiguet F (2002) Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. *Alauda* 70:137–147
- Kercher SM, Frieswyk CB, Zedler JB (2003) Effects of sampling teams and estimation methods on the assessment of plant cover. *J Veg Sci* 14:899–906
- Kerguelen M. 2003. Base de Données Nomenclaturales de la Flore de France (BDNFF) Version 3. Institut Français de la Biodiversité (ed) http://inpn.mnhn.fr/inpn/fr/download/Taxref_flore.htm. Cited 10 Nov 2007
- Kerr JT, Sugar A, Packer L (2000) Indicator taxa, rapid biodiversity assessment, and nestedness in an endangered ecosystem. *Conserv Biol* 14:1726–1734
- Krell F-T (2004) Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies—pitfalls and applicability of “morpho-species” sorting. *Biodivers Conserv* 13:795–812
- Leps J, Hadincova V (1992) How reliable are our vegetation analyses? *J Veg Sci* 3:119–124
- Longino JT, Colwell RK (1997) Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecol Appl* 7:1263–1277
- Lundmark C (2003) BioBlitz: getting into backyard biodiversity. *Bioscience* 53:329–329
- Majka CG, Bondrup-Nielsen S (2006) Parataxonomy: a test case using beetles. *Anim Biodivers Conserv* 29:149–156
- McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol Conserv* 127:247–260
- McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol Evol* 14:450–453
- Newson SE, Woodburn R, Noble DG et al (2005) Evaluating the breeding bird survey for producing national population size and density estimates. *Bird Study* 52:42–54
- Nielsen DL, Shiel RJ, Smith FJ (1998) Ecology versus taxonomy: is there a middle ground? *Hydrobiologia* 387:451–457
- Noss RF (1996) The naturalists are dying off. *Conserv Biol* 10:1–3
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P et al (2007) *vegan*: community ecology package
- Olden JD, Poff NL, Douglas MR et al (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol Evol* 19:18–24
- Oliver I, Beattie AJ (1993) A possible method for the rapid assessment of biodiversity. *Conserv Biol* 7:562–568
- Oliver I, Beattie AJ (1996a) Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecol Appl* 6:594–607
- Oliver I, Beattie AJ (1996b) Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conserv Biol* 10:99–109
- Oliver I, Beattie AJ (1997) Future taxonomic partnerships: reply to Goldstein. *Conserv Biol* 11:575–576
- Oliver I, Pik A, Britton D et al (2000) Virtual biodiversity assessment systems. *Bioscience* 50:441–450
- Oredsson A (2000) Choice of surveyor is vital to the reliability of floristic change studies. *Watsonia* 23:287–291
- Pavoine S, Dolédec S (2005) The apportionment of quadratic entropy: a useful alternative for partitioning diversity in ecological data. *Environ Ecol Stat* 12:125–138
- Penrose D, Call SM (1995) Volunteer monitoring of benthic macroinvertebrates: regulatory biologists' perspectives. *J North Am Benthol Soc* 14:203–209
- Pereira HM, Cooper DH (2006) Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends Ecol Evol* 21:123–129
- Perrings C, Jackson L, Bawa K et al (2006) Biodiversity in agricultural landscapes: saving natural capital without losing interest. *Conserv Biol* 20:263–264
- Pik AJ, Oliver I, Beattie AJ (1999) Taxonomic sufficiency in ecological studies of terrestrial invertebrates. *Austral Ecol* 24:555–562
- Pilgrim E, Hutchinson N (2003) Bluebells for Britain—a report on the 2003 Bluebells for Britain survey. Plantlife and the BSBI, Salisbury
- R Development Core Team (2004) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing
- Rich TCG (1998) Squaring the circles—bias in distribution maps. *Br Wildl* 9:213–219
- Rich TCG (2006) Floristic changes in vascular plants in the British Isles: geographical and temporal variation in botanical activity 1836–1988. *Bot J Linn Soc* 152:303–330
- Rich TCG, Smith PA (1996) Botanical recording, distribution maps and species frequency. *Watsonia* 21:155–167

- Rich TCG, Woodruff DS (1992) Recording bias in botanical survey. *Watsonia* 19:73–95
- Rivas JA (1997) Natural history: hobby or science? *Conserv Biol* 11:811–812
- Rooney TP, Wiegmann SM, Rogers DA et al (2004) Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understorey communities. *Conserv Biol* 18:787–798
- Scott WA, Hallam CJ (2003) Assessing species misidentification rates through quality assurance of vegetation monitoring. *Plant Ecol* 165:101–115
- Smart SM, Clarke RT, van de Poll HM et al (2003) National-scale vegetation change across Britain; an analysis of sample-based surveillance data from the Countryside Surveys of 1990 and 1998. *J Environ Manage* 67:239–254
- Smart SM, Bunce RG, Marrs R et al (2005) Large-scale changes in the abundance of common higher plant species across Britain between 1978, 1990 and 1998 as a consequence of human activity: tests of hypothesised changes in trait representation. *Biol Conserv* 124:355–371
- Smart SM, Ken Thompson K, Marrs RH et al (2006) Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proc R Soc B Biol Sci* 273:2659–2665
- Stewart K, Preston C, Ellis B (2006) People and plants: mapping the UK's wild flora. *Plantlife and the BSBI, Salisbury*
- Stoate C, Boatman ND, Borralho RJ et al (2001) Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J Environ Manage* 63:337–365
- Teder T, Moora M, Roosalu E et al (2007) Monitoring of biological diversity: a common-ground approach. *Conserv Biol* 21:313–317
- Trumbull DJ, Bonney R, Bascom D et al (2000) Thinking scientifically during participation in a citizen-science project. *Sci Educ* 84:265–275
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A et al (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity—ecosystem service management. *Ecol Lett* 8:857–874
- Ward DF, Larivière MC (2004) Terrestrial invertebrate surveys and rapid biodiversity assessment in New Zealand: lessons from Australia. *N Z J Ecol* 28:151–159
- Watson AT, O'Neill MA, Kitching J (2003) Automated identification of live moths (Macrolepidoptera) using Digital Automated Identification SYstem (DAISY). *System Biodivers* 1:287–300
- Wheeler QD (1995) Systematics, the scientific basis for inventories of biodiversity. *Biodivers Conserv* 4:476–489
- Wheeler QD, Raven PH, Wilson EO (2004) Taxonomy: impediment or expedient. *Science* 303:285
- Whitehead P (1990) Systematics: an endangered species. *System Zool* 39:179–184
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213–251
- Yoccoz NG, Nichols JD, Boulinier T (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends Ecol Evol* 16:446–453

C. Synthèse et perspectives

À l'issue de cette étude, il apparaît donc que l'utilisation de la parataxonomie en tant qu'outil de suivi devrait rester limitée au cas particulier des milieux requérant la mise en place rapide de suivis et pour lesquels on ne dispose pas d'observateurs compétents. Dans tous les cas, ce type d'approche ne devrait être employé que comme méthode d'appoint durant le délai nécessaire à la formation d'observateurs compétents et à la mise en place d'un encadrement scientifique adéquat. En effet, comme il a été montré dans la publication, les données issues de tels suivis ne peuvent, dans le meilleur des cas, fournir que des estimations de la richesse locale en espèces. L'estimation du turn-over d'espèces, mesure primordiale dans le cadre d'un suivi, s'avère en revanche plus aléatoire et peut varier fortement entre observateurs.

Cette étude a aussi été l'occasion d'une réflexion générale sur un certain nombre de difficultés à prendre en compte dans la mise en place d'un suivi. Nous concluons ainsi ce chapitre par les deux points suivants :

1. Nécessité de l'honnêteté scientifique dans l'emploi de la parataxonomie...et de toute autre méthode d'inventaire.

Cette étude souligne l'importance de tester la robustesse des méthodes utilisées dans le cadre de suivis, en termes de reproductibilité et de répétabilité. Nous avons ainsi été amenés à évoquer les limites de la parataxonomie qui ne répond pas à ces critères. Il serait toutefois trompeur de considérer que les méthodes de suivis et d'inventaires habituelles sont exemptes de ce type de défaut. Ces biais méthodologiques ne sont que rarement évalués, et les données issues d'inventaires sont souvent interprétées sans en tenir compte. Ainsi les rares études s'intéressant à la reproductibilité des relevés botaniques montrent que les variations entre observateurs peuvent être telles qu'elles génèrent des phénomènes de pseudo turnover, pouvant gravement compromettre la qualité d'un suivi (Kercher, Frieswyk, & Zedler, 2003; Leps, 2004; Oredsson, 2000; Rich & Woodruff, 1992). Ainsi, bien que notre étude tende à montrer que les méthodes parataxonomiques sont plus sensibles à ce type de biais, il convient de faire preuve des mêmes exigences à l'égard des méthodes d'inventaires et de suivis

habituelles en appliquant des protocoles standardisés et en testant régulièrement la robustesse de ces protocoles.

Dans un article où il évoque le caractère non scientifique de la parataxonomie, Krell (2004) reproche à cette méthode, outre son manque de reproductibilité, de ne pas répondre au critère scientifique de falsifiabilité. L'auteur souligne ainsi qu'il est impossible d'invalider l'attribution d'un organisme à un morphotype donné en raison du caractère subjectif de ce processus. Par opposition, un taxonomiste faisant appel, lors d'une identification, à une clé de détermination publiée, et conservant le spécimen déterminé (en herbier par exemple) pourra confronter son identification à une infirmation éventuelle. Or, cette faiblesse des méthodes parataxonomiques peut se retrouver dans la plupart des inventaires et suivis conventionnels effectués par des botanistes. Lorsque ce n'est pas dans le cadre d'un travail de taxonomie, il est peu courant que des naturalistes appliquent systématiquement l'ensemble des précautions décrites ci-dessus, de sorte que d'un point de vue falsificationniste, nombre d'études de biodiversité ne devraient pas être considérées comme scientifiques. Ici encore il est donc indispensable de faire preuve de la même exigence envers les méthodes de suivis classiques qu'envers la parataxonomie. Ainsi, n'importe quelle étude d'écologie ayant à collecter des données et identifier des organismes devrait considérer cette phase comme essentielle, et s'efforcer de garantir le maximum de rigueur à cette étape, même si elle n'est pas une fin en soi. À défaut de remplir des critères de falsifiabilité stricte, trop lourds à mettre en œuvre dans le cadre de suivis à grande échelle, il est nécessaire de garantir un minimum de soin au processus d'identification, en s'assurant d'une certaine homogénéité dans les méthodes utilisées entre observateurs (clés de détermination et référentiel taxonomique), en constituant des herbiers, au moins pour les spécimens les plus difficiles à identifier, et en prévoyant, sur la durée de l'étude, un temps suffisant réservé à la détermination.

2. Nécessité de maintenir et renouveler les savoirs naturalistes

Même si la parataxonomie ne peut être envisagée comme une alternative robuste au manque de naturalistes, il est probable que l'on assiste tôt ou tard à l'émergence de méthodes permettant de passer outre ce problème, telles que les méthodes de reconnaissance de taxons informatisées (Gaston & O'Neill, 2004) ou encore le barcoding (Kress, Wurdack, Zimmer, Weigt, & Janzen, 2005). Toutefois, ces méthodes souffrent encore actuellement de biais (Do, Harp, & Norris, 1999; Will & Rubinoff, 2004) qui devraient les empêcher d'être opérationnelles à court ou moyen terme dans le cadre d'une utilisation à large échelle. Il

apparaît donc que la meilleure solution à l'heure actuelle est d'avoir recours à des naturalistes compétents, ce qui implique une revalorisation des savoirs naturalistes, et la formation de personnels qualifiés pour mener à bien des suivis de biodiversité. Le succès de programmes de suivis de l'avifaune basés sur la participation de naturalistes amateurs bénévoles (Newson, Woodburn, Noble, & Baillie, 2005), ne doit pas faire oublier que de tels suivis constituent des cas particuliers ciblant des groupes taxonomiques « populaires » (Battersby & Greenwood, 2004; Bell et al., in press) comprenant un nombre d'espèces relativement restreintes (280 espèces nicheuses en France métropolitaine). La situation est toute autre dans le cas de groupes taxonomiques moins emblématiques comme les insectes (35270 espèces en France métropolitaine) (Hopkins & Freckleton, 2002) ou les plantes (4900 espèces indigènes en France métropolitaine³) pour lesquels la mise en place de suivis souffre d'un manque de naturalistes qualifiés (Malengreau, 2006). Rappelons qu'en signant la stratégie mondiale de conservation des plantes la France s'est engagée à augmenter le nombre de personnes formées travaillant avec des moyens appropriés à la conservation des plantes (article 5.1). La mise en place d'un suivi des communautés de plantes communes répondant à des critères scientifiques de standardisation n'est possible qu'à ce prix.

³ L'ensemble de ces chiffres proviennent du rapport 2006 de l'IFEN (IFEN, 2006)

IV. Effet des pressions humaines sur les communautés de plantes communes à large échelle : occupation humaine et homogénéisation biotique

« Toute la flore — comme une qui va mourir en plein soleil implacable de midi — du bouton d'or aux plus extravagantes orchidées. Nul être humain, nul animal : le globe est couvert de fleurs — moi, rêveur solitaire au milieu.

Je fais un geste: tout s'assombrit ; le soleil se détache du ciel, dégringole et s'enfuit, étoile filante de moins en moins visible. Il stagne un jour lie-de-vin ; les fleurs se teignent de nuances sombrement violettes. — J'essaie de cueillir un bouquet : chaque corolle perd sa tige, se désagrège, tombe en fine poudre...

Je ferme les yeux : un jour verdâtre filtre ; les fleurs pâlissent, pâlissent ; les voici blanches, aux tons de cires, cadavéreuses. Des ailes sans corps s'ouvrent et se ferment — silencieusement...»

Adolphe Retté, Thulé des brumes,
Le crépuscule des fleurs (1891)

A. Effet des pressions humaines sur les communautés de plantes communes: état des connaissances actuelles

1. *Origine des données disponibles*

Le plupart des études sur les plantes s'intéressent à des populations d'espèces ciblées (Lindborg, Cousins, & Eriksson, 2005; Rich & Sydes, 2000), ou à des habitats particuliers choisis pour leur valeur patrimoniale (Butaye, Adriaens, & Honnay, 2005; Krauss, Klein, Steffan-Dewenter, & Tschardtke, 2004). Dans le cadre de notre étude, nous nous intéresserons aux assemblages de plantes communes, tels que nous les avons évoqués au chapitre 1 : la notion de plantes communes est ici entendue dans le sens d'espèces assez abondantes pour que l'on puisse disposer de données sur les variations de leur fréquence à large échelle. Deux types d'approches peuvent être utilisés pour documenter les variations de fréquences de ces espèces :

(1) **L'approche diachronique** s'intéresse à l'évolution des communautés au cours du temps. Ce type d'approche implique de disposer de relevés floristiques effectués sur le même site à plusieurs années d'intervalle. Afin d'être à même de déceler si les changements observés s'opèrent à plus large échelle, et d'en inférer les causes, il est par ailleurs nécessaire de disposer de relevés sur un grand nombre de sites. De telles séries temporelles sont malheureusement rarement disponibles en écologie. Cette discipline est en effet relativement jeune, et les données standardisées sur la flore, collectées dans le cadre d'études écologiques ont rarement plus de 20 ans (en dehors des quelques exceptions décrites ci-dessous). Aujourd'hui encore, la plupart des études en écologie s'étalent sur des durées inférieures à la décennie (Magnuson, 1990). Hormis pour ces échelles de temps plutôt brèves, les études comparent des inventaires floristiques effectués à des intervalles de temps très longs, de l'ordre de plusieurs siècles/millénaires, grâce aux données palynologiques (Karlsson, Hornberg, Hannon, & Nordstrom, 2007; Naughton, Bourillet, Sanchez Goni, Turon, & Jouanneau, 2007). Entre ces extrêmes, les durées de l'ordre de quelques décennies ne sont que très rarement documentées, de sorte que la plupart des effets anthropiques sur la biodiversité depuis le siècle dernier ont rarement pu être suivis et quantifiés. Ainsi, de nombreux botanistes font mention de disparitions locales d'espèces depuis l'après-guerre, de sorte que cette période est souvent considérée comme une phase de bouleversements majeurs

pour la flore. Une étude de Preston au Royaume-Uni (Preston, 2003) montre pourtant qu'il existait dès le XIX^{ième} siècle des atlas mentionnant des changements dans la flore (Winch, 1831), parfois accompagnés de listes d'espèces éteintes dans l'aire considérée (Gibson, 1862). Ainsi, le manque de données fiables, et les jugements subjectifs des observateurs sur l'ampleur des changements, font qu'il est difficile de savoir si les transformations observées au cours de l'époque contemporaine sont réellement exceptionnelles, ou si les botanistes ont simplement une tendance naturelle à percevoir les changements de leur époque comme particulièrement marquants. Ceci a amené Magnuson (1990) à parler de «présent invisible» pour désigner le laps de temps nous séparant de la dernière révolution industrielle, au cours duquel un grand nombre de changements affectant la biodiversité se sont produits sans pouvoir être documentés de façon fiable (Magnuson, 1990).

(2) **L'approche synchronique** est communément utilisée pour pallier le manque de séries temporelles. Ce type d'approche postule que les patrons spatiaux observés à un instant donné peuvent permettre d'inférer les changements se déroulant au cours du temps («space-for-time substitution» (Johnson & Miyanishi, 2008)), en positionnant par exemple, des relevés le long d'un gradient d'urbanisation (Schwartz, Thorne, & Viers, 2006; Kühn & Klotz, 2006) afin de comprendre quel pourrait être l'impact de l'urbanisation au cours du temps.

2. Les changements documentés

À l'heure actuelle, seules quelques études diachroniques ont pu quantifier précisément les changements s'étant opérés dans les communautés végétales au cours du siècle dernier, en comparant des données anciennes et actuelles. La plupart de ces études se sont appuyées sur des réseaux de placettes fixes en forêts tempérées, et montrent une baisse de la richesse spécifique locale. Des placettes d'observation dans la forêt de Bialowieza (Pologne) ont vu en 25 ans une perte de 45% d'espèces (Kwiatkowska, 1994), tandis que des enclos dans la réserve de Heart's Content (Etats-Unis) ont subi des pertes moyennes de 70% en 60 ans (Rooney & Dress, 1997). De la même manière, des comparaisons effectuées à l'échelle du siècle sur l'île de Staten, et dans la réserve de Middlesex Fells (États-Unis) montrent, dans les deux cas, des pertes d'espèces natives de l'ordre de 40% (Drayton & Primack, 1996; Robinson, Yurlina, & Handel, 1994). Par ailleurs il semble que les changements observés se produisent différemment en fonction du type d'espèces considéré, ainsi Rooney et al. (2004) ont pu montrer une diminution globale de 18,5% des espèces natives dans les forêts du nord

du Wisconsin (Etats-Unis), alors que dans le même temps, les espèces naturalisées tendaient à augmenter. Ces réactions contrastées entre espèces soulignent que les changements de fréquence s'opérant au sein des communautés peuvent se produire dans plusieurs sens simultanément (Waller & Rooney, 2004). D'autres études, comparant les atlas de la flore vasculaire du Royaume-Uni dressés dans les années 1960 et 1990 (Preston et al., 2002b), ont permis de déceler des changements de fréquence variables selon le type d'espèces. Les espèces typiques de certains milieux ont vu leur fréquence diminuer au cours du dernier demi-siècle, en particulier les espèces des prairies calcaires, des landes, des zones humides et des milieux agricoles (Rich & Woodruff, 1996). D'une manière générale, ces changements traduisent un recul des espèces possédant certaines caractéristiques propres, telles qu'une tendance à l'oligotrophie, une petite taille (ces deux traits caractérisant souvent des plantes stress-tolérantes dans la classifications de Grime), ou encore une affinité nordique (Preston et al., 2002a). Dans le même temps, d'autres espèces ont pu voir leur fréquence augmenter, telles que les espèces naturalisées, d'affinité méditerranéenne, ou nitrophiles. Ce type de résultat a été retrouvé dans d'autres études similaires, se focalisant sur une échelle plus réduite (McCollin, Moore, & Sparks, 2000), ou sur d'autres zones géographiques (Van der Veken, Verheyen, & Hermy, 2004). Il apparaît donc qu'à une échelle locale la richesse observée ne diminue pas toujours malgré les extinctions d'espèces, car ces espèces « perdantes » peuvent être remplacées par un cortège d'espèces « gagnantes » (Chocholoušková & Pysek, 2003). Ce remplacement graduel d'espèces locales par quelques espèces gagnantes, peut conduire en revanche à une similarité accrue entre sites (diminution de la diversité β), et constitue l'une des facettes de l'homogénéisation biotique.

3. L'homogénéisation biotique

L'homogénéisation biotique est définie comme l'ensemble des processus par lesquels la similarité entre communautés augmente (McKinney & Lockwood, 1999; Olden et al., 2004). Cette définition peut recouvrir des processus d'homogénéisation génétique, taxonomique, ou fonctionnelle, selon qu'elle se traduit respectivement par une augmentation de la similarité (1) du pool génétique, (2) de l'identité taxonomique ou (3) du rôle fonctionnel des espèces entre communautés (Olden & Rooney, 2006). Dans la suite de ce document nous nous intéresserons aux processus d'homogénéisations taxonomique et fonctionnelle.

a) L'homogénéisation biotique taxonomique

L'étude du processus d'homogénéisation biotique s'est longtemps limitée à son aspect taxonomique. Il s'agissait alors souvent de documenter les conséquences de l'invasion d'espèces récemment naturalisées, phénomène pouvant se traduire par une augmentation locale de la diversité en raison de l'arrivée de ces espèces naturalisées, aux dépens de la diversité régionale (diversité- β), ces mêmes espèces se retrouvant dans l'ensemble des communautés (Figure 18, scénario1).

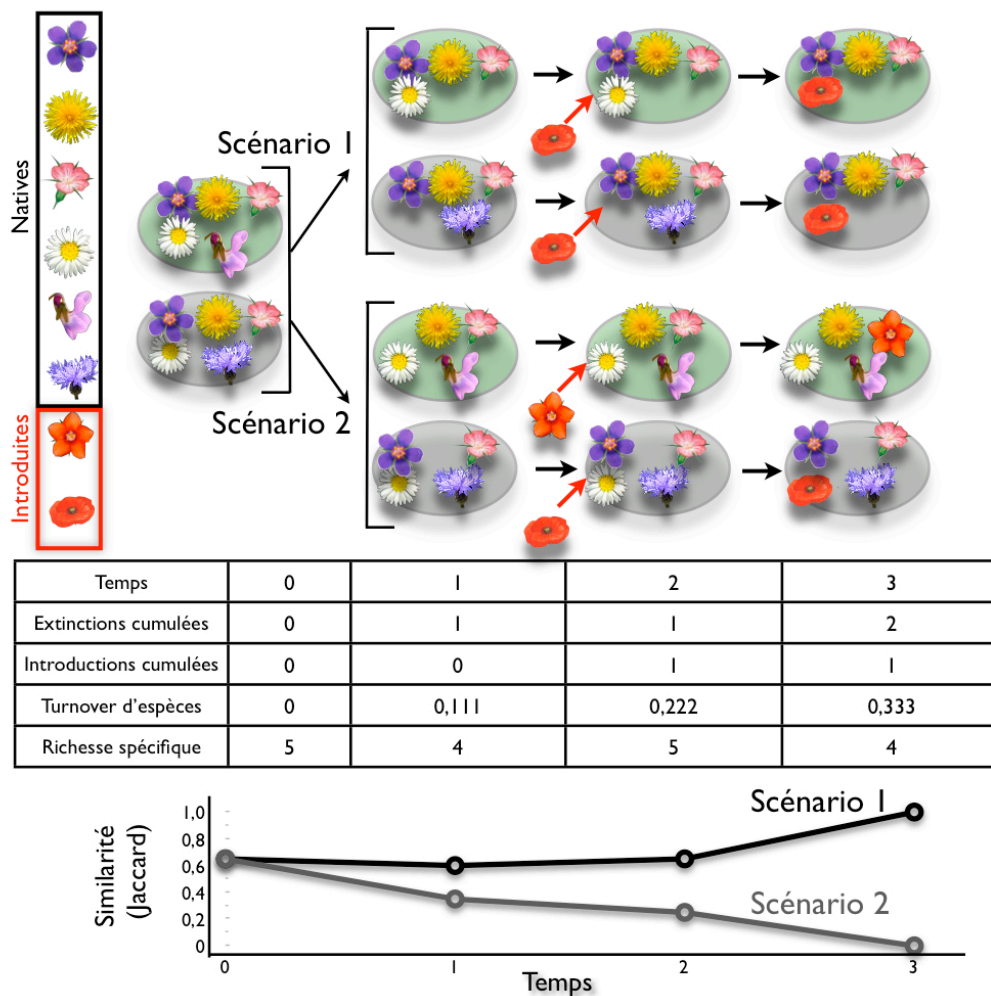


Figure 18 Illustration des effets possibles de l'arrivée d'espèces naturalisées au sein de communautés d'espèces natives. Les deux scénarios présentés comportent le même nombre d'espèces et subissent le même turnover d'espèces au cours du temps. Dans le scénario n°1, on est en présence d'un cas d'homogénéisation biotique taxonomique aboutissant à une augmentation de la similarité entre communautés. Le deuxième scénario montre qu'au contraire dans certains cas l'arrivée d'espèces naturalisées entraîne une différenciation accrue des communautés. Adapté de Olden et Rooney, 2006.

De multiples études ont déjà permis de documenter des cas d'homogénéisation taxonomique provoqués par l'arrivée d'espèces naturalisées, sur des groupes taxonomiques variés tels que les plantes (Kühn & Klotz, 2006; McKinney, 2004; Schwartz et al., 2006), les mollusques (Cowie, 2001), les insectes (Holway & Suarez, 2006), ou encore les vertébrés, parmi lesquels les poissons (Marchetti, Lockwood, & Light, 2006) et les reptiles (Smith, 2006). Deux points doivent toutefois être soulignés :

(1) L'arrivée d'espèces naturalisées ne se solde pas nécessairement par une homogénéisation taxonomique (Figure 18, scénario 2)

(2) Les processus d'homogénéisation taxonomique ne sont pas forcément imputables aux espèces naturalisées. Il a ainsi pu être montré que l'homogénéisation taxonomique pouvait être attribuable à quelques espèces natives « gagnantes », favorisées par certains facteurs, tels que l'urbanisation (McKinney, 2006), l'herbivorie (Rooney, Wiegmann, Rogers, & Waller, 2004), ou le turnover d'habitats naturels (Vellend et al., 2007).

b) L'homogénéisation biotique fonctionnelle

Lorsqu'on s'intéresse aux caractéristiques des espèces gagnantes et perdantes, il s'avère que certaines caractéristiques intrinsèques de ces espèces — dans un contexte environnemental donné — permettent d'expliquer leurs différences de succès : mode de dispersion, degré de nitrophilie, type biologique chez les plantes (Smart et al., 2005; Wiegmann & Waller, 2006), habitude de nidification et période de migration chez les oiseaux (Clergeau, Croci, Jokimäki, Kaisanlahti-Jokimäki, & Dinetti, 2006; Jenni & Kéry, 2003), ou encore taille corporelle chez les mammifères (Cardillo et al., 2005). L'étude de la distribution des tels traits entre communautés permet de détecter des phénomènes d'homogénéisation biotique fonctionnelle, en mettant en évidence la convergence de différentes communautés vers les mêmes « syndromes fonctionnels » (Smart et al., 2006). La mesure de l'homogénéisation biotique fonctionnelle consiste donc à calculer la similarité entre communautés en termes fonctionnels, sans tenir compte de l'identité des espèces. La nécessité de considérer les communautés dans leur aspect fonctionnel, en n'hésitant pas à faire abstraction de l'identité des espèces, est d'ailleurs fréquemment soulignée, comme une condition essentielle à la compréhension de certaines lois régissant les communautés (McGill, Enquist, Weiher, & Westoby, 2006). Ainsi, envisager les communautés comme des assemblages d'organismes caractérisés par certains traits, et étudier la distribution de ces traits

le long d'un gradient environnemental, peut être un moyen de comprendre comment ces communautés sont susceptibles de réagir à un changement de l'environnement (par exemple un réchauffement climatique).

Jusqu'ici, l'étude de l'homogénéisation des communautés de plantes s'est souvent limitée à l'étude de l'homogénéisation taxonomique (Kühn & Klotz, 2006; McKinney, 2004; Olden, Poff, & McKinney, 2006; Pyšek et al., 2004; Schwartz et al., 2006; Vellend et al., 2007), peu d'études s'étant intéressées à l'homogénéisation fonctionnelle (Rooney et al., 2004; Smart et al., 2006). Il est pourtant largement admis que la diversité fonctionnelle des communautés de plantes est un élément essentiel de la stabilité des écosystèmes et la base de la qualité des services qu'ils peuvent rendre (Diaz, 2001; Tilman, 2001).

Dans le cadre de ce travail, nous avons cherché à quantifier l'impact de l'occupation humaine — mesurée *via* la fragmentation et la stabilité du paysage — sur les communautés de plantes communes, en utilisant les données collectées en 2006 dans le cadre de notre suivi des plantes communes à l'échelle régionale (Vigie-Plantes), décrit au chapitre 1. Notre idée de départ était de tester si on observait une homogénéisation taxonomique et fonctionnelle au sein des assemblages de plantes communes en réponse à ces pressions. Très vite, il est apparu que l'homogénéisation fonctionnelle pouvait être évaluée d'une multitude de façons. Dans un premier temps, nous exposerons différentes manières d'évaluer la diversité fonctionnelle des espèces, ce qui nous conduira à évoquer la notion de spécialisation. Nous présenterons ensuite les résultats obtenus sur l'homogénéisation des communautés de plantes communes sous forme d'un manuscrit en préparation.

B. Mesurer l'homogénéisation fonctionnelle

1. Notion de spécialisation des espèces

Mesurer l'homogénéisation fonctionnelle requiert classiquement de disposer d'informations sur la niche des espèces. La niche écologique d'une espèce reflète l'ensemble des interactions de cette espèce avec son environnement (Hutchinson, 1959) : elle est constituée par l'ensemble des conditions environnementales — biotiques comme abiotiques — permettant le maintien de populations viables d'une espèce donnée (par exemple : hygrométrie, acidité, présence de pollinisateurs, de prédateurs, etc.). En vertu du principe d'exclusion compétitive de Volterra et Gause (Gause, 1934), deux espèces ne peuvent jamais occuper la même niche dans un écosystème. Ainsi, on observe une modulation de la largeur des niches entre espèces (Figure 19), conduisant les espèces à posséder des niches plus ou moins étroites. La largeur de niche d'une espèce correspond à une mesure de son degré de spécialisation ; les espèces étant d'autant plus spécialistes que leur niche est étroite.

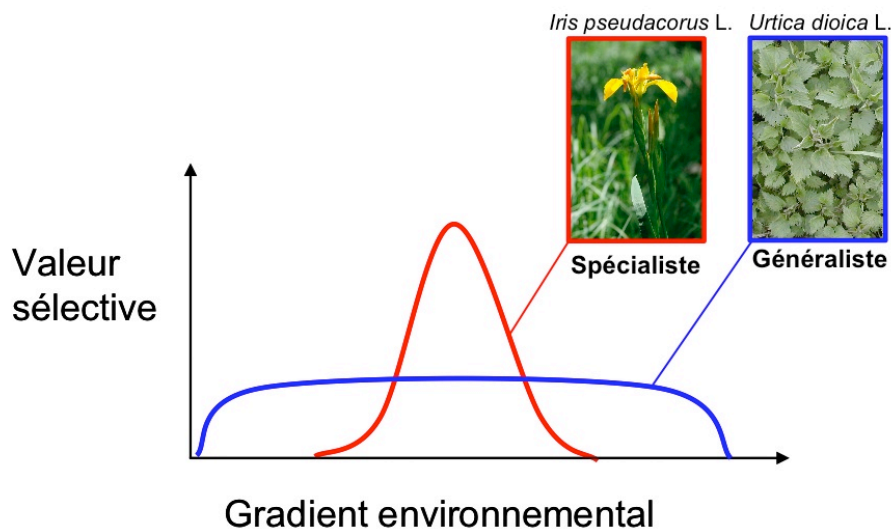


Figure 19 : Schéma comparant la valeur sélective d'espèces généralistes et spécialistes en fonction d'un gradient environnemental. Les espèces spécialistes ont une très bonne valeur sélective sur une gamme étroite de conditions environnementales alors que les espèces généralistes ont une valeur sélective moyenne sur toute la gamme de conditions environnementales. Photographies de l'auteur.

Le degré de spécialisation d'une espèce est considéré comme un compromis entre sa capacité à exploiter différentes ressources et ses performances à les exploiter ; ainsi une espèce spécialiste sera capable d'exploiter une gamme restreinte de ressources, mais sera en contrepartie capable de les exploiter d'une manière très efficace, tandis qu'une espèce généraliste sera capable d'utiliser un large éventail de ressources mais de manière moins performante. Cette prédiction a déjà pu être vérifiée *in vivo* sur différents poissons de récifs coralliens (Caley & Munday, 2003) et en laboratoire sur des populations de bactéries (Cooper & Lenski, 2000).

Lorsqu'on s'intéresse aux processus d'homogénéisation biotique fonctionnelle touchant les communautés, il s'avère que les espèces gagnantes et perdantes se distinguent souvent par leur degré de spécialisation; les espèces les plus généralistes (gagnantes) étant favorisées aux dépens des spécialistes (perdantes) (McKinney & Lockwood, 1999). Ce fait a pu être vérifié au sein de nombreux groupes taxonomiques: insectes (Warren et al., 2001), oiseaux (Julliard et al., 2004), ou plantes (Rooney & Dress, 1997). La quantification du degré de spécialisation des espèces semble donc être un bon moyen d'étudier le processus d'homogénéisation fonctionnelle.

2. Quantification de la spécialisation des espèces

La quantification du degré de spécialisation des espèces s'est souvent faite suivant une dichotomie, les espèces étant considérées comme spécialistes ou généralistes. Lorsqu'un tel classement n'est pas établi simplement sur un avis d'expert (Batary et al., 2007), la spécialisation est alors considérée par rapport à une composante particulière de la niche de l'espèce, en fonction du type d'espèces considérées : par exemple le degré de nitrophilie (Smart et al., 2005), le type d'habitat (Helm et al., 2006), les pollinisateurs (Ashworth, Aguilar, Galetto, & Aizen Adrian, 2004) chez les plantes, ou la longueur des pièces buccales (Goulson, Hanley, Darvill, Ellis, & Knight, 2005), et le spectre des plantes hôtes (Warren et al., 2001) chez les insectes.

Un classement des espèces le long d'une échelle spécialiste-généraliste refléterait plus fidèlement la niche écologique qu'un simple classement en spécialistes ou généralistes, car il existe tout un continuum entre ces deux pôles (Clavel, 2008). Un tel classement impliquerait toutefois de mesurer les performances d'une espèce donnée le long de nombreux gradients environnementaux (Devictor et al., 2008), ce qui s'avère en pratique extrêmement difficile, notamment car toutes les dimensions de la niche d'une espèce sont rarement connues

(Fridley, Vandermast, Kuppinger, Manthey, & Peet, 2007). Face à ce constat, un ensemble de méthodes a été mis au point pour calculer des indices de spécialisation, intégrant l'ensemble des dimensions de la niche, en utilisant des données de relevés d'espèces. Nous allons passer en revue, puis comparer certaines de ces méthodes.

a) Méthodes basées sur l'habitat

Une première approche prend en compte les différents types d'habitats dans lesquels se trouve une espèce donnée. Ce type d'approche postule que l'habitat d'une espèce intègre nombre de facteurs biotiques et abiotiques, reflétant la niche de l'espèce. Ainsi, en regardant le nombre d'habitats dans lesquels une espèce est présente, il devient possible d'estimer son degré de spécialisation. On peut en effet s'attendre à ce qu'une espèce présente dans de nombreux habitats ait des exigences assez souples pour de nombreux paramètres du milieu (luminosité, hygrométrie, interactions biotiques), par rapport à une espèce présente dans un seul habitat. Un certain nombre d'auteurs ont donc quantifié la spécialisation des espèces *via* le nombre d'occurrences d'une espèce dans un habitat donné. C'est ainsi que Rooney et al. (2004) ont développé un indice de largeur d'habitat (« habitat breath index ») pour étudier l'homogénéisation fonctionnelle touchant les communautés de plantes de sous-bois du Wisconsin. Cet indice est basé sur le nombre d'habitats dans lesquels une espèce donnée a été répertoriée. Une autre étude sur les araignées (Entling, Schmidt, Bacher, Brandl, & Nentwig, 2007) a évalué leur niche en extrayant les deux premiers axes d'une ACP obtenue avec des données d'occurrence collectées dans la littérature pour 70 habitats. Ces approches présentent l'avantage de permettre de classer les espèces sur une échelle de spécialisation croissante, sur une base objective, à partir de données généralement disponibles dans la bibliographie.

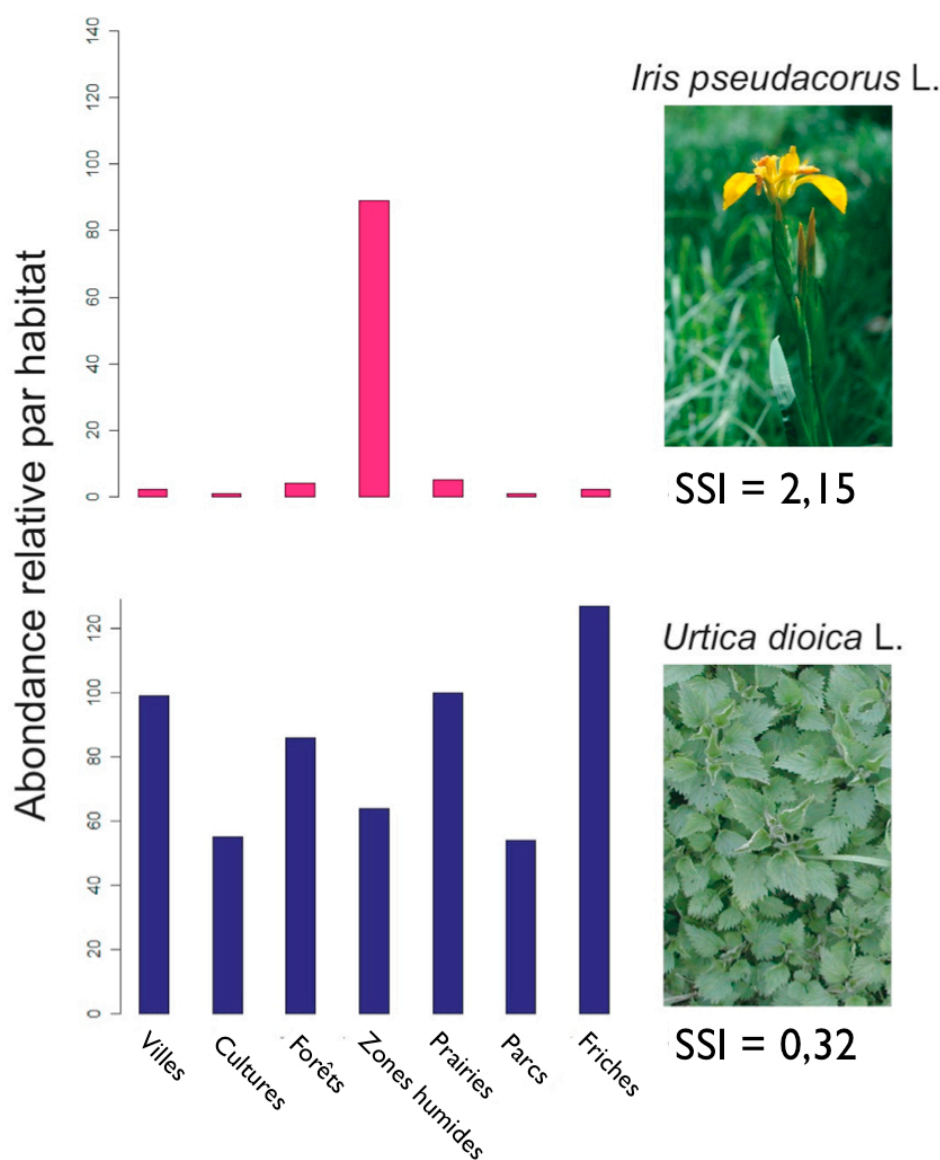


Figure 20 : Exemples tirés des analyses de la base de donnée FLORA montrant deux espèces présentes dans tous les habitats étudiés, mais avec des densités très différentes. En considérant le coefficient de variation d'abondance entre habitats, le SSI (Species Specialization Index) permet de tenir compte de ces variations de densité, et de distinguer une espèce spécialiste (*Iris Pseudacorus* L.) d'une plus généraliste (*Urtica dioica* L.). Photographies de l'auteur.

Toutefois, une faiblesse de ces méthodes est qu'elles ne tiennent pas compte du fait que des espèces peuvent être présentes au sein de nombreux habitats avec des abondances très variables. La Figure 20 présente ainsi l'abondance relative de deux espèces de plantes dans les sept habitats les plus répandus d'Île-de-France : bien que les deux espèces se trouvent dans tous les habitats, il apparaît clairement que leurs variations d'abondances entre habitats sont très différentes. L'Ortie dioïque est abondante dans tous les habitats, tandis que l'Iris faux-acore n'est abondant que dans un seul habitat, et présent occasionnellement dans

les autres. Au vu de ce qui a été dit précédemment on s'attend à ce que l'Ortie soit une espèce ayant une niche assez large, car capable de maintenir des populations dans une grande variété de conditions environnementales, tandis que l'Iris faux-acore semble être une espèce spécialiste ne parvenant à maintenir un grand nombre de populations que dans un type d'environnement particulier. Dans le cadre d'une mesure de la spécialisation fondée sur la distribution dans les habitats, il apparaît donc nécessaire de tenir compte des variations d'abondance entre habitats, d'autant que le cas de figure décrit précédemment se rencontre souvent dans la nature, en raison notamment de la dynamique source-puits de certaines populations, qui explique qu'une espèce peut être présente dans nombre d'habitats, mais ne constituer des populations abondantes que dans un seul (Julliard, Clavel, Devictor, Jiguet, & Couvet, 2006). Pour prendre en compte ces variations d'abondance, deux méthodes peuvent être envisagées :

(1) Julliard et al. (2006) ont mis au point un indice de spécialisation, le SSI (Species Specialization Index) basé sur le coefficient de variation de l'abondance des espèces entre habitats. Cet indice calculé sur les populations d'oiseaux d'après les données récoltées dans le cadre du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC) a déjà permis de mettre en évidence des phénomènes d'homogénéisation fonctionnelle des communautés d'oiseaux (Devictor, Julliard, Couvet, Lee, & Jiguet, 2007; Devictor et al., 2008; Devictor, Julliard, & Jiguet, in press). La Figure 20 présente un exemple de calcul du SSI pour deux espèces de plantes, sur un jeu de données décrit plus bas.

(2) La méthode IndVal, développé par Dufrêne et Legendre (1997) sur les plantes permet de calculer si une espèce donnée peut être considérée comme indicatrice d'un milieu. Bien que cette méthode se propose de quantifier le caractère indicateur des espèces, et non leur spécialisation à proprement parler, nous nous y sommes néanmoins intéressés car ces deux notions sont souvent confondues dans des études d'écologie végétale (en particulier en phytosociologie). La méthode Indval génère des valeurs permettant de classer les espèces comme plus ou moins indicatrices d'un milieu. Le caractère indicateur d'une espèce dépend de deux critères: sa spécificité, qui est maximale lorsqu'elle n'est présente que dans un seul type de milieu, et sa fidélité, qui est maximale lorsqu'elle est présente dans tous les relevés de ce milieu. La spécificité se rapproche des mesures de spécialisation telle celle mise au point par Rooney et al. (2004), tandis que la fidélité permet de différencier les espèces se trouvant en abondance dans un habitat de celles s'y trouvant occasionnellement. La valeur indicatrice

de l'espèce, qui combine ces deux paramètres, est à son maximum lorsque la spécificité et la fidélité sont les plus fortes (Dufrêne & Legendre, 1997).

Dans certaines conditions, calculer un indice de spécialisation en se basant sur les habitats peut se révéler problématique. Tout d'abord, il peut être difficile dans certains cas de lier de façon certaine un habitat à un relevé ; c'est le cas, par exemple, lorsqu'un inventaire est effectué en limite de deux habitats, ou lorsqu'il est nécessaire de descendre à un niveau de résolution très fin dans la détermination des habitats. Il est alors probable que l'on observe un manque de reproductibilité dans la détermination de l'habitat entre observateurs. De plus, lorsqu'on s'intéresse aux communautés végétales, calculer des indices sur les espèces composant une communauté à partir de l'habitat où se trouvent ces espèces peut se révéler circulaire. En effet, la plupart des nomenclatures utilisées pour délimiter les habitats (Bissardon, Guibal, & Rameau, 1991) sont précisément basées sur l'aspect de la végétation, et sur la présence de quelques espèces indicatrices de ces habitats. Ainsi, si au vu de son indice de spécialisation, un arbre forestier est considéré comme spécialiste, il y a de bonnes chances que ce soit pour la simple raison qu'il se trouve dans un habitat qu'il sert lui-même à définir.

b) Méthodes basées sur la co-occurrence entre espèces

Pour contourner ce problème, Fridley et al. (2007) qui travaillent sur les espèces ligneuses forestières, ont mis au point une méthode alternative pour calculer un indice de spécialisation des espèces à partir de relevés floristiques, sans avoir à lier un relevé à un habitat. Cette méthode est basée sur la co-occurrence entre espèces ; elle postule qu'une espèce généraliste, qui vit dans plusieurs habitats, côtoie plus d'espèces qu'une espèce spécialiste limitée à un seul habitat. La méthode de Fridley va chercher à quantifier le turnover d'espèces entre les relevés où se trouve une espèce donnée, afin de mesurer le nombre d'espèces qu'elle côtoie, et lui attribuer ainsi un indice de spécialisation, suivant la formule suivante :

$$\theta = \gamma - \mu(\alpha)$$

Avec γ représentant le nombre de co-occurrences total sur l'ensemble des relevés, et $\mu(\alpha)$ la co-occurrence moyenne par relevé. Notons que cette mesure correspond à une mesure classique de diversité β renommée θ par Fridley et al. pour éviter toute confusion. La valeur de θ est d'autant plus élevée qu'une espèce est généraliste (Figure 21).

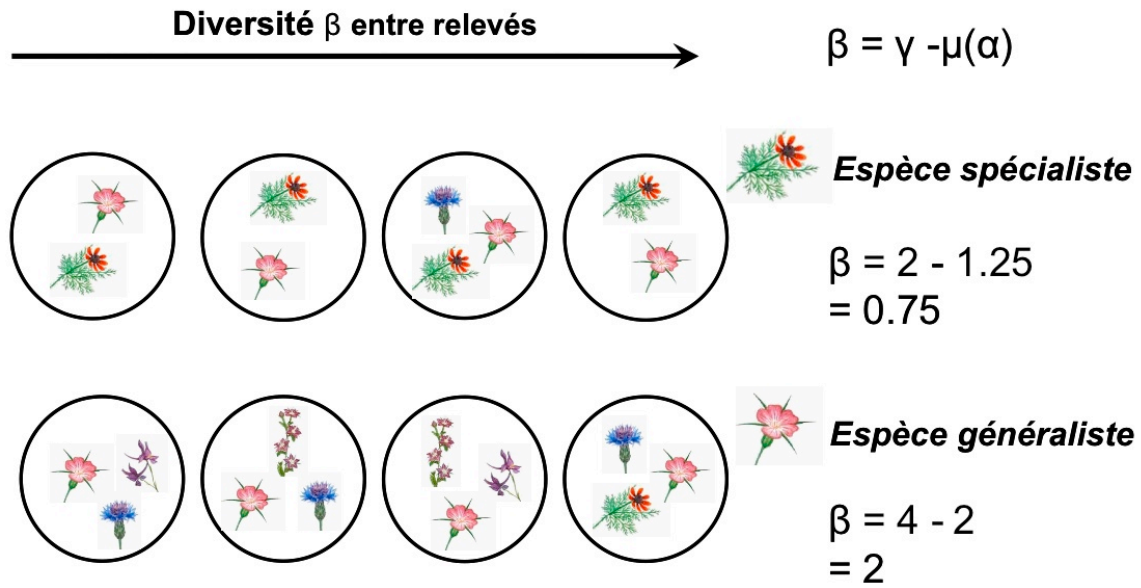


Figure 21 : Exemple de calcul de l'indice de spécialisation de Fridley (Fridley et al. 2007). γ représente le nombre total d'espèces côtoyées par une espèce dans l'ensemble des relevés tirés au sort, tandis que $\mu(\alpha)$ représente le nombre moyen d'espèces côtoyées par relevé. Le coefficient calculé, qui correspond à une mesure de la diversité β entre relevés (nommé θ par Fridley) est d'autant plus élevé qu'une espèce est généraliste. Illustrations des plantes tirées de Jauzein, (1995).

Dans un jeu de données issues de relevés floristiques classiques, on trouve généralement de fortes différences de fréquences entre les espèces présentes, ce qui pourrait induire un biais important dans le calcul de θ . Les espèces les plus fréquentes dans le jeu de données ont, en effet, toutes les chances de côtoyer de nombreuses espèces, sans que cela laisse augurer quoi que ce soit de leur degré de spécialisation. Avant de procéder au calcul de θ il est donc nécessaire de tirer au sort un nombre n fixe de relevés pour toutes les espèces du jeu de données, présentes plus de n fois. Ce processus est répété un nombre élevé de fois et l'ensemble des θ trouvés pour chaque espèce est ensuite moyenné pour obtenir une valeur θ finale rendant compte du degré de spécialisation de l'espèce.

C. Comparaison des différents indices de spécialisation chez les plantes

1. Objectifs

Nous avons fait le choix de tester l'homogénéisation fonctionnelle dans nos données en optant pour un indice de spécialisation, plutôt qu'en utilisant des traits d'histoire de vie car, comme nous l'avons expliqué plus haut, la spécialisation des espèces est une bonne mesure intégrative des différentes dimensions de la niche d'une espèce. Il reste à savoir quel indice utiliser parmi les trois décrits précédemment : SSI, Fridley, ou IndVal. Le SSI a déjà été utilisé pour étudier l'homogénéisation fonctionnelle avec des données similaires aux nôtres, mais sur les oiseaux, tandis que IndVal et Fridley ont été mis au point sur les plantes, mais n'ont encore jamais été utilisés pour étudier l'homogénéisation fonctionnelle des communautés. Nous avons donc calculé ces indices sur des données d'inventaires botaniques, afin de les comparer:

(1) Nous avons d'abord cherché à tester si certains de ces indices pouvaient être sensibles à la rareté des espèces. Des espèces bien que rares peuvent, en effet, avoir une niche relativement large si elles sont présentes dans différents types de milieux. Inversement des espèces communes peuvent être spécialistes d'un milieu largement répandu et donc apparaître comme des espèces communes. Un indice de spécialisation doit donc pouvoir faire la différence entre ces deux effets.

(2) Nous avons ensuite cherché à savoir si les indices étaient corrélés entre eux ; pour une même espèce, il est logique de s'attendre à trouver des largeurs de niche similaires avec les différents indices.

(3) Afin de comprendre des différences éventuelles entre ces différents indices, nous nous sommes intéressé aux relations entre les indices de spécialisation et certaines caractéristiques des espèces.

L'ensemble de ces questions fait l'objet d'une publication en préparation, mais nous avons fait le choix d'en montrer les résultats préliminaires, car ils nous permettent de justifier le choix de l'indice adopté dans la partie suivante.

2. Matériel et méthodes

a) Origine des données utilisées

Nous avons choisi d'utiliser les données de la base FLORA du Conservatoire botanique national du Bassin parisien (<http://cbnbp.mnhn.fr>) pour calculer les indices de spécialisation de chaque espèce tels que présentés ci-dessus. Ainsi, nous pourrions disposer d'indices calculés sur une base de données indépendante de la nôtre, ce qui sera plus rigoureux pour analyser nos propres données. En outre, cette base du CBNBP présente l'intérêt de comporter un grand nombre de données, couvrant des milieux très différents contrairement à notre jeu de données, qui par définition n'est fait que pour couvrir les espèces les plus communes des milieux les plus représentés. Nous avons extrait de FLORA 7358 inventaires floristiques, soit 237887 données (une donnée = une espèce notée sur un relevé effectué en un lieu donné, à une date donnée, par un observateur donné), représentant 1223 espèces, collectées dans la région Île-de-France entre 2001 et 2005 par les botanistes du CBNBP et leurs correspondants bénévoles. Ces données ont été extraites de la base en appliquant un filtre visant à éliminer les inventaires effectués dans des classes d'habitats trop peu représentés, c'est-à-dire visités moins d'une fois par mois (entre mars et octobre) durant la période considérée (par exemple les prairies calcaires, les landes et les fruticés). La classe d'habitat dans laquelle chaque inventaire a été effectué, a été renseignée par les botanistes en utilisant la nomenclature CORINE biotope (Bissardon et al., 1991). Pour la suite de nos analyses, nous avons regroupé l'ensemble des données en sept classes d'habitats : villes (1596 inventaires), forêts (2072 inventaires), cultures (257 inventaires), milieux humides (849 inventaires), prairies (259 inventaires), parcs (1012 inventaires) et friches (1313 inventaires). Nous disposons ainsi d'un nombre suffisant d'inventaires par classe pour faire des analyses statistiques robustes.

b) Calcul des indices

(1) Rareté des espèces

La rareté d'une espèce peut théoriquement être évaluée d'après sa fréquence dans une base de données, à condition toutefois que le protocole d'inventaire employé pour alimenter cette base distribue la pression d'échantillonnage entre habitats en fonction de leur importance réelle dans la région d'étude. Ce n'est manifestement pas le cas dans la base de

données FLORA puisque les forêts qui représentent 20% du territoire de l'Île-de-France ont fait l'objet de huit fois plus d'inventaires que les cultures, qui représentent pourtant 60% de la surface de la région. Ce biais s'explique par le fait que les milieux visités sont choisis par l'observateur ; l'inventaire des espèces rares et des habitats d'intérêt patrimonial étant une des missions premières des CBN, cela peut expliquer que les forêts soient surreprésentées. Pour contourner ce biais, nous avons évalué la rareté de chaque espèce de la manière suivante : Pour chacun des sept habitats retenus, nous avons tiré aléatoirement un nombre de stations proportionnel à la superficie occupée par chaque habitat dans la région d'étude. La rareté a été calculée sur cet échantillon suivant la formule :

$$Rareté = 1 - (\text{nombre de stations avec l'espèce} / \text{nombre total de stations})$$

Ce processus a été répété 1000 fois, et une rareté moyenne a pu être calculée à l'issue de ces re-échantillonnages. La valeur moyenne de chaque espèce oscille ainsi entre une valeur de zéro (espèce très commune) et de un (valeur extrême pour une espèce absente).

(2) *SSI (species specialization index)*

Le calcul du coefficient de variation de l'abondance des espèces entre habitats pourrait être biaisé, en raison de la grande disparité du nombre de relevés entre habitats. Nous avons donc procédé par re-échantillonnage. Pour chacun des sept habitats d'Île-de-France, 250 stations ont été tirées au sort et le SSI a été calculé sur cet échantillon, suivant la formule suivante :

$$SSI_i = et / moy$$

moy est le nombre moyen de stations par habitat dans lesquelles l'espèce *i* a été observée et *et* correspond à l'écart type du nombre de stations dans lesquelles l'espèce est présente. Cela a été répété 1000 fois et un SSI moyen a pu être déduit de ces re-échantillonnages.

(3) *IndVal (Indicator value)*

Nous avons procédé de la même façon que pour le SSI, 250 stations ont été tirées au sort dans chacun des sept habitats, puis IndVal a été calculé sur cet échantillon suivant la formule suivante :

$$IndVal_{ij} = A_{ij} * B_{ij} * 100$$

- Où *A_{ij}* représente la spécificité, calculée comme suit :

$$A_{ij} = N_{ij} / N_i$$

N_{ij} Étant la fréquence de l'espèce *i* dans l'habitat *j* (le nombre de fois où elle est présente)

N_i Étant la fréquence moyenne de l'espèce i dans tous les habitats

- Et B_{ij} représente la fidélité, calculée comme suit :

$$B_{ij} = N_{sitesij} / N_{sitesj}$$

$N_{sitesij}$ = Nombre de sites de l'habitat j où l'espèce i a été observée (Fréquence)

N_{sitesj} = Nombre de sites de l'habitat j

Nous obtenons ainsi une valeur d'IndVal pour chaque habitat, et nous conservons la plus haute. Ce processus a été répété 1000 fois et nous avons fait la moyenne des plus grandes valeurs d'IndVal déduit de ces re-échantillonnages.

(4) *Indice de Fridley*

Cet indice a été calculé en tirant 100 fois au sort 20 relevés dans lesquels est présente chaque espèce étudiée. Ce processus conduit donc à éliminer les espèces présentes moins de 20 fois. Nous avons ainsi pu calculer cet indice, suivant l'équation donnée page 88, pour 574 espèces, sur les 1223 espèces totales du jeu de données. Notons que, bien que ce coefficient ne puisse être calculé pour les 649 espèces les moins fréquentes, ces espèces sont tout de même prises en compte pour les calculs de co-occurrence.

c) Étude du lien entre degré de spécialisation et caractéristiques des espèces

Nous avons testé le lien existant entre différentes caractéristiques biologiques et écologiques des espèces et leur degré de spécialisation. Nous avons pour cela utilisé la base « Galium » (de Redon et al. in prep.), fournissant des informations sur les traits d'histoire de vie, les paramètres écologiques et le statut d'une partie des espèces du Bassin parisien. Les paramètres pris en compte sont les suivants ; la hauteur maximale, le mode de dispersion (biotique *vs.* abiotique), le type biologique (vivace *vs.* annuelle), le nombre de mois de floraison, les exigences en eau et en pH, et le statut de l'espèce (indigène *vs.* naturalisée). Nous avons testé si la spécialisation pouvait être liée à un attribut particulier grâce à un modèle linéaire en utilisant le critère AIC pour sélectionner le meilleur modèle, puis en testant quels paramètres avaient un effet significatif à l'aide d'une ANOVA.

L'ensemble des analyses décrites ci-dessus a été effectué avec le logiciel R 2.6.1 (R Development Core Team, 2004) et l'algorithme fourni par Fridley et al. (2007).

Dans la suite des analyses, afin de pouvoir comparer les différents indices, nous nous sommes limité aux espèces pour lesquelles ces indices étaient tous renseignés, ce qui correspond aux 574 espèces présentes plus de 20 fois dans le jeu de données.

3. Résultats et discussion

a) Liens entre les différents indices et la rareté des espèces.

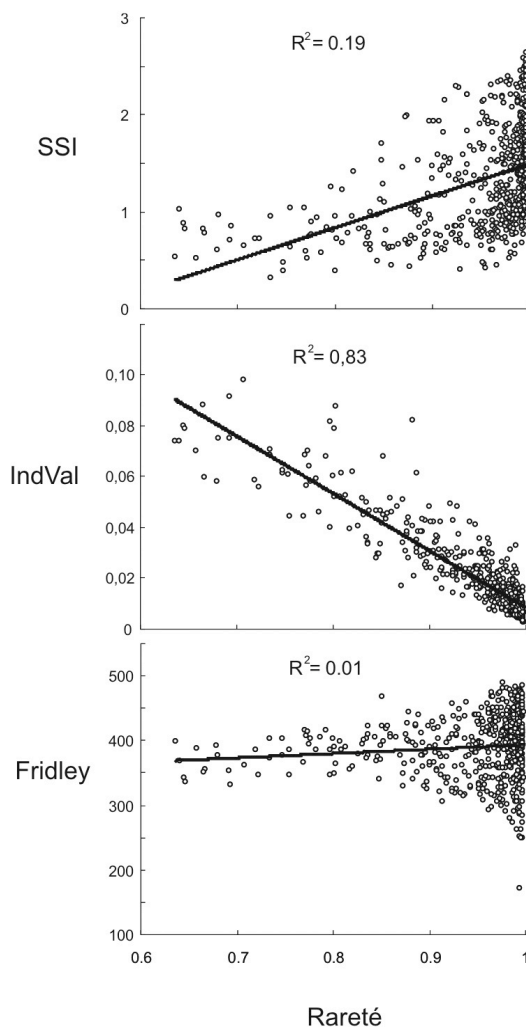


Figure 22 : Lien entre degré de rareté des espèces et les trois indices de spécialisation.

La Figure 22 nous montre les relations entre la rareté et les trois indices de spécialisation testés ; toutes sont significatives, sauf dans le cas de la relation avec Fridley, qui n'est que faiblement significative ($p = 0,052$). Dans le cas de IndVal, les espèces les plus spécialistes sont aussi les plus communes, tandis que l'on trouve une relation inverse dans le cas du SSI, les espèces spécialistes étant également les plus rares.

La relation trouvée peut s'expliquer aisément dans le cas de Indval qui tient compte de la fidélité des espèces dans le calcul de son indice ; les espèces ayant un indice élevé doivent donc être présentes dans quasiment tous les relevés d'un milieu donné, ce qui en exclut donc les espèces rares.

Or, lorsqu'on regarde la distribution de la valeur de rareté parmi les espèces étudiées, il apparaît que — comme dans toute base d'inventaires naturalistes — les espèces communes ne constituent numériquement qu'une portion congrue de cet ensemble. Ainsi, à peine un tiers des espèces ont un degré de rareté inférieur à 0,95. L'utilisation de la fidélité dans Indval, permet donc de tenir compte de l'abondance des espèces dans les différents habitats où on les trouve, mais engendre en contrepartie un risque de mélanger les notions de spécialisation et de rareté ; les espèces les plus rares du jeu de données apparaissant alors systématiquement comme les plus généralistes. Cette analyse préliminaire nous a amené à conclure d'emblée que IndVal ne pouvait être considéré comme un indice de spécialisation satisfaisant lorsqu'il est calculé à partir de bases de données où les espèces rares et/ou inféodées à des milieux rares sont surreprésentées. Nous avons donc décidé de l'éliminer de nos investigations ultérieures, qui se concentreront sur Fridley et le SSI.

La corrélation trouvée entre le SSI et la rareté nous montre que les espèces les plus spécialistes avec le SSI sont aussi globalement les plus rares. Contrairement au cas observé précédemment, il est difficile ici d'attribuer ce résultat à un simple artefact ; on peut noter que la corrélation observée est beaucoup moins forte. Ainsi, si les espèces les plus spécialistes ont tendance à être les plus rares, on trouve des espèces généralistes à tous les degrés de rareté. De plus, vu le sens de la corrélation observée, on ne peut exclure qu'il s'agisse d'un phénomène biologique réel ; les espèces les plus spécialistes pouvant être limitées aux milieux les plus rares.

L'indice de Fridley semble être le moins sensible au degré de rareté des espèces. Notons toutefois que la corrélation entre Fridley et la rareté, bien que faiblement significative, va dans le sens inverse que celle observée précédemment (l'indice de Fridley est construit de telle sorte que les espèces sont d'autant plus spécialistes que l'indice est faible. C'est le contraire pour le SSI, de sorte que la relation entre les spécialisations calculées avec les deux indices est négative). Pour proposer une explication à ce phénomène il est nécessaire d'aller plus avant dans la comparaison de ces deux indices.

b) Comparaison entre l'indice de Fridley et le SSI

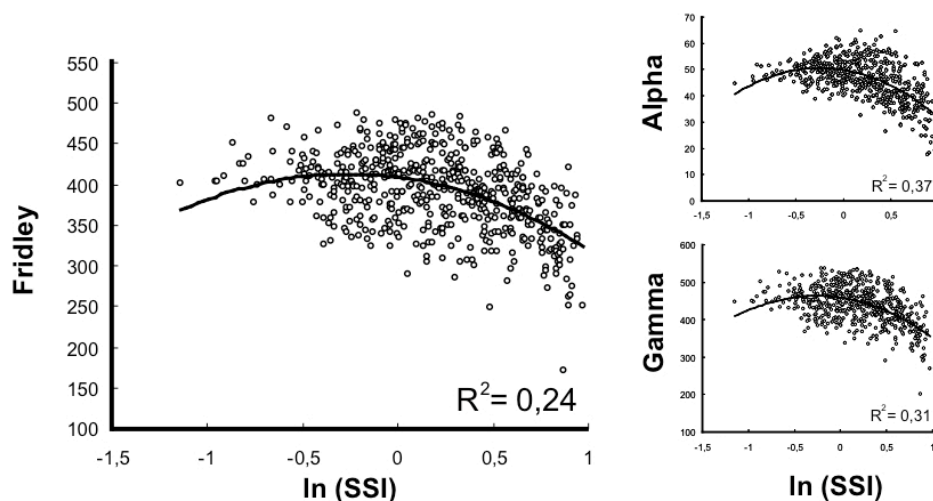


Figure 23 : Relation entre le SSI et l'indice de Fridley. Rappelons que l'indice de Fridley est construit de telle sorte que les espèces sont d'autant plus spécialistes que l'indice est faible. C'est le contraire pour le SSI, de sorte que la relation entre les spécialisations calculées avec les deux indices est négative. À droite sont présentées les relations entre le SSI et chacune des composantes de Fridley, alpha et gamma, représentant respectivement pour une espèce donnée : le nombre moyen d'espèces côtoyées par relevé, et le nombre total d'espèces côtoyées dans l'ensemble des relevés.

La Figure 23 nous montre qu'il existe une corrélation positive entre la spécialisation calculée pour ces deux indices. Il reste alors à déterminer pourquoi malgré la congruence de ces deux indices, ils semblent réagir très différemment au degré de rareté des espèces. Cela peut s'expliquer en examinant les liens entre ces indices et les caractéristiques des espèces.

Fridley	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
dispersion	1	10360	10360	6,9932	0,0086542	**
type	1	40861	40861	27,5822	3,03E-07	***
statut	1	22023	22023	14,8659	0,0001439	***
dispersion*type	1	5885	5885	3,9722	0,0472489	*
type*taille	1	9458	9458	6,3842	0,0120777	*
type*durée floraison	1	9776	9776	6,5992	0,0107321	*
type*humidité	1	11613	11613	7,839	0,0054766	**

SSI	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
dispersion	1	0,855	0,855	4,1085	0,0436283	*
type	1	0,929	0,929	4,4595	0,0356061	*
durée floraison	1	3,202	3,202	15,3809	0,0001109	***
humidité	1	0,947	0,947	4,5472	0,0338544	*
type*durée floraison	1	1,172	1,172	5,6272	0,0183702	*

Rareté	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
type	1	0,22078	0,22078	58,2881	3,85E-13	***
durée floraison	1	0,23783	0,23783	62,7909	5,93E-14	***
dispersion*type	1	0,02789	0,02789	7,3622	0,007086	**
type*taille	1	0,0402	0,0402	10,612	0,001266	**
type*durée floraison	1	0,02988	0,02988	7,8887	0,005335	**

Tableau 2 : Résultats de l'ANOVA effectuée sur le meilleur modèle explicatif liant spécialisation ou rareté avec les caractéristiques des espèces. Seuls les effets significatifs, impliquant moins de trois facteurs sont représentés.

Le Tableau 2 présente les résultats de l'ANOVA sur le meilleur modèle linéaire liant indice de Fridley, SSI ou rareté aux caractéristiques des espèces. Il s'avère que l'on trouve un effet fort du type biologique des espèces. Ainsi, les espèces annuelles sont significativement plus rares que les espèces pérennes. De plus, elles apparaissent plutôt généralistes avec le SSI tandis qu'elles sont considérées comme des spécialistes avec l'indice de Fridley (Figure 24). Cela pourrait expliquer, au moins en partie, que les plantes les plus communes ont tendance à être généralistes pour le SSI, et spécialistes avec Fridley, d'où la différence observée dans le rapport entre rareté et spécialisation pour chacun des deux indices (Figure 22).

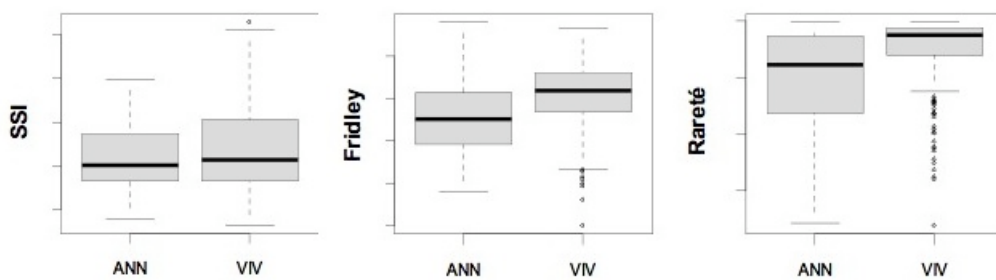


Figure 24 : Représentation de la spécialisation et de la rareté en fonction du type biologique (ANN= annuelle ; VIV= vivace).

Nous pouvons formuler l'hypothèse suivante pour expliquer que le degré de spécialisation des plantes annuelles varie en sens inverse avec les deux indices: ces plantes colonisent souvent des milieux récemment perturbés où elles sont les seules à pouvoir se développer, avant d'être supplantées par des plantes pérennes colonisatrices. Il est donc probable que — à part d'autres annuelles — ces plantes côtoient peu d'espèces au sein des relevés où elles ont été notées, et apparaissent donc spécialistes avec Fridley. À l'inverse, le calcul du SSI a nécessité de dégrader l'information disponible pour l'habitat, en procédant à des regroupements, afin de disposer de suffisamment de relevés par milieu. Il n'est plus possible dès lors de distinguer les habitats récemment remaniés de l'habitat non dégradé dans lequel ils se situaient, de sorte que les espèces annuelles vont donner l'impression de se trouver dans une large gamme d'habitats, et apparaître ainsi comme des généralistes. Cela illustre le problème posé dans le choix de l'habitat pour le calcul de la spécialisation des plantes avec le SSI.

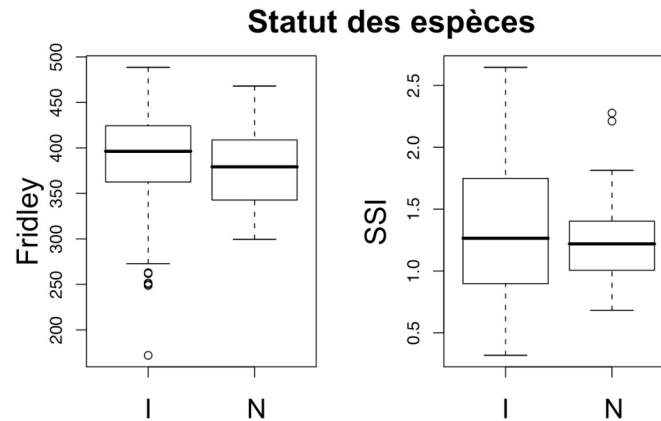


Figure 25 : Représentation de la spécialisation, calculée avec le SSI ou Fridley, en fonction du statut des espèces. I = indigène; N = naturalisée. La différence observée n'est significative que dans le cas de l'indice de Fridley.

Lorsque l'on s'intéresse aux autres caractéristiques des espèces, on remarque un effet significatif du statut des espèces sur l'indice de Fridley. Les espèces naturalisées apparaissent en effet plus spécialistes que les autres. Ce résultat tranche avec une idée souvent admise, présentant les espèces naturalisées comme des espèces plutôt généralistes (McKinney & Lockwood, 1999). Il n'est toutefois pas si surprenant dans la mesure où les espèces naturalisées se trouvent souvent associées uniquement à des habitats perturbés (Maskell, Firbank, Thompson, Bullock, & Smart, 2006), ce qui fait d'elles des spécialistes. Notons que les espèces naturalisées ne ressortent pas lorsque l'on quantifie la spécialisation avec le SSI, ce qui peut sans doute s'expliquer par les mêmes raisons qu'évoquées précédemment pour les plantes annuelles, les milieux perturbés pouvant se trouver rattachés à des grandes catégories d'habitats très différents, les plantes y vivant paraîtront ainsi plus généralistes qu'elles ne le sont.

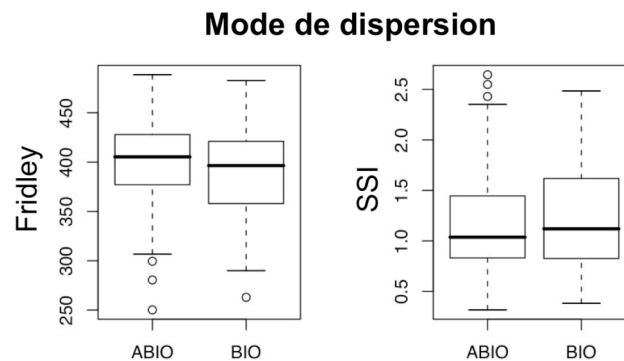


Figure 26 : Représentation de la spécialisation, calculée avec le SSI ou Fridley, en fonction du mode de dispersion des graines. ABIO = abiotique ; BIO = biotique.

Les deux indices donnent toutefois des résultats similaires sur d'autres traits. C'est le cas de la dispersion des espèces (Figure 26); les espèces à dispersion biotique apparaissent plus spécialistes que les espèces utilisant des facteurs abiotiques. Ce résultat, liant spécialisation et mode de dispersion chez les plantes, a déjà été trouvé dans la littérature (Wiegmann & Waller, 2006). Il semble logique, dans la mesure où la dispersion abiotique (c'est-à-dire le vent) autorise des transports à longue distance permettant aux plantes de se disperser dans des milieux différents et de côtoyer plus d'espèces.

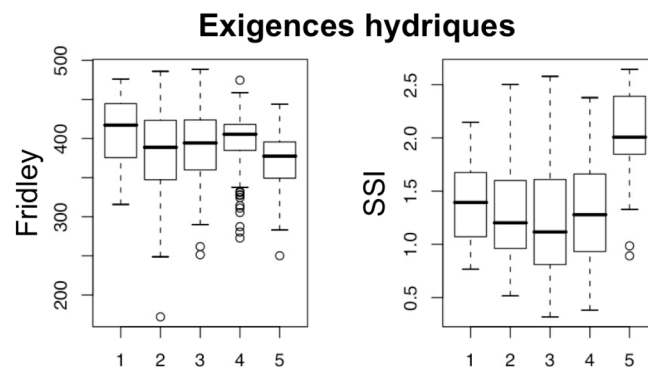


Figure 27 : Représentation de la spécialisation, calculée avec le SSI ou Fridley, en fonction des exigences en humidité. Les chiffres en abscisse indiquent respectivement des exigences xérophiles, mésophiles, mésohygroclines, hygroclines, et hygrophiles.

D'autres traits apparaissent liés à la spécialisation, comme les exigences hydriques qui ressortent avec le SSI et avec Fridley (sous forme d'interaction avec le type biologique). La Figure 27 nous montre que cet effet est attribuable aux plantes hydrophytes, ce qui permet de comprendre pourquoi cet effet est fonction du type biologique avec l'indice de Fridley. Ce résultat était cependant inscrit dans la définition même du type biologique, car les plantes aquatiques caractérisent à elles seules un milieu (d'où les fortes valeurs de SSI) où elles coexistent. Enfin, on peut remarquer que la durée de floraison ressort comme un paramètre significatif avec le SSI, les plantes ayant une période de floraison restreinte apparaissant comme plus spécialistes.

Outre le fait que le SSI et Fridley sont corrélés, il est intéressant de noter que la meilleure relation obtenue a une forme curvilinéaire. Cela signifie que les espèces les plus généralistes avec le SSI ne sont pas forcément les plus généralistes avec Fridley. Pour mieux comprendre cette relation il est nécessaire d'étudier les liens entre le SSI et chacune des deux

composantes de Fridley. C'est ce qui est présenté sur la Figure 23 (partie de droite), et montre que l'on retrouve une relation curvilinéaire, entre le SSI et gamma ou alpha. Ceci nous indique que (1) les espèces les plus généralistes avec le SSI, ne se trouvent pas dans les communautés les plus riches mais plutôt dans des communautés ayant un niveau de richesse intermédiaire, et que (2) ces mêmes espèces généralistes ne sont pas celles côtoyant le plus d'espèces. Reste alors à expliquer pourquoi les espèces les plus généralistes avec le SSI ne sont pas celles côtoyant le plus d'espèces, c'est-à-dire celles considérées comme les plus généralistes avec Fridley. Une hypothèse pour expliquer cela réside dans le fait que les assemblages d'espèces ne sont pas constitués indépendamment de la spécialisation des espèces.

C'est ce qui a été montré sur les oiseaux par Julliard et al. (2006), qui a étudié la structuration des assemblages d'oiseaux communs, et trouvé que ces derniers sont structurées en fonction de la spécialisation des espèces (*sensu* SSI). Il apparaît ainsi que les communautés d'oiseaux ont tendance à regrouper des espèces ayant des valeurs de SSI proches, de sorte qu'il existe des communautés plutôt spécialistes, généralistes ou intermédiaires. Dans ce cas de figure, on peut s'attendre à ce qu'un calcul de la spécialisation basé sur la co-occurrence entre espèces ait tendance à sous-estimer les degrés de spécialisation des espèces les plus généralistes (qui côtoient surtout d'autres espèces généralistes, sans nécessairement côtoyer plus d'espèces). Il a d'ailleurs été montré, en comparant les deux indices chez les oiseaux (Devictor, non publié) que les espèces les plus généralistes (*sensu* SSI) ne sont pas celles qui côtoient le plus d'espèces.

Nous n'avons pas encore eu l'occasion d'étudier comment se structuraient les assemblages de plantes communes, en terme de spécialisation, mais la forme de la relation entre Fridley et le SSI, donne à penser que l'on pourrait observer, pour les plantes, une structuration des communautés en fonction de la spécialisation, analogue à ce qui a été décrit chez les oiseaux. C'est une hypothèse que nous testerons prochainement.

c) Quels indices utiliser sur notre jeu de données ?

À l'issue de ces comparaisons, il apparaît donc qu'en dehors de Indval, qui semble trop influencé par l'abondance des espèces dans le jeu de données, le SSI et Fridley, malgré quelques divergences, semblent donner des résultats assez congruents dans l'évaluation de la

spécialisation des espèces de plantes. Ces indices peuvent cependant être exposés à certaines faiblesses :

Ainsi le calcul de la spécialisation basé sur la co-occurrence des espèces peut se trouver biaisé dans ses valeurs extrêmes si les règles régissant l'assemblage des communautés dépendent en partie de la spécialisation des espèces, comme c'est le cas pour les oiseaux. Il est toutefois impossible, pour l'heure, de dire si l'on retrouve un tel patron dans les communautés de plantes. Une autre critique adressée par Julliard et Devictor (com. pers.) à l'encontre de Fridley, réside dans le fait que ce dernier postule que toutes les espèces d'un jeu de données peuvent théoriquement se côtoyer, ce qui n'est pas le cas à partir d'une certaine échelle — une espèce alpine ayant par exemple peu de chance de pouvoir côtoyer une espèce maritime —, indépendamment de son degré de spécialisation. Cette critique ne s'applique toutefois pas à notre échelle de travail qui concerne une région homogène de quelques milliers de kilomètres carrés.

Le calcul de la spécialisation basé sur les variations d'abondance entre habitats est, lui, soumis à l'épineux problème de la définition des habitats. Pour disposer d'un nombre de relevés suffisant entre habitats, et travailler à un « grain » écologique identique entre habitat — c'est-à-dire ne pas trop subdiviser un habitat par rapport aux autres, ce qui tendrait à sous-évaluer les SSI des spécialistes de cet habitat (Devictor et al., in press) —, il est indispensable de procéder à des regroupements en grandes catégories d'habitats. Comme nous l'avons vu avec les plantes annuelles et les naturalisées, de tels regroupements peuvent induire une sous-évaluation du SSI des spécialistes de micro-habitats, que l'on peut être amené à incorporer dans plusieurs grands types d'habitats. D'une manière générale, déterminer le type d'habitats est un exercice beaucoup plus délicat pour les communautés de plantes que pour celles d'oiseaux, pour lesquelles le SSI a été conçu originellement. En effet, contrairement aux animaux doués d'une mobilité importante, la présence des plantes est le plus souvent déterminée par des facteurs stationnels et microclimatiques faisant partie intégrante de la niche de l'espèce, et « gommés » par le regroupement des habitats.

Ce défaut, ajouté au problème de circularité dans l'application du SSI aux communautés de plantes, nous a conduit à choisir l'indice de Fridley pour évaluer la diversité fonctionnelle de nos communautés. Nous avons donc utilisé les valeurs de Fridley calculées sur la base FLORA comme valeurs de niche pour nos espèces dans la section suivante.

D. Étude de l'homogénéisation taxonomique et fonctionnelle des assemblages de plantes communes

1. Objectifs

Au vu de ce qui a été dit dans la première partie, il apparaît qu'un des principaux changements affectant les communautés se manifeste par un phénomène d'homogénéisation biotique pouvant être taxonomique et/ou fonctionnel. La plupart des études quantifiant ce phénomène sur les communautés de plantes se sont concentrées sur des comparaisons impliquant un habitat donné — telles que les villes (Kühn & Klotz, 2006) ou les forêts (Vellend et al., 2007) —, à des échelles moyennes à larges, c'est-à-dire interrégionales (McKinney, 2004) à intercontinentales (Olden et al., 2006). L'objectif de ce type d'étude est alors souvent de tester une augmentation de la similarité entre sites, attribuable à l'expansion de quelques espèces naturalisées, suivant un processus tel celui décrit sur le scénario 1 de la Figure 18.

Le manuscrit qui suit utilise les données collectées dans le cadre de l'observatoire des plantes communes, présenté au chapitre 1. Dans cette étude, nous avons utilisé une approche synchronique, pour étudier les phénomènes d'homogénéisation au sein des assemblages de plantes communes, de l'échelle paysagère à l'échelle régionale. Ceci a été fait en évaluant la similarité entre communautés *via* l'identité taxonomique et fonctionnelle des espèces les composant.

*2. Manuscrit : Functional and taxonomic response of common
plant species assemblages to human disturbance (in. prep.)*

Functional and taxonomic response of common plant species assemblages to human disturbance

Jean-Claude ABADIE^{1, 2, †*}, Nathalie MACHON^{1, 2}, Audrey MURATET¹,
Emmanuelle PORCHER^{1, 2}

¹ UMR5173 *Conservation des espèces, restauration et suivi des populations* et USM 2699 *Inventaire et suivi de la biodiversité*, Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61 rue Buffon, 75005 PARIS

² USM 2699 *Inventaire et suivi de la biodiversité*, Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61 rue Buffon, 75005 PARIS

† UMR 6553 *Ecobio*, Campus Beaulieu, CS 74205, 35042 RENNES CEDEX

*Corresponding author; E-mail

KEYWORDS: Artificialization; Biotic homogenization; Common species; Human disturbance; Landscape fragmentation, Land-use history, Monitoring data; Species specialization

INTRODUCTION

An increasing number of studies emphasize that, in addition to rare species and protected areas, conservation biology and ecological monitoring should also be concerned with common species (Gaston and Fuller, 2008) and the « unreserved matrix » in which they live (Franklin, 1993). Quantitatively, common species play a key role in ecosystems and the most abundant species even contribute disproportionately to spatial patterns of species richness, in comparison with rarer species (Lennon et al., 2004, Vazquez and Gaston, 2004, Pearman and Weber, 2007, Mazaris et al., 2008). Variation in the abundance of a few common species may therefore have important consequences on ecosystems across large geographical areas, because common species are also typically widespread (Gaston et al., 2000). Yet, declines in the abundance of common species often remain undetected due to their wide distribution, because widespread species can experience numerous local extinctions but still be observed at larger scales (Leon-Cortes et al., 1999). When appropriate data are available, changes in the abundance of common species are documented for a number of taxonomic groups such as insects (Conrad et al., 2006), mammals (Pergams and Nyberg, 2001), amphibians (Carrier and Beebee, 2003), birds (Julliard et al., 2004), fish (Pauly et al., 2002) or plants (Fried et al., In Press, Smart et al., 2005). In these cases, evidence suggests that even common species suffer substantial declines in response to human disturbance, such as habitat destruction, overexploitation, or climatic change (Gaston and Fuller, 2007).

The consequences of human disturbance on species abundance are generally not random: some species tend to decline consistently when submitted to disturbance (“loser” species), whereas others (“winner” species) benefit from disturbance. This widespread phenomenon results in Biotic Homogenization (BH), i.e. a temporal increase in community similarity (McKinney and Lockwood, 1999, Olden et al., 2004), which can be measured by considering similarities of gene pools (genetic BH), taxonomic identities (taxonomic BH), or

functional identities (functional BH) of species across biota (Olden and Rooney, 2006). Several ecological studies have described taxonomic and/or functional BH in a variety of taxa, e.g. snails (Cowie, 2001), ants (Holway and Suarez, 2006), vertebrates including birds (Clergeau et al., 2006), fish (Rahel, 2002, Marchetti et al., 2006), reptiles (Smith, 2006) and plants (McKinney, 2004, Pyšek et al., 2004, Kühn and Klotz, 2006, Olden et al., 2006, Schwartz et al., 2006, Vellend et al., 2007). Many of these studies were conducted at large spatial scales (up to continental levels), where BH was often attributed to the expansion of introduced species (McKinney, 2004, Qian and Ricklefs, 2006). However, BH patterns are known to be scale dependent (Olden and Poff, 2003, McKinney Michael, 2008) and few studies have investigated BH at a finer scale (landscape to regional level, e.g. Smart et al. 2006 for plants), to demonstrate that different processes were responsible for BH.

To go beyond a mere description of BH and identify the underlying mechanisms, two complementary approaches are generally explored. First, one can examine the characteristics of winner vs. loser species. This was extensively studied in several groups, showing that declining species can be characterized in terms of dispersal mode and sensitivity to herbivory (Wiegmann and Waller, 2006), nitrophily (Fried et al., In Press), or growth form (Smart et al., 2005) in plants; breeding habits (Clergeau et al., 2006), migratory range (Jenni and Kéry, 2003) and habitat specialization (Devictor et al., 2008b) in birds, or body size (Cardillo et al., 2005) in mammals. This first approach should however be combined with a study of the relationship between BH and the intensity of disturbance for a proper elucidation of the origin of BH. These two approaches were successfully combined to examine functional BH in birds (Devictor et al., 2007, Filippi-Codaccioni et al., 2008), but were never considered jointly to study functional BH in plants, although the latter has obvious consequences for ecosystem functioning.

Here, we study taxonomic and functional BH in plant communities at a local scale by jointly examining (1) the relationship between BH and landscape disturbance, a major type of human threat, and (2) the characteristics of winner vs. loser species with respect to habitat specialization. We chose to focus on habitat specialization, a proxy for niche width, because a widespread pattern of BH in both animal and plant communities is that loser species are generally habitat-specialist species (Rooney et al., 2004, Devictor et al., 2008a), thus leading to functional BH. Using data from a common plant monitoring survey in France, as well as GIS-derived indices of landscape disturbance in space (habitat fragmentation) and time (habitat conversion), we addressed the following questions: (1) Does landscape disturbance generate taxonomic and/or functional homogenization of plant communities? This was addressed by examining the spatial partition of taxonomic and functional diversity among and within sites. (2) Does landscape disturbance influence the average specialization of plant communities, with more generalist communities in more disturbed landscapes?

MATERIAL and METHODS

1. Study area and human disturbance indices

All data were collected in Île-de-France, a region of 12072 km² in Northern Central France, including the city of Paris (Figure 28a), and one of the most highly human impacted in France. A major feature of this region is the population density of 922 people per km² (INSEE, 1999), which increases from the periphery to the centre and reaches a maximum of 20,437 people per km² in Paris. In close connection with the high population density, the road network is also very dense (3.13 vs. 1.62 km per km² on average in France (IAURIF, 2003)), which indicates a high degree of fragmentation. The actual intensity of human disturbance in the survey sites, which consisted of 50 1km² squares randomly distributed in the area (Figure 28a and see below), was estimated by considering landscape heterogeneity in space (habitat fragmentation) and time (habitat conversion).

Habitat fragmentation - To quantify habitat fragmentation, we used the Land Use Pattern (LUP) of Île-de-France, based on ortho-rectified aerial photographs with a spatial resolution < 1m (IAURIF, 2003). Habitats were classified according to the European CORINE Land Cover habitat classification ((EEA), 1995) and were subsequently aggregated into three categories: forests, urban areas, and agricultural landscapes (Figure1a). In each survey square, we calculated edge density as a measure of landscape fragmentation, i.e. the sum of all polygon perimeters within a square (excluding the square perimeter), divided by square area (1 km²).

Habitat conversion - We quantified habitat conversion, a measure of landscape stability, using data from the LUP updates (1982, 1987, 1990, 1994, 1999 and 2003). For each square, we considered a rate of change in land-use among the three habitat categories, calculated as the total number of changes (i.e. habitat conversion) during the last 20 years, divided by the total number of polygons in a square. This yielded an index of habitat

conversion, ranging between 0, when all patches within a square had remained in the same habitat class, and 1, when all patches within a square were modified at least once in 20 years.

All calculations were made using the Geographical Information System ArcView 3.2 (ESRI, 1999) with the Patch Analyst extension (Rempel, 2000), and R 2.6.1 (R Development Core Team, 2004).

2. Plant sampling and species characteristics

We used data collected in 2006 from the French common plant monitoring (<http://www2.mnhn.fr/vigie-nature/>), which is currently in pilot phase. This monitoring program uses a two-stage standardized sampling scheme, described below. Fifty 1 km² squares were randomly selected in the study area (Figure 28a) to provide an accurate picture of the different habitat types. Within each square, eight permanent plots were evenly distributed together with eight replacement plots in case the former were not accessible (Figure 28b). The permanent plots were circular areas of 10 m², in which we recorded all vascular plants twice a year, in spring and summer, with 8-10 weeks between two consecutive visits. The percentage cover of each species was measured using the Braun-Blanquet cover-abundance scale (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974). Finally, we collected information on habitat type following CORINE biotope (Bissardon et al., 1991). Data collected during the two visits were pooled to obtain the species list within each plot. For each species, the maximum percentage cover of the two visits was retained. We estimated species abundance within plots using the median of class in the Braun-Blanquet scale. A single observer collected all the data, which avoided observer effects, often considered as a major source of variation in monitoring programs (Rich, 1998, Oredsson, 2000, Kercher et al., 2003, Archaux et al., 2006). Due to limited accessibility of privately-owned land (e.g. gardens and building roofs), 48 plots could not be surveyed, which resulted in underrepresentation of urban

habitats (10% of plots surveyed vs. 20% land cover in the study area). A total of 330 species was observed in the 352 plots sampled. For all botanical inventories, nomenclature followed Kerguelen (Kerguelen, 2003).

Species specialization - Species specialization was computed from a large, independent floristic dataset provided by the National Botanical Conservatory of Parisian basin (<http://cbnbp.mnhn.fr/cbnbp/>). This floristic dataset consisted of species presence data collected between 2001 and 2005 for 1329 species in 8930 sites throughout Île-de-France. To quantify species habitat specialization we chose to work with Fridley et al.'s (2007) index of specialization, developed for forest plant communities and based on species co-occurrence. Assuming that a given generalist species tends to occur in several habitat types, it is expected to co-occur with numerous species throughout its range. In contrast, a specialist species tends to be confined to a limited number of habitat types and should co-occur with relatively few species. Thus, species turnover among plots, θ , can be used to quantify species specialization as follows:

$$\theta = \gamma - \mu(\alpha)$$

Where γ is the mean number of species co-occurrences among plots and $\mu(\alpha)$ is mean plot species richness. Note that specialist species are thus characterized by small values of θ . We checked that the observed patterns of community specialization were not specific to the specialization index we chose (Fridley's θ) by comparing our results to those obtained with a different index (Julliard et al's (2006) Species Specialization Index, the coefficient of variation of relative species abundance across habitat types). The same patterns were found with both specialization indices (not shown).

Following Fridley et al. (2007), we used a randomization technique whereby we randomly chose 20 plots containing a focal species before calculating species turnover, which avoided bias due to differences in abundance among species. This implies that θ was not

calculated for rare species occurring in less than 20 plots (although these species were not discarded for calculations of co-occurrences). Species specialization (or niche width) was measured as the average θ value over 100 randomizations and could be computed for most species observed in the common plant monitoring scheme (304 of 330 species). The 26 species without θ were rare both in the large dataset and the common plant monitoring scheme (observed in fewer than 7 plots), and discarding them should not influence much indices of community specialization, where species are weighted by their abundance (see below).

All analyses were performed using R 2.6.1 (R Development Core Team, 2004) and the algorithm provided by Fridley et al. (2007).

3. Impact of human disturbance on biotic homogenisation and community specialization

The impact of human disturbance on biotic homogenisation was explored by considering the relationship between human disturbance indices and (1) the spatial partition of taxonomic and ‘functional’ diversities or (2) the average community specialization.

Human disturbance and spatial partition of diversity - We investigated the effect of human disturbance on the spatial distribution of total diversity in a given square (gamma diversity), using additive partitioning (Lande, 1996) of diversity within plots (alpha diversity) and between plots (beta diversity). Taxonomic diversity was measured using Simpson’s diversity index (Simpson, 1949), $1 - \sum p_i^2$, where p_i is the abundance of species i . This index was preferred to species richness because accounting for species abundance is crucial to study community similarity (Lambdon et al., 2008). Although numerous studies on plant BH use presence/absence data only (Castro and Jaksic, McKinney, 2004, Kühn and Klotz, 2006), other studies showed for example that exotic species richness does not always reflect the

degree to which these species have become dominant relative to natives (Lundholm and Larson, 2004), and can even decrease when dominance of introduced species increases (Harrelson and Cantino, 2006).

To account for specialization differences among species and estimate functional diversity, we used quadratic entropy (Rao, 1982), a measure that combines species relative abundances and pairwise interspecies dissimilarities (Pavoine and Dolédec, 2005, Ricotta, 2005):

$$Q = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j$$

where d_{ij} is the (functional) dissimilarity between species i and j and p is the vector of species abundances. Thus Q expresses the average difference between two randomly selected plots. Note that Simpson diversity index is a special case of quadratic entropy, with $d_{ij} = 1$ for all $i \neq j$, and $d_{ij} = 0$ for $i = j$. We chose to measure functional diversity by considering dissimilarities in species specialization: d_{ij} was computed as the Euclidean distance (difference) between θ_i and θ_j . Note that quadratic entropy may exhibit undesirable properties when used with metric dissimilarities as a diversity index: for example, it is generally maximized by eliminating several categories (Pavoine et al., 2005). As we did not have the data to generate ultrametric dissimilarities (this would require information for numerous ecological traits), we chose to work with Euclidean distances, but the resulting patterns should be interpreted with care.

Using the ADE4 package (Chessel et al., 2006) of R 2.6.1 (R Development Core Team, 2004), and the APQE function provided by Pavoine et al. (2005), taxonomic and functional diversities were partitioned into within-plot and between-plot diversity for each 1 km² square, after discarding four squares with missing data in more than 4 permanent plots.

We subsequently tested the effect of landscape disturbance indicators on alpha, **beta** and gamma taxonomic and functional diversities, using linear models, and, when appropriate, generalized additive model (GAM) which can handle non-linear data structure and non-monotonic relationships between the response and the set of explanatory variables (Guisan et al., 2002). In these models variation in either alpha, beta or gamma taxonomic (respectively functional) diversity were a function of habitat fragmentation, habitat conversion, and an interaction between these two variables. The significance of effects was tested with an ANOVA. The distribution of residuals deviated slightly from normality, but diversities were left untransformed because no usual transformation improved normality, and ANOVA is known to be relatively robust to deviations from normality. All GAM were performed using mgcv package (Wood, 2008) of R 2.6.1.

The same analysis (partition of diversity and relationship with disturbance) was also performed at a larger scale. To this end, survey squares were grouped into 10 classes characterized by increasing fragmentation (respectively habitat conversion) levels. Within each class, taxonomic and functional total diversities (gamma diversity) were partitioned into within-square (alpha diversity) and between-square diversity (beta diversity). We then tested the effect of disturbance indices on alpha, beta and gamma taxonomic and functional diversities using the same linear models as above. Within a disturbance class, the mean distance among squares was about 50 kilometres, so that the effects of human disturbance were studied at a subregional scale. To rule out a possible effect of geographical clustering, we checked the absence of spatial autocorrelation in square fragmentation and habitat conversion using the global Moran's I statistic in the spdep package (Bivand, 2008): Moran's I = 0.073 ($p = 0.12$) for habitat fragmentation and Moran's I = -0.035 ($p = 0.247$) for habitat conversion.

Human disturbance and average community specialization - We also addressed the influence of human disturbance on functional biotic homogenisation by examining mean community specialization. The latter was quantified by calculating an average community niche width (θ_c) in each plot, as the abundance-weighted average of species niche width θ . We subsequently examined the relation between mean community niche width and landscape disturbance indicators using a linear model where variation in community niche width was a function of (1) habitat type, (2) habitat fragmentation, (3) habitat conversion, and (4) all pairwise interactions between these three variables. The significance of effects was tested via an ANOVA.

To explore the relationship between human disturbance and community specialization in more details, we finally examined how pressures indicators affected individual species. To this end, we tested whether the impact of disturbance on species abundance depended on species niche width θ as follows. First, abundance was linearly regressed against the landscape fragmentation (respectively habitat conversion) index and habitat type, for each species observed in at least five squares in the plant monitoring scheme (52 species). From this, we collected the slope of the regression of abundance on disturbance (negative if a species suffers from the disturbance, positive if a species benefits from the disturbance). These 52 slopes were then regressed on species niche width θ (see (Devictor et al., 2008b) for details on this approach).

RESULTS

Relationship between human disturbance and taxonomic or functional diversity

At the square level – At a local scale, we found a positive relationship between habitat fragmentation (or conversion) and alpha taxonomic diversity within squares (ANOVA: respectively $F=15.07$, $P<0.01$ and $F=5.20$, $P<0.05$). This was associated with a negative relationship between beta taxonomic diversity and habitat fragmentation, but not habitat conversion (ANOVA: $F=7.16$, $P<0.05$ and $F=1.57$, $P=0.22$ respectively). As a result, γ taxonomic diversity increased with increasing habitat conversion and fragmentation (Figure 29 and ANOVA: $F=4.64$, $P<0.05$ and $F=3.27$, $P<0.01$, respectively, see table3).

In contrast to taxonomic diversity, functional diversity, as measured by quadratic entropy, was not correlated with human disturbance: we found no relationship between alpha, beta, or gamma functional diversity and landscape disturbance indices (Table 1).

At a larger scale – No significant relationship was found between habitat fragmentation and either level of taxonomic diversity. In contrast, we found a negative relationship between beta taxonomic diversity (among squares) and habitat conversion (Table 2, ANOVA: $F=21.62$, $P<0.01$).

Relationship between human disturbance and average community niche width

The specialization index θ of species observed in the common plant survey (annexe 1) ranged from 262.9 for the most specialist species (*Rubia peregrina* L.) to 488.5 for the most generalist species (*Centaureum erythraea* Rafn.). At the community level, mean community specialization depended strongly on habitat type (Table 3, ANOVA on θ_c : $df.=3$, 289; $F=12.3$; $P<0.01$): forests and ruderal habitats exhibited the highest and lowest mean community niche width, respectively (Figure 30) and cities and agricultural fields appeared to support communities of intermediate specialization.

In addition to this strong habitat effect, a negative relationship was found between mean community niche width and habitat fragmentation, but not habitat conversion (Figure 31, **Table 3**, ANOVA on 289 df: $F=9.98$, $P<0.01$ and $F=0.37$, $P=0.54$, respectively). The relationship between mean community specialization and habitat conversion depended however on habitat type (significant interaction between habitat type and habitat conversion, Table 3). There was a significant positive relationship between community niche width and habitat conversion in forest habitats (ANOVA on community niche width, effect of habitat conversion, 80 df: $F= 5.1474$, $P<0.05$), but no significant association in other habitats.

At the species level, no significant relationship was found between individual species niche width θ and species response to landscape disturbance, when considering the 52 most widespread species (linear model on 48 d.f.: $t=-1.21$, $P=0.23$ for habitat fragmentation; $t=-0.49$, $P=0.62$ for habitat conversion ; $R^2=0.03$).

DISCUSSION

Human disturbance and taxonomic homogenization in plant communities

Influence of human disturbance on local diversity (alpha diversity) – At a local scale, we observed a strong positive correlation between landscape fragmentation and alpha taxonomic diversity. This is consistent with the dispersal assembly view (Hubbell, 2001), in which community composition depends greatly on migration: in a highly fragmented and heterogeneous landscape, species richness and diversity within a given habitat is sometime increased by immigration from neighbouring habitats (Debinski and Holt, 2000). The observed effect of habitat fragmentation on local species diversity may however also be attributable to other environmental variables that are known to covary with fragmentation. For example, fragmentation in our study area is associated with the degree of urbanisation, and cities often exhibit high local floristic richness (Araujo, 2003, Kühn et al., 2004, Schwartz et al., 2006). Similarly, fragmentation in the study area is also associated with a dense transport network that can enhance species diversity by (1) promoting the introduction of alien species (Hansen and Clevenger, 2005) and (2) creating favourable habitats (e.g. road verges that can act as refuges for wild flora, (O'Farrel and Milton, 2006)) in an otherwise hostile context of intensive agriculture.

A positive relationship was also observed between local species diversity and habitat conversion, with two possible explanations. First, landscape changes generate a turnover of plant communities, which can lead to transient coexistence of species that are usually found in contrasting habitats. This phenomenon may result from time-delayed extinction of species following habitat destruction (extinction debt, (Tilman et al., 1994). In plant communities, such delayed extinctions can extend over several decades (Lindborg and Eriksson, 2004, Helm et al., 2006) to several centuries (Johansson et al., 2008), so that it is likely to occur in our dataset, where habitat turnover is measured on a shorter time scale (twenty years).

Second, habitat conversion in the study region consists mostly of urbanization in former agricultural landscapes (a phenomenon that affected 560 km² –ca. 5%– in Île-de-France during the past twenty years, (Nascimento and Acerbi, 2003). Thus, the observed larger species diversity in more disturbed landscapes may also result from the progressive replacement of agricultural plant communities by urban plant communities around a given site, because the latter are known to be more diverse (Wania et al., 2006).

Influence of human disturbance on site similarity (beta diversity) – The local increase in taxonomic diversity was associated with a strong negative relationship between spatial (but not temporal) disturbance and taxonomic beta-diversity. Thus, in spite of higher environmental heterogeneity, species assemblages tended to be more similar in more fragmented landscapes, a typical example of taxonomic BH. This pattern was already observed in numerous studies comparing plant communities, most of which were conducted at a large scale, from regional (McKinney, 2004) to continental levels (Olden et al., 2006). BH at coarse-grained scales was generally attributed to the expansion of a few non-native species (Schwartz et al., 2006): exotics species are less influenced by ecological conditions than native species (Qian and Ricklefs, 2006), so that distant communities are prone to share the same few exotics species, which can significantly increase community similarity (McKinney Michael, 2008).

The present study was conducted at a smaller scale, so that BH involved mechanisms different from expansion of exotic species. Naturalized species, although relatively frequent (observed in ca. 25% of plots), generally occurred at low abundance (e.g. *Veronica persica* Poiret or *Conyza canadensis* (L.) Cronq., < 10% per plot on average) and did not explain the appreciable changes in beta diversity with human disturbance: we obtained the same pattern of BH with increased habitat fragmentation after discarding invasive species (not shown). This is consistent with the expectation that geographically close communities are less prone

to the homogenization effect of introduced species, due to a relatively high spatial autocorrelation of native communities (La Sorte et al., 2008). Instead, taxonomic BH most likely occurred via changes in the abundance of a few common native species, as discussed below. This phenomenon was already observed by authors considering a regional scale, as a consequence of predation (herbivory, (Rooney et al., 2004, Wiegmann and Waller, 2006), or urbanization (Kühn and Klotz, 2006). In the same way, Vellend et al. (2007) demonstrated a BH phenomenon induced by habitat turnover at a landscape scale (i.e. forest patch). Interestingly, the only other study considering plant BH at the same spatial scale reported some converging results (Smart et al., 2006), i.e. overall homogenization of plant species composition within 1 km² squares in the UK, together with an increase in local diversity increase. In this case, however, the relationship with environmental variables was not examined and the observed patterns were verbally attributed to changes in habitat productivity and disturbance level due to various human induced driving forces; e.g. land abandonment in habitat with an initial high productivity and disturbance level, or increasing disturbance in habitat with a low initial productivity and disturbance level.

Influence of human disturbance on regional diversity – At the monitoring square scale, BH patterns were counterbalanced by increased local richness, so that there was no overall strong negative impact of habitat disturbance on total diversity within a monitoring square. The combination of higher alpha diversity and smaller beta diversity resulted in a significant non linear relationship between fragmentation and total diversity (Figure 29). This contrasts with previous studies showing an overall negative effect of BH on total diversity (Olden et al., 2004). There was even a positive correlation between habitat conversion and total diversity at the square level, which is partly reminiscent of the well-known influence of temporal disturbance on community diversity (Shea et al., 2004). One reason for the non-negative

effects of BH on regional taxonomic diversity is the limited spatial scale of our study: BH was examined within 1 km² squares, a scale at which total species richness should still be enhanced by migration from neighbouring habitats in a fragmented landscape (Debinski and Holt, 2000). To test this, we also examined beta-diversity at a regional scale, by comparing plant communities among study squares. Again, total diversity was not decreased by habitat fragmentation, and was even increased by habitat conversion (Table 2), but this should be interpreted with care because habitat fragmentation and conversion were still measured within a single square.

Taxonomic biotic homogenization is sometimes associated with functional biotic homogenisation.

Influence of human disturbance on functional diversity, as measured by quadratic entropy - We found no significant relationship between landscape disturbance and alpha or beta functional diversity when the latter was measured using quadratic entropy and species niche width to estimate species dissimilarity. Such results can however not be used to conclude on the absence of functional biotic homogenization, for at least two reasons. First, species sharing similar specialization indices or niche width can be functionally very different; for example the two most specialized species of our dataset, *Rubia peregrina* L. and *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. are two contrasting species in terms of ecology, life cycle, and biological type (hemicryptophyte vs. forest geophyte, respectively). Thus, functional homogenization leading to a convergence of communities on a narrowing trait syndrome (i.e. an increase in trait similarity among communities; see Smart et al. 2006 for example) could remain undetected by considering species specialization alone. Second, quadratic entropy, although a very intuitive index, is not an appropriate measure of diversity when used with metric dissimilarities. As explained above, a more appropriate method would be the use of

many species variables (e.g. life history traits, morphologic features, etc.) to build ultrametric distances among species (Pavoine et al. 2005), but these data were not available for all species. In the following, we therefore focus on mean community specialization, θ_c , to study the functional biotic homogenisation of communities address this question.

Influence of landscape fragmentation on the average specialization of plant communities – We observed a significant negative relationship between landscape fragmentation and average community specialization. This suggests that taxonomic BH observed with Simpson diversity index also results in functional biotic homogenisation, with generalist species progressively replacing specialist species. The presence of more generalist species in fragmented landscapes was observed in bird communities (Devictor et al., 2007, Devictor et al., 2008a) and is predicted by niche theory: the viability of specialist species, which, by definition, are tolerant to a narrower range of environmental conditions, should decline in fragmented landscapes due to isolation and reduction in size of their habitat (Morin and Chuine, 2006, Fridley et al., 2007). In contrast, generalist species, which can grow under a variety of environmental conditions and are not confined to small stands, should benefit from habitat fragmentation, generating landscape heterogeneity (Marvier et al., 2004). Here, the replacement of specialist species by generalist species was however not supported by the species-centred approach, showing no significant relationship between species specialization and the individual response of species to habitat fragmentation (or conversion), i.e. specialist species and generalist species were apparently equally affected by habitat fragmentation. This discrepancy between the species and community-centred approaches may be due in part to low statistical power: the test assessing individual responses was based on 53 species only (vs. 352 plots for community specialization), because rare species, for which individual response to disturbance could not be assessed, were excluded.

Influence of temporal disturbance on the average specialization of plant communities— Within sites, we found a prominent effect of habitat type on the average community niche width, with forests and ruderal habitats supporting highly specialized vs. generalist communities, while cities and agricultural habitats exhibited intermediate levels of specialization. Part of these differences is probably connected with habitat age and stability: theory predicts that specialization should evolve in stable habitats, whereas a generalist strategy is considered a response to variable, unpredictable environments (Futuyma and Moreno, 1998). Accordingly, specialist communities were observed in forests, a typical historical land use type in the study area, so that most forest sites have probably been stable over the last centuries. In contrast, highly generalist communities were found in ruderal habitats, which consist of interstitial vegetation (road verge, field margins), urban wastelands or set-asides, all of which have high turnover. The two other main habitat classes are either relatively ancient but submitted to annual disturbance (farmlands) or more recent (cities) and exhibit intermediate specialization level species.

The relationship between community specialization and habitat stability was also found to a lesser extent at the landscape level. We examined how communities at a given site were affected by the temporal variation in the surrounding landscape, because plant communities are known to exhibit delayed responses to landscape disturbance (Piessens and Hermy, 2006), so that landscapes with similar current structures but contrasting histories cannot be readily compared (Ernault et al., 2006). Our results revealed a significant relationship between community specialization and habitat conversion in forests only, i.e. in the older habitat. This possible influence of landscape turnover on forest community composition is apparently not a mere by-product of habitat fragmentation: although fragmentation and conversion are positively correlated around forest sites, there is a significant negative interaction of these two variables on community specialization ($df = 1$,

80; $F = 4.21$; $P < 0.05$), so that the effect of habitat conversion is even stronger in moderately fragmented landscapes. This suggests that past changes in landscape structure may influence forest community composition (notably average specialization) a few years or decades later (Fraterrigo et al., 2006). In contrast, man-made habitats (i.e. arable field, ruderal habitats and cities) do not seem to be influenced by past landscape turnover, whose effects are probably overruled by high turnover in the habitat itself. The occurrence of periodic disturbance may be sufficient to explain community composition in of each these habitats: mostly weeds (i.e. annuals, R-strategists) in arable land and ruderal species (i.e. biennials or perennials, C-strategists) in ruderal habitats (Lososová et al., 2006). Nonetheless, we cannot exclude that this result in man-made habitats is also due to sampling bias, as sample sizes could be too small to detect an existing relationship in underrepresented habitat types (e.g. cities).

CONCLUSION – ON THE USE OF COMMUNITY SPECIALIZATION INDICES AS BIODIVERSITY INDICATORS

Our study considering a pool of the most common species, show that community specialization correlates with human disturbance, (e.g. habitat fragmentation and turnover), and thus carries relevant information to choose effective biodiversity indicators, which are needed to document biodiversity changes (Balmford et al., 2003, Balmford and Bond, 2005).

First, most studies dealing with the effect of anthropogenic disturbance on wild flora often focus on rare and emblematic species (Rich and Sydes, 2000, Heywood and Iriondo, 2003, Pykala et al., 2005) or habitat (Butaye et al., 2005, Piessens and Hermy, 2006), partly due to a bias in data collection (Sastre and Lobo, 2009). Here, we show that common plant species are also affected by human pressures, and should be taken into account in the study of biodiversity pattern and conservation plans. There is thus an urgent need for monitoring data of common plant species, including abundance variation. At that time, such monitoring program often focus on birds (Julliard and Jiguet, 2002, Newson et al., 2005) whereas only few involve plants (but see (Firbank et al., 2003, Weber et al., 2004)) .

Second, many ecological studies assessing the impact of global change on plant communities often consider simple indices, such as species richness (Lindborg and Eriksson, 2004, Helm et al., 2006, Johansson et al., 2008), or changes in species commonness and rarity (Thompson and Jones, 1999, McCollin et al., 2000). Although useful, the use of such indicators may be misleading. Here, for example, we showed that human-induced disturbance resulted in larger species diversity at a local scale, but was also associated with reduced average community specialization, a pattern that is sometimes interpreted as functional BH (Devictor et al., 2008a).

The replacement of specialist species (“losers”) by more tolerant, generalist species (“winners”) is a consistent feature of biodiversity changes (McKinney and Lockwood, 1999)

that may have important consequences for ecosystem functioning (Díaz and Cabido, 2001). It should thus be documented accurately, but is generally not detectable by considering species richness only. A quantification of community specialization requires reliable methods to classify species on a specialization gradient. Until recently, most studies used non-quantitative attributes to distinguish between loser and winner species, based on the idea that, for example, small species are intuitively more sensitive to extinction than are large species (Duncan and Young, 2000), or that biotically dispersed species should be more specialized on their habitat than abiotically dispersed species (Wiegmann and Waller, 2006). As highlighted by Futuyma and Moreno (1998), such methods are subjective and highly subject to observer bias. Recently, a couple of quantitative tools were developed to estimate species specialization, based either on the observed variation of species occurrence or abundance across habitat types (e.g. (Rooney et al., 2004, Julliard et al., 2006)) or on patterns of species co-occurrence across sites (Fridley et al., 2007). This and other studies (e.g Devictor et al. (2007) in bird communities) suggest that average community specialization, measured using the latter species specialization indices, can prove an efficient biodiversity indicator, because it can easily be computed from most biodiversity databases and provides an accurate picture of community responses to human induced large-scale disturbances (Devictor and Robert, 2009).

Acknowledgments

The research was funded by Île-de-France region. Emmanuelle Porcher was partly funded by Agence Nationale de la Recherche (ANR Grant #2006-JCJC- 0032).

We thank Fabrice Perriat and Sebastien Filoche for help in plant identification. We also thank Vincent Devictor and Ondine Filippi-Codaccioni for help in landscape metrics calculations.

FIGURES

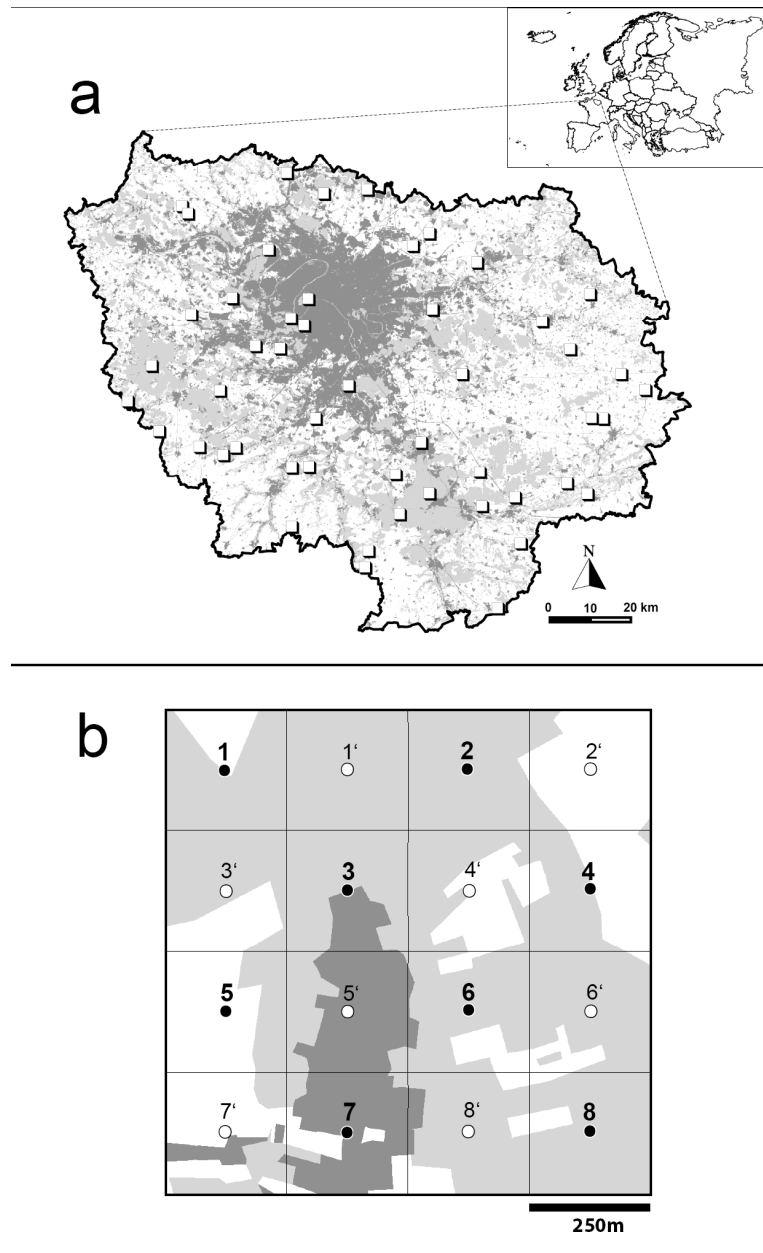


Figure 28: (a) Map of the study area, Île-de-France (copyright IAURIF). Urban and artificial areas appear in dark grey. Forest and semi natural habitats (i.e. river, grassland) are in pale grey. Agricultural areas appear in white. White squares represent the fifty 1 km² squares (enlarged by a factor 2 for a better view). (b) Detail of a survey squares showing the sampling scheme. Eight permanent plots were evenly distributed (black points numbered from 1 to 8)

together with eight replacement plots (white points numbered from 1' to 8') in case the former were not accessible.

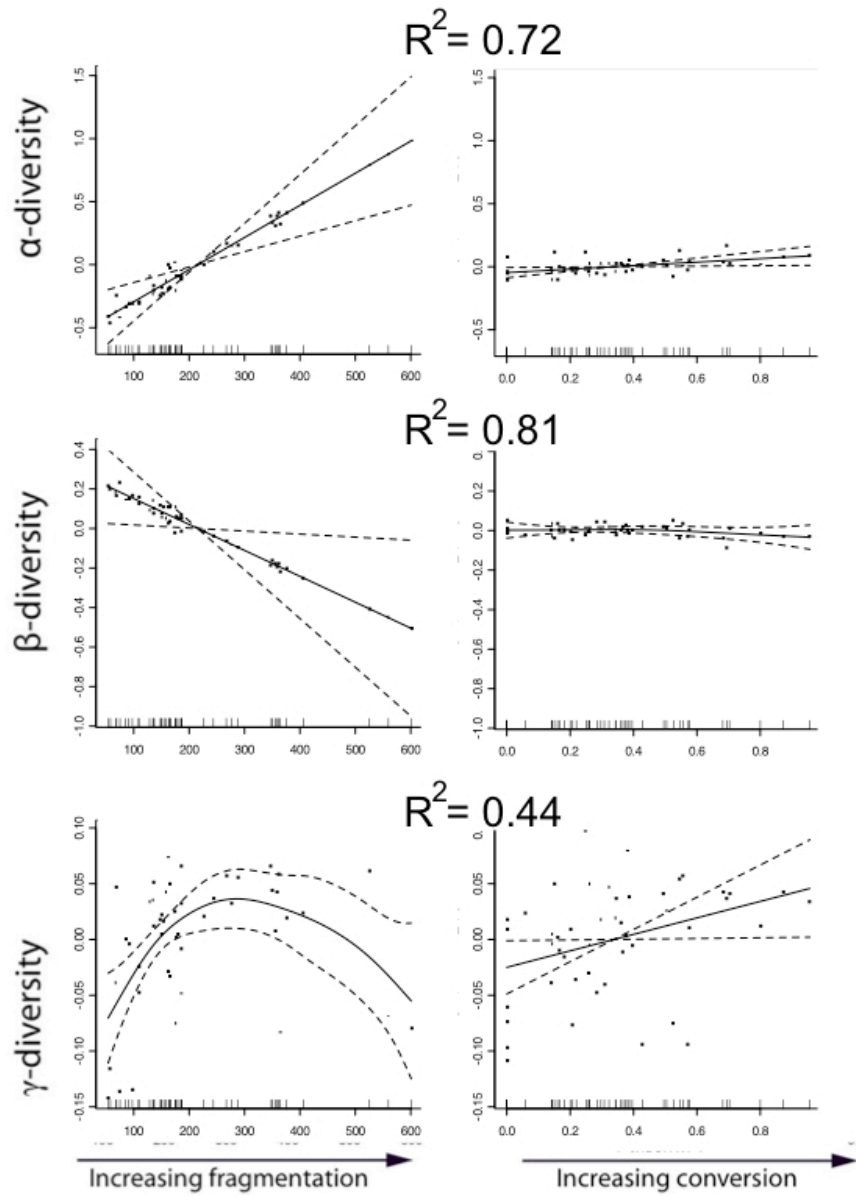


Figure 29 : Smoothed relationship between the different levels of taxonomic diversity (from the plot to the square level) and spatial and temporal disturbance. Each pair of graph are obtained with the general additive model described in the text, points represent residuals, dashed lines represent standard error.

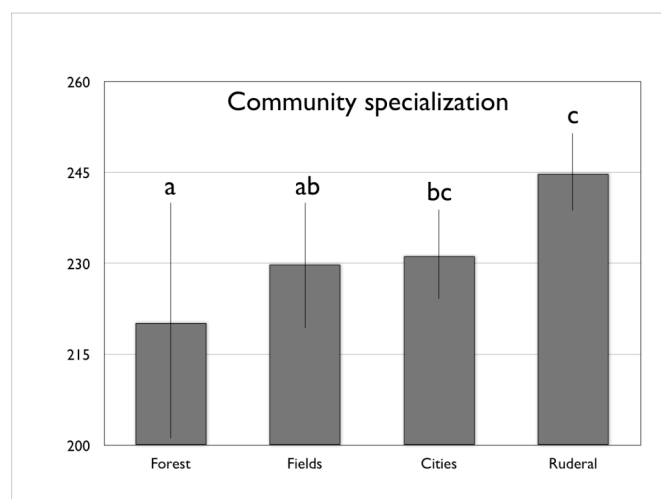


Figure 30: Mean community niche width as a function of habitat type. Different letters indicate statistically significant differences

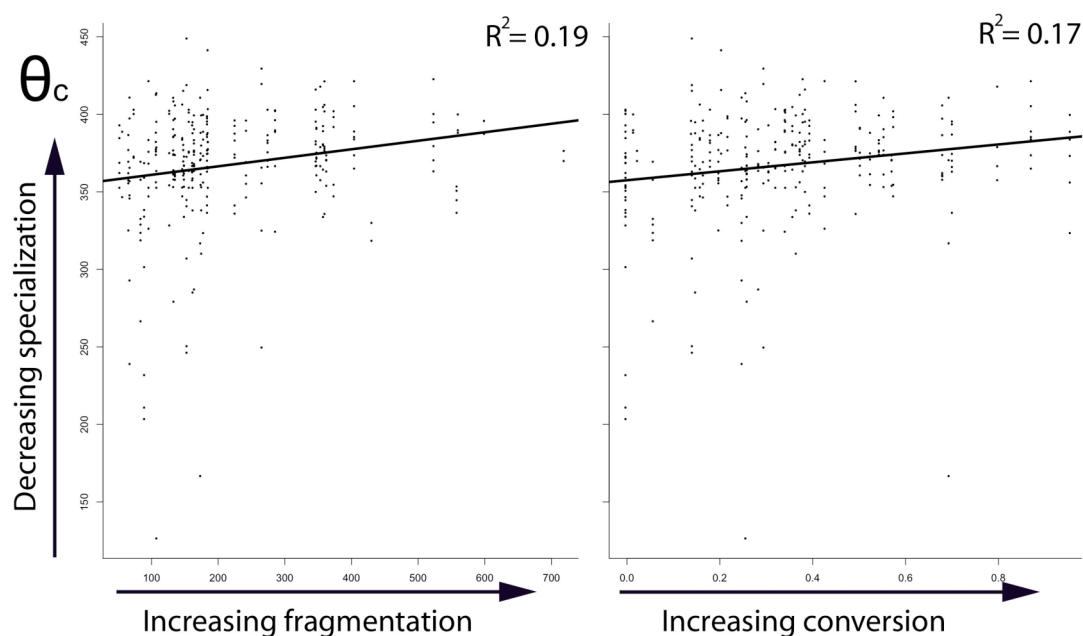


Figure 31: Spatial and temporal disturbance as a function of mean communities specialization (θ_c). Lines are obtained from a standard regression.

TABLES

Taxonomic diversity	α -diversity			β -diversity			γ -diversity		
	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)
Fragmentation	1	15.07	5e-03 *	1	7.16	0.015 *	1	3.27	0.007 *
Conversion	1	5.20	0.030 *	1	1.57	0.221	1	4.64	0.037 *
Fragmentation:Conversion	15.92	5.05	9.42e-05 *	23.42	5.38	2e-04 *	1.607e-07	0.19	0.668
Functional diversity	α -diversity			β -diversity			γ -diversity		
	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)
Fragmentation	1	1.18	0.333	1	0.81	0.372	1	1.07	0.371
Conversion	1	1.49	0.212	1	0.22	0.639	1	1.36	0.254
Fragmentation:Conversion	1.59e-10	2.06	0.159	4.87e-12	0.19	0.665	2.236e-10	1.29	0.262

Table 1: Results of an ANOVA at the square level, testing the effect of disturbance indices on both taxonomic and functional diversity.

Taxonomic diversity	α -diversity			β -diversity			γ -diversity		
	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)
Fragmentation	2.108	1.237	0.385	1.977	1.157	0.405	2.323	1.052	0.461
Conversion	2.473	0.729	0.625	1	21.62	0.0016 *	2.344	1.024	0.473
Functional diversity	α -diversity			β -diversity			γ -diversity		
	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)	Estimated df	Fvalue	Pr(>F)
Fragmentation	1	0.746	0.413	1	0.056	0.819	1	0.935	0.362
Conversion	1	0.207	0.661	1	0.026	0.876	1.089	0.3	0.825

Table 2: Results of ANOVA at larger scale (from the square to the subregional level), testing the relationship between the different levels of spatial (respectively) temporal disturbance and the different levels of taxonomic and functional diversity.

Response	Mean community specialisation (θ_c)				
	Df	SumSq	F value	Pr(>F)	
Habitat type	3	43790	12.13	1.679e-07	***
Fragmentation	1	12005	9.98	0.002	**
Conversion	1	451	0.37	0.541	
Habitat types:fragmentation	3	326	0.09	0.965	
Habitat type:conversion	3	14778	4.09	0.007	**
Fragmentation:conversion	1	3045	2.53	0.113	
Residuals	289	347697			

Table 3 : Results of an ANOVA testing the effect of habitat type and disturbance indices on mean community specialization (θ_c).

APPENDICES

Species	Total plots	θ values	Species	Total plots	θ values	Species	Total plots	θ values	
<i>Rubia perigrina</i> L.	2	262.92	*Conyza canadensis (L.) Cronq.	18	379.75	<i>Hypericum tetraopterum</i> Fries	2	416.85	
<i>Hyacinthoides non-scripta</i> (L.) Chouard ex Rothm.	8	293.42	<i>Hypochoeris radicata</i> L.	12	380.37	<i>Pastinaca sativa</i> L.	4	417.85	
<i>Anemone nemorosa</i> L.	9	297.02	<i>Geranium rotundifolium</i> L.	11	380.40	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	19	418.35	
<i>Lepidium squamatum</i> Forskål	4	304.64	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	3	380.48	<i>Verbena officinalis</i> L.	4	418.69	
<i>Conwallaria majalis</i> L.	4	305.05	<i>Viburnum lantana</i> L.	5	380.99	*Robinia pseudoacacia L.	5	419.05	
*Veronica polita Fries	3	307.89	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	2	381.10	<i>Liraria vulgaris</i> Miller	5	419.87	
<i>Arum maculatum</i> L.	2	314.28	<i>Phalaris arundinacea</i> L.	1	381.19	<i>Alopecurus pratensis</i> L.	2	419.96	
<i>Tilia cordata</i> Miller	4	315.05	<i>Apera spica-venti</i> (L.) P. Beauv.	15	381.34	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	3	419.96	
<i>Carex pilulifera</i> L.	2	318.12	<i>Geranium dissectum</i> L.	45	384.66	<i>Eryngium campestre</i> L.	2	421.01	
<i>Sagina procumbens</i> L.	2	318.41	<i>Anagallis foemina</i> Miller	2	384.70	<i>Fragaria vesca</i> L.	8	421.04	
*Castanea sativa Miller	18	318.72	<i>Antennaria vulgaris</i> L.	15	384.80	<i>Equisetum arvense</i> L.	28	421.45	
<i>Lamium galeobdolon</i> (L.) L.	4	318.87	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	18	384.92	<i>Clematis vitalba</i> L.	12	421.59	
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) Ait.	14	320.34	<i>Plantago lanceolata</i> L.	24	384.98	<i>Trifolium dubium</i> Sm.	2	421.79	
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	3	320.94	*Acer platanoides L.	8	385.06	<i>Ulmus minor</i> Miller	18	422.12	
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	2	322.72	<i>Matricaria perforata</i> Merat	16	386.00	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	40	422.73	
<i>Fumaria officinalis</i> L.	16	324.07	<i>Stellaria holostea</i> L.	4	386.09	<i>Bromus hordeaceus</i> L.	24	423.03	
<i>Mercurialis perennis</i> L.	11	324.20	<i>Stachys sylvatica</i> L.	4	386.61	<i>Geranium robertianum</i> L.	12	424.08	
<i>Crepis vesicaria</i> L.	1	324.62	<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	1	386.68	<i>Rhamnus cathartica</i> L.	2	424.32	
<i>Veronica hederifolia</i> L.	6	325.09	<i>Plantago major</i> L.	29	387.18	<i>Sonchus arvensis</i> L.	4	425.22	
*Conyza sumatrensis (Retz.) E. Walker	2	326.34	<i>Teucrium scorodonia</i> L.	14	388.18	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	10	425.85	
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	1	326.61	<i>Anchusa arvensis</i> (L.) M. Bieb.	4	388.19	<i>Hypericum humifusum</i> L.	1	426.39	
<i>Veronica montana</i> L.	1	327.40	*Acer negundo L.	1	389.66	<i>Cruciata laevipes</i> Oeiz	3	427.71	
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	5	328.11	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Hudson) P. Beauv.	23	390.10	<i>Odonites vernus</i> (Bellardi) Dumort.	2	427.83	
<i>Setaria verticillata</i> (L.) P. Beauv.	4	328.47	<i>Bromus sterilis</i> L.	44	390.40	<i>Sambucus ebulus</i> L.	1	427.94	
<i>Euphorbia exiguu</i> L.	1	329.15	<i>Geum urbanum</i> L.	28	390.62	<i>Poa trivialis</i> L.	38	428.00	
*Eragrostis minor Host	2	329.95	<i>Medicago sativa</i> L.	1	390.85	<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	1	428.50	
<i>Ribes rubrum</i> L.	2	330.92	<i>Tortilis arvensis</i> (Hudson) Link	3	391.16	<i>Ranunculus acris</i> L.	5	428.74	
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	14	331.76	<i>Galium palustre</i> L.	1	391.47	<i>Cornus sanguinea</i> L.	20	428.99	
<i>Circaea lutetiana</i> L.	5	332.20	<i>Betula alba</i> L.	4	391.63	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	5	429.48	
<i>Fagus sylvatica</i> L.	11	332.58	<i>Orbanche plicidris</i> F.W. Schultz	2	391.64	<i>Luzula campestris</i> (Ehnh.) Lej.	2	429.78	
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	2	333.33	<i>Conyza avellana</i> L.	18	391.77	<i>Potentilla anserina</i> L.	1	430.95	
<i>Carex sylvatica</i> Hudson	5	335.70	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	23	392.13	<i>Populus tremula</i> L.	4	431.31	
*Veronica persica Poiret	37	336.49	<i>Quercus robur</i> L.	35	392.44	<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	4	432.24	
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	3	337.69	<i>Rumex sanguineus</i> L.	4	392.64	<i>Chaerophyllum temulum</i> L.	4	432.84	
<i>Orchis purpurea</i> Hudson	1	338.19	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	61	392.90	<i>*Juglans regia</i> L.	8	436.21	
<i>Hordeum murinum</i> L.	1	338.81	<i>Hedera helix</i> L.	52	393.72	<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	4	436.86	
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	1	339.99	<i>Poa nemoralis</i> L.	7	393.93	<i>Leontodon hispidus</i> L. ssp. <i>hispidus</i>	2	437.09	
<i>Sherardia arvensis</i> L.	1	340.64	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P. Beauv. ex J. & C. Presl	25	394.25	<i>Clinopodium vulgare</i> L.	4	437.60	
<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC.	1	340.74	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	4	394.84	<i>Tortilis japonica</i> (Hout.) DC.	4	437.64	
<i>Avena fatua</i> L.	16	341.07	<i>Scrophularia auriculata</i> L.	395.34	1	437.85	<i>Solanum dulcamara</i> L.	4	437.85
<i>Senecio vulgaris</i> L.	32	341.23	<i>Trifolium pratense</i> L.	10	395.45	<i>Prunella vulgaris</i> L.	9	438.93	
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	2	341.40	<i>Iris pseudacorus</i> L.	2	395.56	<i>Rosa canina</i> L.	6	439.93	
<i>Geranium molle</i> L.	9	341.89	<i>Thymus praecox</i> Opiz	1	396.07	<i>Dipsacus fullonum</i> L.	2	440.11	
<i>Sanicula europaea</i> L.	1	342.55	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	6	396.28	<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	1	440.18	
<i>Geranium pusillum</i> L.	9	342.62	<i>Podium octidatum</i> (L.) L'Herit.	1	396.29	<i>Junco inflexus</i> L.	1	442.51	
<i>Melica uniflora</i> Retz.	4	343.66	<i>Juncus effusus</i> L.	6	396.70	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	1	442.60	
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	4	344.68	<i>Plantago media</i> L.	1	397.02	<i>Mentha suaveolens</i> Ehnh.	2	442.84	
<i>Arabisopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	1	345.39	<i>Elytrogia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski	37	397.33	<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	2	443.25	
<i>Lonicera periclymenum</i> L.	33	346.10	<i>Mentha aquatica</i> L.	3	397.73	<i>Centauria jacea</i> L.	6	443.76	
*Amaranthus hybridus L.	14	346.39	<i>Medicago lupulina</i> L.	14	397.79	<i>Salix cinerea</i> L.	4	443.81	
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	53	347.12	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	24	398.11	<i>Myosotis arvensis</i> Hill	10	443.90	
<i>Mercurialis annua</i> L.	14	347.69	<i>Alliaria petiolata</i> (M. Bieb.) Cavara & Grande	4	398.52	<i>Pulicaria dysenterica</i> (L.) Bernh.	1	444.42	
<i>Erica cinerea</i> L.	4	348.87	<i>Picris hieracoides</i> L.	33	398.66	<i>Geranium columbinum</i> L.	2	445.82	
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	10	348.95	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	6	398.81	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	2	446.89	
<i>Carpinus betulus</i> L.	31	349.15	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) D. Don	1	399.06	<i>Prunus spinosa</i> L.	2	448.04	
<i>Carex riparia</i> Curtis	1	349.28	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	43	399.12	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	9	448.76	
<i>Poa annua</i> L.	26	350.67	<i>Silene latifolia</i> Poiret ssp. <i>alba</i> (Miller)	8	400.06	<i>Stellaria graminea</i> L.	4	449.29	
<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	1	350.79	<i>Sambucus nigra</i> L.	8	400.21	<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link.	8	449.41	
<i>Bellis perennis</i> L.	10	351.16	*Juncus tenuis Willd.	1	400.51	<i>Trachopogon pratensis</i> L.	4	449.47	
<i>Quercus petraea</i> (Mauthuska) Liebl.	37	351.37	<i>Veronica officinalis</i> L.	7	401.48	<i>Geranium verum</i> L.	1	449.55	
<i>Lolium perenne</i> L.	70	352.60	<i>Prunus avium</i> L.	7	401.87	<i>Securigera varia</i> (L.) P. Lassen	3	449.71	
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i> L.	1	353.62	<i>Achillea millefolium</i> L.	15	402.35	<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreber	4	450.07	
<i>Polygonum aviculare</i> L.	46	354.54	<i>Urtica dioica</i> L.	20	402.42	<i>Rumex acetosa</i> L.	5	450.23	
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	8	354.59	<i>Rumex crispus</i> L.	11	402.79	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	3	450.52	
<i>Aethusa cynapium</i> L.	5	355.66	<i>Galium asarum</i> L.	74	402.99	<i>Carex curvica</i> (Savon ex Hauffe) Nordenskiöld ex A. Kern	3	453.50	
<i>Trifolium fragiferum</i> L.	1	356.69	<i>Ranunculus repens</i> L.	10	403.36	<i>Prunus mahaleb</i> L.	2	455.59	
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	4	357.24	<i>Daucus carota</i> L.	26	403.42	<i>Salix lanata</i> L.	15	456.07	
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	2	357.42	*Vicia sativa L.	9	403.49	<i>Salix caprea</i> L.	1	457.74	
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	3	358.36	<i>Glechoma hederacea</i> L.	15	404.06	<i>Galium mollugo</i> L.	4	458.11	
<i>Veronica arvensis</i> L.	12	358.75	<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.	4	404.53	<i>Campanula racunculus</i> L.	3	459.43	
<i>Ilex aquifolium</i> L.	9	359.00	<i>Heracleum sphondylium</i> L.	31	404.62	<i>Vicia hirsuta</i> (L.) S.F. Gray	4	459.53	
<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	5	359.01	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	2	405.09	<i>Agrostis capillaris</i> L.	4	461.63	
<i>Aphanes arvensis</i> L.	5	359.12	<i>Senecio iacobaea</i> L.	15	405.13	<i>Euphorbia cyatharissia</i> L.	3	464.53	
*Lolium multiflorum Lam.	3	359.24	<i>Polygonum hydropiper</i> L.	1	405.22	<i>Festuca ovina</i> L.	7	465.82	
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Love	48	360.60	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	4	405.29	<i>Hypericum perforatum</i> L.	17	467.07	
<i>Chaenorrhinum minus</i> (L.) Lange	1	360.76	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	23	405.38	<i>Lotus corniculatus</i> L.	6	467.20	
<i>Taraxacum officinale</i> Vieber	41	361.29	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	12	406.48	<i>Trifolium campestre</i> Schreber	2	468.79	
<i>Tamus communis</i> L.	4	361.44	<i>Lapsana communis</i> L.	16	406.79	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	5	472.50	
<i>Atriplex patula</i> L.	4	362.52	<i>Oreopis setosa</i> Vahl ex R.	4	406.86	<i>Carex flacca</i> Schreber	4	474.50	
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	11	362.76	<i>Knutia arvensis</i> (L.) Coulter	3	407.07	<i>Carex hirta</i> L.	3	478.48	
<i>Viola arvensis</i> Murray	25	363.16	*Reynoutria japonica Hout.	2	407.89	<i>Rumex acetosella</i> L.	6	481.20	
<i>Trifolium repens</i> L.	23	364.42	<i>Cerastium fontanum</i> Baumg.	11	408.66	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. Beauv.	4	481.81	
<i>Kickxia spurea</i> (L.) Dumort.	9	366.46	*Pinus sylvestris L.	8	408.75	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	9	482.49	
<i>Festuca arundinacea</i> Schreber	20	366.53	<i>Reseda lutea</i> L.	4	408.89	<i>Centaurium erythraea</i> Roth	1	485.55	
<i>Papaver rhoeas</i> L.	21	366.98	<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C. Griseb.	1	408.93	<i>Abies alba</i> Miller	1	NA	
<i>Fraxinea dodonei</i> Ard. subsp. <i>dodonei</i>	3	367.70	<i>Rubus caesius</i> L.	3	408.96	*Amaranthus blitoides s. Watson	2	NA	
*Matricaria discoidea DC.	5	368.14	<i>Potentilla reptans</i> L.	9	408.97	<i>Ammi majus</i> L.	1	NA	
<i>Sinapis arvensis</i> L.	13	368.47	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	40	409.10	<i>Avenula pubescens</i> (Hudson) Dumort.	1	NA	
<i>Chenopodium album</i> L.	52	368.70	<i>Arctium minus</i> L. Hill Bernh.	3	409.16	<i>Bromus inermis</i> Leves.	1	NA	
<i>Rosa arvensis</i> Hudson	13	369.14	<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.	3	411.13	<i>Calamintha menthifolia</i> Host	2	NA	
<i>Hippocrepis comosa</i> L.	1	369.52	<i>Chenopodium hybridum</i> L.	5	411.14	<i>Caltha palustris</i> L.	1	NA	
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	6	369.93	<i>Betula pendula</i> Roth	8	411.50	<i>Carex acuta</i> L.	1	NA	
<i>Festuca rubra</i> L.	10	370.72	<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	2	411.59	<i>Carex pallidescens</i> L.	1	NA	
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	3	370.78	<i>Humulus lupulus</i> L.	3	411.60	<i>Chamaecyparis lawsoniana</i> (A. Murray) Parl.	1	NA	
<i>Solanum nigrum</i> L.	46	372.01	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	4	411.92	<i>Dipsacus pilosus</i> L.	1	NA	
<i>Lactuca serriola</i> L.	9	372.36	<i>Bromus erectus</i> Hudson	1	411.96	<i>Leontodon hispidus</i> L. ssp. <i>Glabratus</i>	1	NA	
<i>Vinca minor</i> L.	1	374.81	<i>Epilobium tetragonum</i> L.	19	411.99	<i>Lepidium heterophyllum</i> Benham	1	NA	
<i>Matricaria recutita</i> L.	16	375.29	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Steudel	1	412.03	<i>Oxalis acetosella</i> L.	1	NA	
<i>Acer campestre</i> L.	11	375.36	<i>Apurimonia procera</i> Walt.	2	412.72	<i>Phytolacca americana</i> L.	2	NA	
<i>Evonymus europaeus</i> L.	7	375.75	<i>Viola hirta</i> L.	6	413.30	<i>Picea abies</i> (L.) Karsten	2	NA	
<i>Anagallis arvensis</i> L.	29	376.58	<i>Rubus fruticosus</i> L.	70	413.35	<i>Platanthera chlorantha</i> (Custer) Reichenb.	3	NA	
<i>Alopecurus myosuroides</i> Hudson.	25	376.75	<i>Symphytum officinale</i> L.	4	414.76	<i>Prunus serotina</i> Ehnh.	7	NA	
<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	5	376.88	<i>Poa pratensis</i> L.	9	414.79	<i>Quercus rubra</i> L.	1	NA	
<i>Viola odorata</i> L.	21	377.07	<i>Holcus mollis</i> L.	4	414.79	<i>Solia autumnalis</i> L.	1	NA	
<i>Picris echioides</i> L.	8	377.13	*Solidago canadensis L.	1	415.23	<i>Setaria pumila</i> (Poiret) Roemer & Schultes	1	NA	
<i>Rumex obtusifolius</i> L.	11	377.61	<i>Dactylis glomerata</i> L.	39	415.55	<i>Sison amomum</i> L.	1	NA	
<i>Lamium album</i> L.	6	377.96	<i>Polygonum persicaria</i> L.	23	415.73	<i>Stachys arvensis</i> (L.) L.	1	NA	
<i>Kickxia elatine</i> (L.) Dumort.	7	378.95	<i>Malva veris</i> L.	2	415.90	<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P. Beauv.	1	NA	
*Loburnum anagroides Medik.	3	379.57	<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	8	416.48	<i>Veronica opaca</i> Fries	1	NA	
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	1	379.72	<i>Lycopus europaeus</i> L.	3	416.64	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) S.F. Gray	1	NA	

Appendix 1: List of observed species sorted in descending order of specialization. θ values were non-available (NA) for 26 species. See text for calculation of θ values. Names in bold preceded by an asterisk indicate species considered as introduced in the studied

area, following National Botanical Conservatory of Parisian basin list (<http://cbnbp.mnhn.fr/cbnp/>).

REFERENCES

Araujo, M. B., 2003, The coincidence of people and biodiversity in Europe: v. 12, p. 512.

Archaux, F., Gosselin, F., Bergès, L., and Chevalier, R., 2006, Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses: *Journal of Vegetation Science*, v. 17, p. 299-306.

Balmford, A., and Bond, W., 2005, Trends in the state of nature and their implications for human well-being: *Ecology letters*, v. 8, p. 1218-1234.

Balmford, A., Green, R. E., and Jenkins, M., 2003, Measuring the changing state of nature: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 18, p. 326-330.

Bissardon, M., Guibal, L., and Rameau, J.-C., 1991, CORINE biotopes, version originale, types d'habitats français, École National du Génie Rural des Eaux et des Forêts (ENGREF), Number of Pages 175.

Bivand, R., 2008, spdep: Spatial dependence: weighting schemes, statistics and models: p.

Butaye, J., Adriaens, D., and Honnay, O., 2005, Conservation and restoration of calcareous grasslands: a concise review of the effects of fragmentation and management on plant species: *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, v. 9, p. 111-118.

Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O. R. P., Sechrest, W., and L., C. D., 2005, Multiple Causes of High Extinction Risk in Large Mammal Species: *Science*, v. 309, p. 1239.

Carrier, J.-A., and Beebee, T. J. C., 2003, Recent, substantial, and unexplained declines of the common toad *Bufo bufo* in lowland England: *Biological Conservation*, v. 111, p. 395-399.

Castro, S. A., and Jaksic, F. M., How general are global trends in biotic homogenization? Floristic tracking in Chile, South America: *Global Ecology and Biogeography*, v. 17, p. 524-531.

Chessel, D., Dufour, A.-B., Dray, S., Lobry, J. R., Ollier, S., Pavoine, S., and Thioulouse, J., 2006, ade4: Analysis of Environmental Data : Exploratory and Euclidean method: p.

Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L., and Dinetti, M., 2006, Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes *Biological Conservation*, v. 127, p. 336-344.

- Conrad, K. F., Warren, M. S., Fox, R., Parsons, M. S., and Woiwoda, I. P., 2006, Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis: *Biological Conservation*, v. 132, p. 279-291.
- Cowie, R. H., 2001, Decline and homogenization of Pacific faunas: the land snails of American Samoa: *Biological Conservation*, v. 99, p. 207-222.
- Debinski, D. M., and Holt, R. D., 2000, A Survey and Overview of Habitat Fragmentation Experiments: *Conservation Biology*, v. 14, p. 342-355.
- Devictor, V., and Robert, A., 2009, Measuring community response to large scale disturbance in conservation biogeography: *Diversity & Distributions*, v. In press, p.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., and Jiguet, F., 2007, Functional Homogenization Effect of Urbanization on Bird Communities: *Conservation Biology*, v. 21, p. 741-751.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., and Couvet, D., 2008a, Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes: *Global Ecology and Biogeography*, v. 17, p. 252-261.
- Devictor, V., Julliard, R., and Jiguet, F., 2008b, Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation: *Oikos*, v. 117, p. 507-514.
- Díaz, S., and Cabido, M., 2001, Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 16, p. 646-655.
- Duncan, R. P., and Young, J. R., 2000, Determinant of plant extinction and rarity 145 years after european settlement of Auckland, New Zealand: *Ecology*, v. 81, p. 3048-3061.
- Ernault, A., Freiré-Díaz, S., Langlois, E., and Alard, D., 2006, Are similar landscapes the result of similar histories?: *Landscape Ecology*, v. 21, p. 631-639.
- ESRI, 1999, Arcview: p.
- (EEA), E. E. A., 1995, CORINE: Land Cover Technical Guide, v. 2: Commission of the European Communities,
- Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Clobert, J., and Julliard, R., 2008, Effects of age and intensity of urbanization on farmland bird communities: *Biological Conservation*, p. in press.
- Firbank, L. G., Barr, C. J., Bunce, R. G. H., Furse, M. T., Haines-Young, R., Hornung, M., Howard, D. C., Sheail, J., Sier, A., and Smart, S. M., 2003, Assessing stock and change in land cover and biodiversity in GB: an introduction to Countryside Survey 2000: *Journal of Environmental Management*, v. 67, p. 207-218.
- Franklin, J. F., 1993, Preserving Biodiversity: Species, Ecosystems, or Landscapes?: *Ecological Applications*, v. 3, p. 202-205.

Fraterrigo, J. M., Turner, M. G., and Pearson, S. M., 2006, Interactions between past land use, life-history traits and understory spatial heterogeneity: *Landscape Ecology*, v. 21, p. 777-790.

Fridley, J. D., Vandermaast, D. B., Kuppinger, D. M., Manthey, M., and Peet, R. K., 2007, Co occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width: *Journal of ecology*, v. 95, p. 707-722.

Fried, G., Chauvel, B., and Reboud, X., In Press, A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France: *journal of vegetation Science*, p. doi: 10.3170/2008-8-18465.

Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., and Reboud, X., In Press, Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation?: *Biological Conservation*, p. DOI: 10.1016/j.biocon.2008.09.029.

Futuyma, D. J., and Moreno, G., 1998, The Evolution of Ecological Specialization: *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 19, p. 207-233.

Gaston, K. J., Blackburn, T. M., Greenwood, J. J. D., Gregory, R. D., Quinn, R., M., and Lawton, J., H., 2000, Abundance-occupancy relationships: *Journal of Applied Ecology*, v. 37, p. 39-59.

Gaston, K. J., and Fuller, R. A., 2007, Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread: *Progress in Physical Geography*, v. 31, p. 213-225.

Gaston, K. J., and Fuller, R. A., 2008, Commonness, population depletion and conservation biology: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 23, p. 14-19.

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

Hansen, M. J., and Clevenger, A. P., 2005, The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors: *Biological Conservation*, v. 125, p. 249-259.

Harrelson, S. M., and Cantino, P. D., 2006, The terrestrial vascular flora of Strouds Run State Park, Athens County, Ohio: *Rhodora*, v. 108, p. 142-183.

Helm, A., Hanski, I., and Partel, M., 2006, Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation.: *Ecology letters*, v. 9, p. 72-77.

Heywood, V. H., and Iriondo, J. M., 2003, Plant conservation: old problems, new perspectives: *Biological Conservation*, v. 113, p. 321-335.

Holway, D. A., and Suarez, A. V., 2006, Homogenization of ant communities in mediterranean California: The effects of urbanization and invasion: *Biological Conservation*, v. 127, p. 319-326.

Hubbell, S. P., 2001, The unified neutral theory of biodiversity and biogeography, Princeton, New Jersey, USA,

IAURIF, 2003, Institute for Planning and Development of the Paris Île-de-France Region: p.

INSEE, 1999, National Institute for Statistics and Economic: p.

Jenni, L., and Kéry, M., 2003, Timing of Autumn Bird Migration under Climate Change: Advances in Long-Distance Migrants, Delays in Short-Distance Migrants: Proceedings of the Royal Society of London B, v. 270, p. 1467-1471.

Johansson, L. J., Hall, K., Prentice, H. C., Ihse, M., Reitalu, T., Sykes, M. T., and Kindstrom, M., 2008, Semi-natural grassland continuity, long-term land-use change and plant species richness in an agricultural landscape on Oland, Sweden: Landscape and Urban Planning, v. 84, p. 200-211.

Julliard, R., and Jiguet, F., 2002, Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France.: Alauda, v. 70, p. 137-147.

Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., and Couvet, D., 2006, Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities: Ecology letters, v. 9, p. 1237-1244.

Julliard, R., Jiguet, F., and Couvet, D., 2004, Common birds facing global changes: what makes a species at risk?: Global Change Biol, v. 10, p. 148-154.

Kercher, S. M., Frieswyk, C. B., and Zedler, J. B., 2003, Effects of sampling teams and estimation methods on the assessment of plant cover: Journal of Vegetation Science, v. 14, p. 899-906.

Kerguélén, M., 2003, Base de Données Nomenclaturales de la Flore de France (BDNFF) Version 3: p.

Kühn, I., Brandl, R., and Klotz, S., 2004, The flora of German cities is naturally species rich: Evolutionary Ecology Research, v. 6, p. 749-764.

Kühn, I., and Klotz, S., 2006, Urbanization and homogenization – Comparing the floras of urban and rural areas in Germany: Biological Conservation, v. 127, p. 292-300.

La Sorte, F. A., McKinney, M. L., Pysek, P., Klotz, S., Rapson, G. L., Celesti-Grapow, L., and Thompson, K., 2008, Distance decay of similarity among European urban floras: the impact of anthropogenic activities on beta diversity: Global Ecology and Biogeography, v. 17, p. 363-371.

Lambdon, P. W., Lloret, F., and Hulme, P. E., 2008, Do non-native species invasions lead to biotic homogenization at small scales? The similarity and functional diversity of habitats compared for alien and native components of Mediterranean floras: Diversity and Distributions, v. 14, p. 774-785.

Lande, R., 1996, Statistics and Partitioning of Species Diversity, and Similarity among Multiple Communities: *Oikos*, v. 76, p. 5-13.

Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D., and Gaston, K. J., 2004, Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness: *Ecology letters*, v. 7, p. 81-87.

Leon-Cortes, J. L., Cowley, M. J. R., and Thomas, C. D., 1999, Detecting Decline in a Formerly Widespread Species: How Common Is the Common Blue Butterfly *Polyommatus Icarus*?: *Ecography*, v. 22, p. 643-650.

Lindborg, R., and Eriksson, O., 2004, Historical landscape connectivity affects present plant species diversity: *Ecology*, v. 85, p. 1840-1845.

Lososová, Z., Chytrý, M., Kühn, I., Hájek, O., Horáková, V., Pyšek, P., and Tichý, L., 2006, Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe: *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 8, p. 69-81.

Lundholm, J. T., and Larson, D. W., 2004, Dominance As An Overlooked Measure of Invader Success: *Biological Invasions*, v. 6, p. 505-510.

Marchetti, M. P., Lockwood, J. L., and Light, T., 2006, Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale: *Biological Conservation*, v. 127, p. 310-318.

Marvier, M., Kareiva, P., and Neubert, M. G., 2004, Habitat Destruction, Fragmentation, and Disturbance Promote Invasion by Habitat Generalists in a Multispecies Metapopulation: *Risk Analysis Risk Analysis*, v. 24, p. 869-878.

Mazaris, A., Tzanopoulos, J., Kallimanis, A., Matsinos, Y., Sgardelis, S., and Pantis, J., 2008, The contribution of common and rare species to plant species richness patterns: the effect of habitat type and size of sampling unit: *Biodiversity and Conservation*, v. in press, p.

McCollin, D., Moore, L., and Sparks, T., 2000, The flora of a cultural landscape: environmental determinants of change revealed using archival sources: *Biological Conservation*, v. 92, p. 249-263.

McKinney Michael, L., 2008, Do humans homogenize or differentiate biotas? It depends: *Journal of Biogeography*, v. 35, p. 1960-1961.

McKinney, M. L., 2004, Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America: *Global Ecology and Biogeography*, v. 13, p. 47-53.

McKinney, M. L., and Lockwood, J. L., 1999, Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 14, p. 450-453.

Morin, X., and Chuine, I., 2006, Niche breadth, competitive strength and range size of tree species: a trade-off based framework to understand species distribution: *Ecology Letters*, v. 9, p. 185-195.

- Mueller-Dombois, D., and Ellenberg, H., 1974, *Aims and Methods of Vegetation Ecology*, New York, Wiley,
- Nascimento, L., and Acerbi, C., 2003, *L'environnement en Île-de-France*, Paris, Institut d'aménagement et d'urbanisme de la région d'Île-de-France (IAURIF), Number of Pages 135.
- Newson, S. E., Woodburn, R., Noble, D. G., and Baillie, S. R., 2005, Evaluating the Breeding Bird Survey for producing national population size and density estimates: *Bird Study*, v. 52, p. 42-54.
- O'Farrel, P., and Milton, S., 2006, Road Verge and Rangeland Plant Communities in the Southern Karoo: Exploring What Influences Diversity, Dominance and Cover: *Biodiversity and Conservation*, v. 15, p. 921-938.
- Olden, J. D., and Poff, N. L., 2003, Toward a Mechanistic Understanding and Prediction of Biotic Homogenization: *The American Naturalist*, v. 162, p. 442-460.
- Olden, J. D., and Rooney, T. P., 2006, On defining and quantifying biotic homogenization: *Global Ecology and Biogeography*, v. 15, p. 113-120.
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., and Fausch, K. D., 2004, Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 19, p. 18-24.
- Olden, J. D., Poff, N. L., and McKinney, M. L., 2006, Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America *Biological Conservation*, v. 127, p. 261-271.
- Oredsson, A., 2000, Choice of surveyor is vital to the reliability of floristic change studies.: *Watsonia*, v. 23, p. 287-291.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., Watson, R., and Zeller, D., 2002, Toward sustainability in world fisheries: *Nature*, v. 418, p. 689-695.
- Pavoine, S., Ollier, S., and Pontier, D., 2005, Measuring diversity from dissimilarities with Rao's quadratic entropy: Are any dissimilarities suitable?: *Theoretical Population Biology*, v. 67, p. 231-239.
- Pavoine, S., and Dolédec, S., 2005, The apportionment of quadratic entropy: a useful alternative for partitioning diversity in ecological data: *Environmental and Ecological Statistics*, v. 12, p. 125-138.
- Pearman, P. B., and Weber, D., 2007, Common species determine richness patterns in biodiversity indicator taxa: *Biological Conservation*, v. 138, p. 109-119.
- Pergams, O. R. W., and Nyberg, D., 2001, Museum Collections of Mammals Corroborate the Exceptional Decline of Prairie Habitat in the Chicago Region: *Journal of Mammalogy*, v. 82, p. 984-992.

Piessens, K., and Hermy, M., 2006, Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt?: *Biological Conservation*, v. 132, p. 382-394.

Pykala, J., Luoto, M., Heikkinen, R. K., and Kontula, T., 2005, Plant species richness and persistence of rare plants in abandoned semi-natural grasslands in northern Europe: *Basic and Applied Ecology*, v. 6, p. 25-33.

Pyšek, P., Chocholoušková, Z., Pyšek, A., Jarošík, V., Chytrý, M., and Tichý, L., 2004, Trends in species diversity and composition of urban vegetation over three decades: *Journal of Vegetation Science*, v. 15, p. 781-788.

Qian, H., and Ricklefs, R. E., 2006, The role of exotic species in homogenizing the North American flora: *Ecology letters*, v. 9, p. 1293-1298.

R Development Core Team, 2004, R: A language and environment for statistical computing: p.

Rahel, F. J., 2002, homogenization of freshwater faunas: *Annual Review of Ecology and Systematics Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 33, p. 291-315.

Rao, C. R., 1982, Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach: *Theoretical Population Biology*, v. 21, p. 24-43.

Rempel, R., 2000, Patch Analyst Grid: p.

Rich, T. C. G., 1998, Squaring the circles – bias in distribution maps: *British Wildlife*, v. 9, p. 213-219.

Rich, T. C. G., and Sydes, C., 2000, Recording and declines of the nationally scarce plants *Ajuga pyramidalis* L. & *Melampyrum sylvaticum* L.: *Watsonia*, v. 23, p. 293-297.

Ricotta, C., 2005, Additive partitioning of Rao's quadratic diversity: a hierarchical approach: *Ecological Modelling*, v. 183, p. 365-371.

Rooney, T. P., Wiegmann, S. M., Rogers, D. A., and Waller, D. M., 2004, Biotic Impoverishment and Homogenization in Unfragmented Forest Understory Communities: *Conservation Biology*, v. 18, p. 787-798.

Sastre, P., and Lobo, J. M., 2009, Taxonomist survey biases and the unveiling of biodiversity patterns: *Biological Conservation*, v. 142, p. 462-467.

Schwartz, M. W., Thorne, J. H. , and Viers, J. H, 2006, Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions: *Biological Conservation*, p. 282-291.

Shea, K., Roxburgh, S. H., and Rauschert, E. S. J., 2004, Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes: *Ecology Letters*, v. 7, p. 491-508.

Simpson, E. H., 1949, Measurement of diversity: *Nature*, v. 163, p. 688.

- Smart, S. M., Bunce, R. G. H., Marrs, R., LeDuc, M., Firbank, L. G., Maskell, L. C., Scott, W. A., Thompson, K., and Walker, K. J., 2005, Large-scale changes in the abundance of common higher plant species across Britain between 1978, 1990 and 1998 as a consequence of human activity: Tests of hypothesised changes in trait representation: *Biological Conservation*, v. 124, p. 355-371.
- Smith, K. G., 2006, Patterns of nonindigenous herpetofaunal richness and biotic homogenization among Florida counties: *Biological Conservation*, v. 127, p. 327-335.
- Thompson, K., and Jones, A., 1999, Human Population Density and Prediction of Local Plant Extinction in Britain: *Conservation Biology*, v. 13, p. 185-189.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., and Nowak, M. A., 1994, Habitat destruction and the extinction debt: *Nature*, v. 371, p. 65-66.
- Vazquez, L.-B., and Gaston, K. J., 2004, Rarity, commonness, and patterns of species richness: the mammals of Mexico: *Global Ecology and Biogeography*, v. 13, p. 535-542.
- Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K. M., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., Graae, B. J., Bellemare, J., Honnay, O., Brunet, J., Wulf, M., Gerhardt, F., and Hermy, M., 2007, Homogenization of forest plant communities and weakening of species-environment relationships via agricultural land use: *Journal of Ecology*, v. 95, p. 565-573.
- Wania, A., Kuhn, I., and Klotz, S., 2006, Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany--spatial gradients of species richness: *Landscape and Urban Planning*, v. 75, p. 97-110.
- Weber, D., Hintermann, U., and Zangger, A., 2004, Scale and trends in species richness: considerations for monitoring biological diversity for political purposes: *Global Ecology and Biogeography*, v. 13, p. 97-104.
- Wiegmann, S. M., and Waller, D. M., 2006, Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of "winner" and "loser" plant species: *Biological Conservation*, v. 129, p. 109-123.
- Wood, S. N., 2008, Fast stable direct fitting and smoothness selection for generalized additive models: *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, v. 70, p. 495-518.

3. Synthèse, limites et perspectives

À l'issue de cette étude, il apparaît donc que des phénomènes d'homogénéisation peuvent s'observer à une échelle plus fine que ce qui est habituellement observé dans ce type d'études (mais voir Smart et al. 2006). Un intérêt de notre approche a été de montrer que l'homogénéisation biotique peut se mesurer en s'intéressant à l'abondance des espèces les plus communes de la flore. Cela souligne l'intérêt de suivre les variations d'abondance affectant ces espèces au cours du temps, et le rôle potentiel des plantes communes en tant qu'indicatrices de l'intensité de pressions humaines (nous reviendrons sur ce point dans la conclusion générale).

L'intérêt de prendre en compte la dimension fonctionnelle des espèces doit également être souligné. À ce titre, les indices de spécialisation que nous avons comparés peuvent se révéler particulièrement utiles. Il sera toutefois nécessaire d'étudier de plus près la structuration des communautés de plantes, comme ce qui a pu déjà être fait pour les oiseaux, afin de tenir compte des biais potentiels impliquant certains de ces indices.

Il reste toutefois à approfondir certains points dans notre approche, notamment sur les processus à l'œuvre permettant d'expliquer les patrons observés. La notion de fragmentation recouvre en effet des phénomènes variés (Lindenmayer & Fischer, 2007), tels que la perte d'habitat, leur régression, ou le changement de connectivité entre patchs. De plus, elle ne se traduit pas par les mêmes effets selon le milieu considéré, ainsi un paysage peu fragmenté correspond souvent à un milieu très impacté par l'homme dans le cas d'une plaine agricole, alors que ce sera l'inverse dans le cas d'un massif forestier. Des investigations plus approfondies devront donc être menées, par milieu, en définissant des indicateurs de pressions adaptés. C'est ce que nous ferons dans le chapitre suivant en nous intéressant à des pressions s'exerçant à une échelle plus locale, sur la flore commune des champs cultivés.

V. Étude d'une pression à l'échelle locale : l'effet des pratiques agricoles sur les communautés de plantes communes

*« Les fleurs des champs, les fleurs innombrables des champs,
Plus belles qu'un jardin où l'Homme a mis ses tailles,
Ses coupes et son goût à lui, — les fleurs des gens ! —
Flottaient comme un tissu très fin dans l'or des pailles »*

Verlaine, Lucien Létinois (XI)

A. Contexte de l'étude : l'impact croissant de l'agriculture sur la flore sauvage

Au cours des dernières décennies, l'intensification agricole — c'est-à-dire l'augmentation de la production par unité de surface (Donald et al., 2001) — a nécessité une mutation profonde des pratiques agricoles. Ainsi, la mécanisation poussée, l'apport croissant d'intrants, la simplification des rotations culturales, et la culture de variétés végétales à haut rendement sur de vastes surfaces, ont eut un impact considérable sur les communautés de plantes sauvages qui vivaient jusqu'alors dans ces parcelles, telles que les plantes messicoles (Chicouene, 1993; Jauzein, 2001). De plus, nombre de mutations ont affecté la structure des paysages agricoles ; En particulier, le remembrement a provoqué l'arrachage massif des haies et la destruction des milieux interstitiels (Petit, Stuart, Gillespie, & Barr, 2003). Cette simplification extrême du paysage fait que l'ensemble des espèces sauvages ont vu la plupart de leurs refuges potentiels détruits, ce qui a contribué à affaiblir encore davantage leurs populations (Benton, Vickery, & Wilson, 2003). L'ensemble de ces transformations ont ainsi eut pour conséquence un appauvrissement et une banalisation de la flore sauvage. La région Île-de-France, qui possède une des agricultures les plus intensives de France, a été particulièrement touchée par ce phénomène puisque près de la moitié des espèces disparues de cette région poussaient dans les champs cultivés (Jauzein, 2001). Il apparaît donc essentiel de mettre en place des suivis propres à ces milieux, qui occupent, par ailleurs, la majorité des territoires des pays industrialisés. C'est ce que nous avons fait sur quelques dizaines de parcelles cultivées en région parisienne, suivant le protocole exposé au chapitre 2.

Dans la partie qui suit, nous avons tenté d'évaluer l'effet de pratiques agricoles contrastées sur l'abondance des espèces de plantes communes. Pour ce faire, nous avons échantillonné des champs (29 en 2005 et 67 en 2006) choisis pour la diversité des pratiques agricoles auxquelles ils sont soumis, comprenant (1) des cultures conventionnelles, (2) des cultures biologiques, (3) des cultures impliquant un labour modifié, et (4) des cultures faisant l'objet de mesures agro-environnementales (MAE). Les résultats de cette étude sont exposés dans le manuscrit qui suit.

**B. Manuscrit : Les mesures agro-environnementales
favorisent-elles vraiment la biodiversité ?**

**AFPP – VINGTIÈME CONFÉRENCE DU COLUMA
JOURNÉES INTERNATIONALES SUR LA LUTTE CONTRE LES MAUVAISES HERBES
DIJON – 11 ET 12 DECEMBRE 2007**

**CAN AGRI-ENVIRONMENTAL MEASURES BENEFIT PLANT BIODIVERSITY?
AN EXPERIMENTAL TEST OF THE EFFECTS OF AGRI-ENVIRONMENTAL
MEASURES ON WEED DIVERSITY**

C CHATEIL^(1, 2), JC ABADIE^(1, 3), S GACHET⁽²⁾, N MACHON^(1, 3) and E PORCHER⁽¹⁾

⁽¹⁾ UMR 5173 MNHN-CNRS-UPMC – 61 rue Buffon, 75005 Paris, France, chateil@mnhn.fr

⁽²⁾ UMR 7179 MNHN-CNRS – 1-4 rue du Petit Château, 91800 Brunoy, France

⁽³⁾ Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien – 61 rue Buffon, 75005 Paris, France

ABSTRACT:

Agri-environmental measures, i.e. incentives to encourage farmers to use environmental-friendly practices, are becoming widespread in Europe, but their efficiency is still unclear. We sampled plant communities in and around 26 fields in 2005 and 64 fields in 2006 in Ile-de-France, to study the impact of agri-environmental measures and organic farming on plant diversity (specific diversity and specific composition). We show a very strong influence of local environmental factors, such as habitat adjacent to the field, on weed diversity. Organic farming seemed to benefit common plant diversity. However, agri-environmental measures did not increase biodiversity nor affected the composition of plant communities.

Key words : farming practices, conventional farming, sustainable agriculture, species richness, conservation

RÉSUMÉ :

LES MESURES AGRO-ENVIRONNEMENTALES FAVORISENT-ELLES VRAIMENT LA BIODIVERSITÉ ?

Un grand nombre de mesures agro-environnementales (MAE) offrent des indemnités aux agriculteurs contre l'instauration de pratiques agricoles ou d'aménagements du territoire plus respectueux de l'environnement. Devant le nombre de mesures proposées, le choix est parfois délicat. Grâce à des relevés de diversité végétale effectués en Ile-de-France dans les bordures et les fourrières de 26 champs en 2005 et 64 champs en 2006, nous avons donc étudié l'impact de ces MAE et de l'agriculture biologique sur la flore sauvage des bordures de champs (diversité floristique et composition des communautés). Nous montrons une très forte influence des facteurs environnementaux locaux sur la diversité floristique. Par ailleurs, il semble que l'agriculture biologique favorise une plus grande diversité des plantes communes. En revanche, les mesures agro-environnementales n'ont pas montré d'effet positif sur les communautés végétales.

Mots-clés : pratiques agricoles, agriculture conventionnelle, agriculture durable, richesse spécifique, conservation

INTRODUCTION

Agricultural lands include a substantial part of global biodiversity (Pimentel *et al*, 1992). However they are amongst the most threatened ecosystems (Aebischer, 1991; McCollin *et al*, 2000), especially in industrialized countries where they cover most of the territory. Agricultural intensification, defined by Donald *et al* (2001) as the increase in agricultural production per unit area, involves major changes both at the field scale (increased chemical input, decreased crop diversity, mechanization) and at the farm scale (increased field size, destruction of natural and semi-natural habitats) (Tscharntke *et al*, 2005) and endangers many wild species essential to ecosystem functioning.

A variety of solutions are proposed to farmers to progress towards a biodiversity-friendly agriculture, among which organic farming and agri-environmental measures (AEM), which are specific measures individually subsidized by the European Union and national governments. However, the effect of these practices, especially AEM, on biodiversity is not thoroughly tested yet (Kleijn and Sutherland, 2003).

In this study we analyzed the impact of local environmental factors, farming system (among which organic farming) and AEM on plant diversity in and around fields in Ile-de-France. We specifically investigated whether so-called 'biodiversity-friendly' agricultural practices resulted in (1) an actual increase in specific diversity in and around fields and (2) a change in species composition.

MATERIAL AND METHODS

STUDY SITES AND SAMPLING PROTOCOL

Fieldwork was conducted in 2005 and 2006. Study sites were located throughout the Ile-de-France region, in areas dominated by intensive agricultural land use and strongly influenced by urbanization, resulting in a patchy distribution of natural and semi-natural habitats such as woodlands, grasslands and fallows.

In 2005, plants were sampled in and around 26 fields located in 17 farms. These fields were resampled in 2006, along with 38 additional fields from 14 farms selected for the diversity of agri-environmental measures used. Inventories were conducted three times in 2005 (April, July and September) and only twice in 2006 (April and July) given the increase in the number of field sites (total of 64 fields).

The presence of all vascular plant species was recorded in ten 1 m²-quadrats (0.5 x 2 m) regularly disposed along the permanent margins of each field, with one side adjoining the limit of the ploughed area. Samples were also conducted in 5 m²-quadrats (1 x 5 m) placed in the crop, next to each 1 m²-quadrat, but 1 m away from the field margin. The position of the quadrats was marked so that that we could relocate them throughout the sampling seasons or years.

All vascular plants present in the quadrats were identified to species when possible (a few specimens could be identified to the genus level only) and their abundance was quantified with the cover coefficients defined by Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932). To obtain a quantitative information on the abundance of each species, percentage cover was approximated by the median of Braun-Blanquet cover-abundance classes (for example, for class '1', corresponding to 5 - 25 % cover, we used 15 %), the lowest class ('+') being approximated by 1 %.

We also scored additional information on the environment of each quadrat, including adjacent habitat (cropped field, fallow land, grassland, woodland, hedgerow, road or building) and the crop grown in the field.

AGRI-ENVIRONMENTAL MEASURES

The Agriculture Chamber of Seine-et-Marne and the farmers themselves supplied information about the different AEM implemented in the farms. A total of 10 measures were carried out in these farms: intercropping with nitrogen fixing species, stubble retention for soil protection, creation of buffer strips at relevant locations, creation or preservation of fixed traditional landscape features (e.g. hedgerows, ponds, ditches, pathways), no deep ploughing, wild fauna-friendly management of fallows, crop rotation, pesticide reduction, extensive management of grasslands, and conversion to organic farming (i.e. transition state between conventional and organic farming). Some of these measures are implemented on different plots of land every year (e.g. intercropping with nitrogen fixing species); we thus focused on the farm scale rather than the field scale and tested the effect of the total number of agri-environmental measures implemented per farm (between 0 and 7 per farm). We also tested the effect of a few individual measures which affected the spatial structure of entire farms: relevant positioning of buffer strips and creation or preservation of fixed traditional landscape features.

Apart from agri-environmental schemes, we also distinguished three farming systems, i.e. major management directions: organic farming (6 fields, in 2006 only), conventional farming (31 fields) and no-till farming (i.e. without deep ploughing, 27 fields).

STATISTICAL ANALYSIS

Various indices were used to quantify specific diversity: (1) species richness, (2) Shannon diversity index and (3) Simpson diversity index, the last two being calculated using medians of the Braun-Blanquet cover classes. In contrast to species richness, the Shannon and Simpson indices incorporate information on species abundance (percentage cover here), so that rare species contribute less to the total diversity, especially in Simpson index. These indices were calculated using all data, i.e. both the taxa identified to species and those identified to genus only. Square-root transformation of species richness was used to achieve normality of residuals in the subsequent analysis.

Type-III analyses of variance (SAS Software) were used to simultaneously test the effects of the number of agri-environmental measures, farming system, adjacent habitat, crop in the field and season, on specific diversity. A 'field' cofactor was also added to reflect the sampling protocol (ten quadrats, i.e. ten repetitions per field). To satisfy computational constraints (field effect had to be nested into the effect of number of AEM) the number of agri-environmental measures per farm had to be considered as a qualitative factor. All variables were considered fixed. All interactions were tested but only those with a significant effect will further be mentioned. In addition to these analyses of variance, the difference between mean specific diversity among levels of each factor was estimated with Tukey's 'Honest Significant Difference' method (Miller, 1981).

Finally, the effect of agri-environmental measures on community composition was studied by means of multivariate analysis (R 2.5.0, R foundation for Statistical Computing). Here, only taxa identified to species were used. A Correspondence Analysis (CA) was conducted on 2006 data using a community matrix (sites x species) with the cover abundance data (converted to percentages). Only common species were used, i.e. we discarded all species occurring less than six times in our dataset. Separate analyses were used for the margin flora and the cropped area flora. The observation of the distribution of species enabled the identification of abiotic gradients determining species presence at one site. The correlation between inventories and the set of environmental variables was then established by Canonical Correspondence Analysis (CCA). The environmental variables were the number of agri-environmental measures, farming system, adjacent habitat and season. An ANOVA-like permutation test assessed the significance of the constraints chosen in the CCA.

RESULTS

IMPACT OF AGRI-ENVIRONMENTAL PRACTICES ON SPECIFIC DIVERSITY

A total of 215 species were recorded in 2005 and 307 in 2006, which corresponds to 17 % of the 1730 species present in the Ile-de-France region.

Nearby environment effects

A mean of 6.3 species per quadrat was observed. Nonetheless this mean presented large variation, some of which is easily explained by the location and environmental characteristics of quadrats (Table I): a mean of 9.4 species per quadrat was detected in the field margins (1 m²-quadrats) whereas the mean number of species per quadrat in the cropped area (5 m²-quadrats) was as low as 3.1 species, reflecting the difference of treatment between the two locations, with a positive correlation between the specific diversity in the paired quadrats (margin and crop) ($t = 14.01$; $P < 0.001$; $R = 0.36$, 2006 dataset). Specific diversity (measured with three different indices) also varied significantly across seasons, with a peak of diversity in summer (2005: 6.8 species per quadrat in July vs. 5.9 in April and 6.0 in September; 2006: 7.0 in July vs. 5.6 in April). In contrast, there was no effect of sampling year (analysis of variance conducted on 2005 and 2006 data, only for the fields sampled during both years: $F = 1.58$, $P = 0.209$). The field effect was always highly significant.

Specific diversity in field margins was strongly influenced by the type of adjacent habitat (Table I): in 2005 the three diversity indices showed a significantly lower diversity in margins surrounded by cultivated land than by any other habitat. In 2006, there was a clear gradient of diversity, from very rich margins located on the edge of woodland or roads, to very poor margins located between two cultivated plots, fallow lands having an intermediate diversity. The species sown in the field had a significant effect as well on specific diversity in the quadrats: wheat was associated with a very low diversity, whereas oilseed rape fields showed a rather high diversity. Finally, there was a highly significant interaction between quadrat location (margin vs. crop) and the effects of (1) adjacent habitat and (2) cultivated species: as expected, adjacent habitat had a major influence on the flora of margins, but not on that of the field, whereas the cultivated species influenced the diversity of plants growing under the crop, not in the margins.

Table I: Results of the analysis of variance of linear models: effects of local variables, farming system and AEM on specific diversity (2006 data). F -values and significance levels are shown: n.s. non significant at 5 %; * $0.05 \geq P > 0.001$; ** $0.001 \geq P > 0.0001$; *** $P \leq 0.0001$.

Résultats de l'analyse de variance des modèles linéaires : effets des variables locales, du système agricole et des mesures agro-environnementales (AEM) sur la diversité spécifique, données de 2006. La valeur de la statistique de F et le degré de significativité sont indiqués.

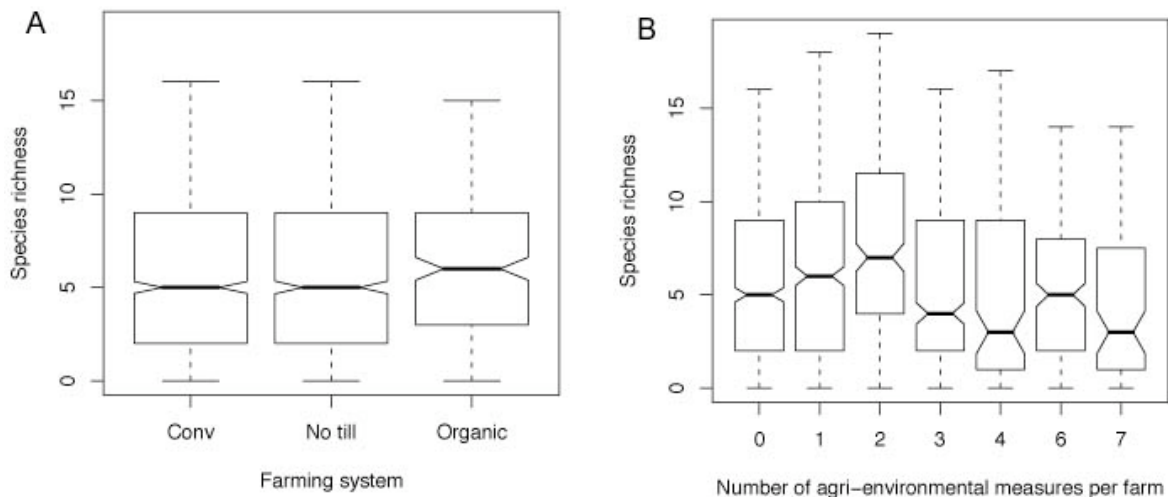
Covariables	Specific richness	Shannon index	Simpson index
Location (margin vs. crop)	91.92***	2.58 ^{n.s.}	4.86*
Season	44.37***	32.99***	8.80*
Field	6.68***	4.89***	2.21***
Adjacent habitat	8.81***	8.68***	4.50***
Cultivated crop	5.14***	2.86*	2.22*
Adjacent habitat x location	4.96***	4.57***	2.93**
Cultivated crop x location	4.73***	5.02***	5.27***
Farming system	4.30*	3.68*	2.22 ^{n.s.}
Number of AEM per farm	6.38***	4.34**	2.34*

Effect of farming system

In the 2006 dataset, there was a strong effect of farming system on species richness and Shannon diversity index (Table I, Figure 1A); this effect did not show in 2005, with fewer stands and no organic farms. These two diversity indices exhibited a higher diversity in organic farms followed by no-till farms, the lowest diversity being observed in conventional farms with traditional (deep) ploughing. The difference between the two ploughing management was significant both for species richness and Shannon index ($P < 0.001$), whereas the difference between organic farming and no-till farming was significant for Shannon index only ($P < 0.001$), although there was a clear tendency for specific richness. Simpson diversity index was not affected by the farming system.

Figure 1: Effect of farming system (A) and of the number of AEM per farm (B) on species richness (2006 data). The thick line represents the median, with its 95% confidence interval (notch). The box shows the inferior and superior quartiles, the dotted line the inferior and superior deciles. Outliers are not drawn.

Effets du système agricole (A) ou du nombre de mesures agro-environnementales par exploitation (B) sur la richesse spécifique (données de 2006). Le trait épais représente la médiane avec son intervalle de confiance à 95 % (étranglement). La boîte montre les quartiles inférieur et supérieur, les barres en pointillés les déciles inférieur et supérieur.



Effect of agri-environmental measures

We detected a significant effect of the number of AEM on specific diversity in 2006 (no significant effect on 2005 data), but no general trend of increase was observed (Table I, Figure 1B). There was a significant increase in species richness and Shannon index from zero to one measure ($P < 0.001$) and then from one to two ($P < 0.001$) but beyond two measures per farm no pattern was found and specific diversity was generally lower than in farms with very few measures. As previously, Simpson diversity index was not affected by the number of agri-environmental measures per farm.

We separately tested the 'presence and relevant positioning of buffer strips' (especially along rivers, which is compulsory in Seine-et-Marne to prevent water pollution, but other locations could be found as well, for example between woodlands and fields). There was a significant effect of the implementation of this measure on species richness ($F = 5.37$, $P = 0.021$) but not on Shannon and Simpson indices. Contrary to our expectations, specific diversity was higher in farms without any official measure regarding buffer strips. The same results were found for 'creation and preservation of fixed traditional landscape features' (e.g. hedgerows, ponds, pathways): there was a significant difference in species richness ($F = 11.91$, $P < 0.001$) but not in Shannon and Simpson indices, between farms with and without the measure, and as previously diversity was higher in farms without this AEM.

IMPACT OF AGRI-ENVIRONMENTAL PRACTICES ON SPECIES COMPOSITION

Species distribution in margins

The main environmental gradients structuring the distribution of species along the first two axes of the CA (not shown), can be inferred from the biological traits of species. The first axis, accounting for 1.4 % of the variance (out of the 250 axes of the CA), reflected a gradient from species typical of open habitats (*Trifolium repens*, *Lolium perenne*, *Bellis perennis*) to forest species (*Melica uniflora*, *Poa nemoralis*, *Brachypodium sylvaticum*), some of them being actual tree species (*Populus tremulus*, *Carpinus betulus*, *Quercus petraea*). Sites with similar adjacent habitats were grouped along the first axis, in a position consistent with their degree of habitat openness. The second axis, accounting for 1.3 % of the variance, was organized by a few species which are frequently sown in non-cultivated arable land such as buffer strips or fallows: one extremity was characterized by *Festuca rubra* and the other by *Festuca arundinacea*. The other species frequently sown in this context, *Lolium perenne*, had a central position in the distribution; this is not surprising given its spontaneous occurrence in many natural open habitats.

Species distribution in the cropped area

In the cropped area we could not distinguish any gradient of habitat openness and the superposition of sites with various adjacent habitats indicated a weak influence of the habitat adjacent to the margin on flora composition. The first axis (not shown), accounting for 2.7 % of the variance, was organized by flowering season, from early flowering species (*Veronica hederifolia*, *Lamium purpureum*) to late flowering species (*Papaver rhoeas*, *Polygonum aviculare*). The second axis, accounting for 2.5 % of the variance, could not be clearly interpreted.

Relative effect of the physical environment and of agri-environmental measures on the composition of plant communities

A Canonical Correspondence Analyses (CCA) was performed on each of the two community matrices (margins and cropped area). In both analyses the proposed environmental variables presented a very high predictive ability: the amount of variance explained by these variables in the regression was $R^2 = 0.499$ for the margin data (respectively $R^2 = 0.748$ for the cropped area data) for the first axis, and $R^2 = 0.449$ for the margin data (respectively $R^2 = 0.607$ for the cropped area data) for the second axis. An ANOVA-like permutation test assessed the significance of the chosen constraints: in both CCA the four tested variables contributed significantly to the regression ($P < 0.01$).

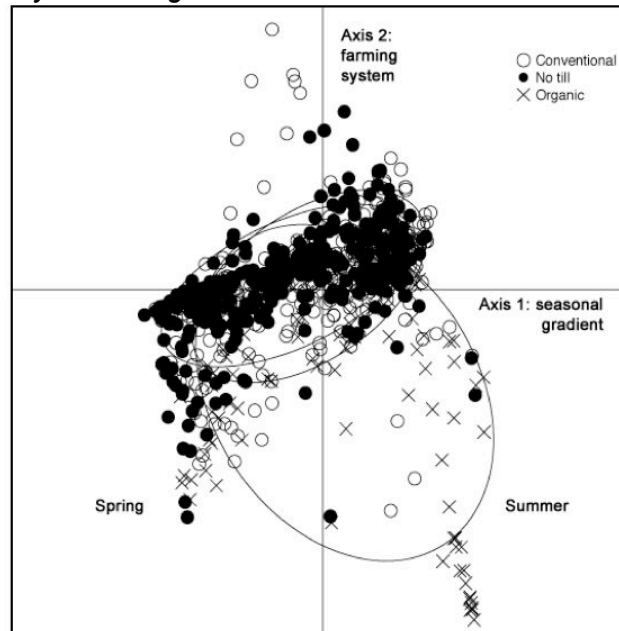
In the CCA on the field margin flora (not shown), the first axis, accounting for 18.5 % of the variance, was mainly constrained by the different adjacent habitats, and therefore separated the sites according to the degree of habitat openness. The second axis, accounting for 13.4 % of the variance, was constrained by sampling season. The contribution of agricultural practices to the regression was moderate, although sites in organic farms had a slightly wider distribution than sites in conventional farms. These results confirmed the abiotic gradients observed on the CA results.

In the CCA on the cropped area data (Figure 2), the first axis, accounting for 23.2 % of the variance, was essentially constrained by the sampling season, which is consistent with the CA results. However the second axis, accounting for 16.7 % of the variance, was essentially constrained by the farming system: plant communities in organic farms were to a great extent different from communities in conventional farms (independently of the ploughing type).

Finally, despite the significant effects of the number of AEM implemented per farm in both CCA regressions, the contribution to the first axes remained low.

Figure 2: Graphical representation of the CCA on the cropped area. The symbols show the location of the different sites (quadrats) in the regression space. The ellipses show the distribution of the three farming systems.

Représentation graphique de la CCA dans la zone cultivée. Les symboles montrent la position des différents sites (quadrats) dans l'espace de la régression. Les ellipses montrent la distribution des trois systèmes agricoles.



DISCUSSION

In this study we tested the impact of local environmental factors, farming system and number of agri-environmental measures per farm on floristic diversity and species composition in and around cultivated fields. Organic farming appeared to have a positive effect on biodiversity, whereas agri-environmental measures did not seem to benefit plant diversity; they even had an apparently negative effect when tested individually.

IMPACT OF LOCAL ENVIRONMENTAL FACTORS

There was a clear effect of biotic and abiotic environment of plant communities, both on diversity and species composition. It is especially obvious with the impact of adjacent habitat: specific diversity in the margins was strongly affected by adjacent habitat, with a decreased diversity when margins were located between two cultivated fields, i.e. between repeatedly disturbed habitats. Diversity was higher close to undisturbed habitats such as woodlands and was maximized in margins neighbouring habitats under intermediate disturbance such as roads or grasslands. This is consistent with Fedoroff *et al* (2005): the presence of uncompetitive species requires occasional disturbance. However, the repeated exclusion of wild species from cultivated fields by herbicides and mechanical treatments diminishes the pool of potential colonizers.

Species composition in margin communities was also very similar to that in adjacent habitat, with a strong influence of habitat openness. Therefore, it seems that adjacent habitats act as pools of species for both margin and crop wild flora, with a major role of colonization (Blomqvist *et al*, 2003; Devlaeminck *et al*, 2005). As a consequence, loss and fragmentation of natural and semi-natural habitats is believed to be a major cause of the overall loss of diversity in simplified agricultural landscapes (Smart *et al*, 2002), and it appears necessary to maintain natural and semi-natural habitats in agricultural landscapes, so that they operate as reservoirs for wild species. In contrast, the impact of adjacent habitat was small in the cultivated area; this can once again be attributed to intensive farming

practices to control weeds and to high nitrogen concentration due to fertilizers, which benefits uncompetitive species and consequently homogenises communities (De Cauwer *et al*, 2006).

BENEFITS FROM ORGANIC FARMING

In spite of the very low number of fields under organic farming, we found a significant positive effect of this farming system on plant species richness and Shannon diversity index. This reflects a strong difference between organic and conventional farms in Ile-de-France, where intensive agriculture is the rule. Such an effect has already been described for various taxa (Aude *et al*, 2004; Wickramasinghe *et al*, 2004; Bengtsson *et al*, 2005; Hole *et al*, 2005; Gosling *et al*, 2006) but is not a general case (for example Hadjicharalampous *et al*, 2002). For plants, it can easily be explained by the reduction of herbicides imposed by organic standards, but whether the observed differences are a true consequence of organic farming or arise because organic farms are located in more preserved habitats remains to be elucidated. No effect was found on Simpson diversity index, which is, out of the three chosen diversity indices, the least sensitive to rare species. This might mean that organic farming does not have much impact on common species but is favourable to rarer species. Organic farming was also associated with plant communities that differed from that of conventional farms, especially in the cultivated area. This might be important in terms of ecological functioning of agricultural lands.

DO AGRI-ENVIRONMENTAL MEASURES HAVE AN IMPACT ON BIODIVERSITY AND HOW SHOULD WE DETECT IT?

Are agri-environmental measures efficient in protecting biodiversity?

Our study shows no clear effect of the number of agri-environmental measures per farm, with an increase in plant diversity from zero to two measures, but an unexplained collapse of species richness and Shannon index beyond two measures. Moreover two measures tested individually had a negative impact on biodiversity, even though they promoted the creation and biodiversity-friendly management of semi-natural habitats such as buffer strips or hedgerows. Two hypotheses can explain these results: either these measures were poorly implemented in the study farms, or they have a limited efficiency, which is masked by local environmental factors such as adjacent habitat. The second hypothesis is supported by the strong effect of season, adjacent habitat and cultivated species. The major effect of the field factor (large differences among fields) also suggests that many other unrecorded factors, such as soil type or chemical use, likely influence weed diversity.

The poor efficiency of agri-environmental schemes throughout Europe has already been described by Kleijn and Sutherland (2003). These authors showed that very few serious studies existed, most of them without control treatment or statistical analysis, with heterogeneous results: only 54 % of studies demonstrated an increase in biodiversity, and some revealed striking failures (Kleijn *et al*, 2001). These studies are abundant in Switzerland (Herzog *et al*, 2005; Knop *et al*, 2006), Great Britain (Peach *et al*, 2001; Carey *et al*, 2003) or the Netherlands (Kleijn *et al*, 2004; Manhoudt *et al*, 2005), but are still scarce in France where many measures have not been scientifically evaluated yet. Our results are consistent with the observations made in other European countries, namely that the impact of agri-environmental measures on biodiversity is small (here even slightly negative). The conditions for financial support and the implementation of agri-environmental measures in the field should be improved. For example the creation of hedgerows should benefit biodiversity but its efficacy relies on (1) their length (a few meters here and there cannot make any sense for biodiversity) and (2) the connectivity of these habitats, which is necessary to colonization processes. These conditions should be included in measures to improve the potential benefits for biodiversity.

How to achieve a thorough evaluation of agri-environmental measures?

In this study we decided to test the effect of agri-environmental measures at the farm scale through the number of agri-environmental measures per farm and the effect of measures affecting the spatial structure of entire farms (accessibility of semi-natural habitats). A more detailed study at the field scale, as well as tests of individual measures only would be necessary to provide relevant management advice. However the actual implementation of agri-environmental measures in Ile-de-France makes it very hard in terms of protocol: many farmers undertake several different measures on the same field, with combinations varying widely among farmers. For that reason it is difficult to find relevant control fields, with the same combination, and even more to have a reasonable number of replicates. The difficulty increases when it comes to individual measures, especially with the major effects of adjacent habitat, cultivated crop and probably soil type, individual technical itinerary etc. Finally we can wonder how long measures should be implemented before they have an actual effect on biodiversity. The contracts established with farmers usually last five years and can be renewed only if they still meet regional priorities. In addition, within these five years some measures may be implemented on different plots of land every year (e.g. intercropping with nitrogen fixing species). Therefore, it is dubious that the effects of agri-environmental measures on biodiversity, if any, can be detected by statistical analysis, since number of replicates is limited by the low number of farmers choosing agri-environmental measures.

CONCLUSION

Financial support to farmers should be grounded in scientifically sound demonstration of the positive effects of agri-environmental measures, to encourage sustainable agriculture providing both production efficiency and preservation of global patrimony, especially biodiversity (UNEP, 1992). Organic agriculture seems to meet these requirements but is still expensive. However, the benefits of other agri-environmental measures, which should propose intermediate solutions, have not been demonstrated so far, at least with the actual implementation. Further studies are needed to test all measures individually and to propose adaptations to improve these measures.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the farmers for allowing us to work in their fields, and the Ile-de-France region, the Muséum National d'Histoire Naturelle and the École Normale Supérieure for financial support.

REFERENCES

- Aude E., Tybirk K., Michelsen A., Ejrnaes R., Hald A. B., Mark S., 2004 - Conservation value of the herbaceous vegetation in hedgerows - does organic farming make a difference? *Biological Conservation*, 118, 4, 467-478.
- Bengtsson J., Ahnstrom J., Weibull A. C., 2005 - The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 42, 2, 261-269.
- Blomqvist M. M., Vos P., Klinkhamer P. G. L., ter Keurs W. J., 2003 - Declining plant species richness of grassland ditch banks--a problem of colonisation or extinction? *Biological Conservation*, 109, 3, 391-406.
- Braun-Blanquet J., 1932. *Plant sociology: the study of plant communities*. McGraw-Hill Book Co. New York.

- Carey P. D., Short C., Morris C., Hunt J., Priscott A., Davis M., Finch C., Curry N., Little W., Winter M., Parkin A., Firbank L. G., 2003 - The multi-disciplinary evaluation of a national agri-environment scheme. *Journal of Environmental Management*, 69, 1, 71-91.
- De Cauwer B., Reheul D., Nijs I., Milbau A., 2006 - Effect of margin strips on soil mineral nitrogen and plant biodiversity. *Agronomy for Sustainable Development*, 26, 2, 117-126.
- Devlaeminck R., Bossuyt B., Hermy M., 2005 - Seed dispersal from a forest into adjacent cropland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 107, 1, 57-64.
- Donald P. F., Green R. E., Heath M. F., 2001 - Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268, 25-29.
- Fedoroff E., Ponge J.-F., Dubs F., Fernandez-Gonzalez F., Lavelle P., 2005 - Small-scale response of plant species to land-use intensification. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 105, 1-2, 283-290.
- Gosling P., Hodge A., Goodlass G., Bending G. D., 2006 - Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 113, 1-4, 17-35.
- Hadjicharalampous E., Kalburtji K. L., Mamolos A. P., 2002 - Soil arthropods (Coleoptera, Isopoda) in organic and conventional agroecosystems. *Environmental Management*, 29, 5, 683-690.
- Herzog F., Dreier S., Hofer G., Marfurt C., Schupbach B., Spiess M., Walter T., 2005 - Effect of ecological compensation areas on floristic and breeding bird diversity in Swiss agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108, 3, 189-204.
- Hole D. G., Perkins A. J., Wilson J. D., Alexander I. H., Grice F., Evans A. D., 2005 - Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation*, 122, 1, 113-130.
- Kleijn D., Berendse F., Smit R., Gilissen N., 2001 - Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature*, 413, 6857, 723-725.
- Kleijn D., Berendse F., Smit R., Gilissen N., Smit J., Brak B., Groeneveld R., 2004 - Ecological effectiveness of agri-environment schemes in different agricultural landscapes in the Netherlands. *Conservation Biology*, 18, 3, 775-786.
- Kleijn D., Sutherland W. J., 2003 - How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, 40, 6, 947-969.
- Knop E., Kleijn D., Herzog F., Bernhard S., 2006 - Effectiveness of the Swiss agri-environment scheme in promoting biodiversity. 43, 1, 120-127.
- Manhoudt A. G. E., Udo de Haes H. A., de Snoo G. R., 2005 - An indicator of plant species richness of semi-natural habitats and crops on arable farms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 109, 1-2, 166-174.
- McCollin D., Moore L., Sparks T., 2000 - The flora of a cultural landscape: environmental determinants of change revealed using archival sources. *Biological Conservation*, 92, 2, 249-263.
- Miller R. G., 1981. *Simultaneous Statistical Inference*. Springer.
- Peach W. J., Lovett L. J., Wotton S. R., Jeffs C., 2001 - Countryside stewardship delivers ciril buntings (*Emberiza cirilus*) in Devon, UK. *Biological Conservation*, 101, 3, 361-373.
- Pimentel D., Stachow U., Takacs D. A., Brubaker H. W., Dumas A. R., Meaney J. J., Oneil J. A. S., Onsi D. E., Corzilius D. B., 1992 - Conserving Biological Diversity in Agricultural Forestry Systems - Most Biological Diversity Exists in Human-Managed Ecosystems. *Bioscience*, 42, 5, 354-362.
- Smart S. M., Bunce R. G. H., Firbank L. G., Coward P., 2002 - Do field boundaries act as refugia for grassland plant species diversity in intensively managed agricultural landscapes in Britain? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 91, 1-3, 73-87.
- Tscharntke T., Klein A. M., Kruess A., Steffan-Dewenter I., Thies C., 2005 - Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 8, 857-874.
- Wickramasinghe L. P., Harris S., Jones G., Jennings N. V., 2004 - Abundance and species richness of nocturnal insects on organic and conventional farms: Effects of agricultural intensification on bat foraging. *Conservation Biology*, 18, 5, 1283-1292.

C. Synthèse, limites et perspectives

Cette étude est le résultat d'analyses préliminaires visant à quantifier la part des facteurs locaux ayant un effet sur la richesse des communautés de plantes communes. Nous avons ainsi pu montrer l'impact positif de pratiques, comme l'agriculture biologique, sur la richesse de ces communautés. Il est toutefois nécessaire d'aller plus avant dans l'exploration des facteurs influant sur les communautés de plantes communes. Deux axes sont à privilégier :

(1) Tenir compte des facteurs paysagers autour de nos parcelles agricoles : il a déjà pu être montré par certains auteurs que les effets des pratiques agricoles pouvaient se faire ressentir très différemment selon la matrice paysagère dans laquelle est insérée l'exploitation (Roschewitz, Gabriel, Tschardtke, & Thies, 2005).

(2) Prendre en compte les caractéristiques des espèces constituant les communautés : Bien que les communautés étudiées ne semblent pas réagir à la plupart des pratiques agricoles en terme de richesse, il n'est pas exclu que certains traits biologiques ou écologiques des espèces se trouvent favorisés ou désavantagés par une pratique donnée. Cet aspect est d'autant plus important à prendre en compte que la diversité fonctionnelle est considérée comme un élément clef de la stabilité des agro-écosystèmes (Dierssen, 2006; Tschardtke, Klein, Kruess, Steffan-Dewenter, & Thies, 2005). Un travail est actuellement en cours pour aller dans ce sens (Chateil et al. In prep.)

VI. CONCLUSION GÉNÉRALE

« Le grand tort de la nature est de n'avoir pas su se borner à un seul règne. À côté du végétal, tout paraît inopportun, mal venu. Le soleil aurait dû bouter à l'avènement du premier insecte, et déménager à l'irruption du chimpanzé »

Cioran, De l'inconvénient d'être né (1973)

Au cours de ce travail nous avons pu montrer que les communautés de plantes communes réagissaient de diverses façons, aux pressions connues pour affecter d'autres compartiments de la biodiversité : pratiques agricoles (Donald et al., 2001) à l'échelle locale, fragmentation (Burel & Baudry, 1999; Fahrig, 2003) et stabilité du paysage (Cousins, Ohlson, & Eriksson, 2007; Devictor et al., in press) à une échelle plus large.

En étudiant l'impact de l'occupation humaine sur l'abondance des plantes communes à l'échelle de la région, nous avons ainsi montré qu'il était possible de lier les patrons spatiaux observés à un processus d'homogénéisation, aussi bien taxonomique que fonctionnelle. De tels résultats sont trouvés de manière récurrente dans la littérature, sur des groupes taxonomiques variés (Devictor et al., 2007; Holway & Suarez, 2006; La Sorte & McKinney, 2007). Dans ce contexte, nos résultats ont l'intérêt de montrer que l'étude de la fraction la plus commune de la flore vasculaire peut permettre de mettre en évidence de tels phénomènes, et souligne l'intérêt de mettre en place des suivis de son abondance. Il reste toutefois à savoir comment tirer le maximum d'informations des données issues d'un suivi quantitatif des communautés de plantes communes. C'est le rôle dévolu aux indicateurs de biodiversité.

A. Les indicateurs de biodiversité : quelle place pour la flore commune ?

Les indicateurs de biodiversité sont des mesures synthétiques de l'état d'une composante de la biodiversité (Levrel, 2007) répondant à un double objectif :

- **Scientifique** : en permettant une description objective de l'état des effectifs des espèces du groupe étudié, et la compréhension des mécanismes associés à leur dynamique.
- **Appliqué** : en fournissant des indices simples et intelligibles pour un public non expert sur l'état des communautés du groupe étudié dans l'objectif de la mise en œuvre de mesures de préservation de la biodiversité.

L'utilisation d'indicateurs de biodiversité peut s'inscrire dans le cadre d'un modèle pression-état-réponse (PER), tel qu'illustré sur la Figure 32.

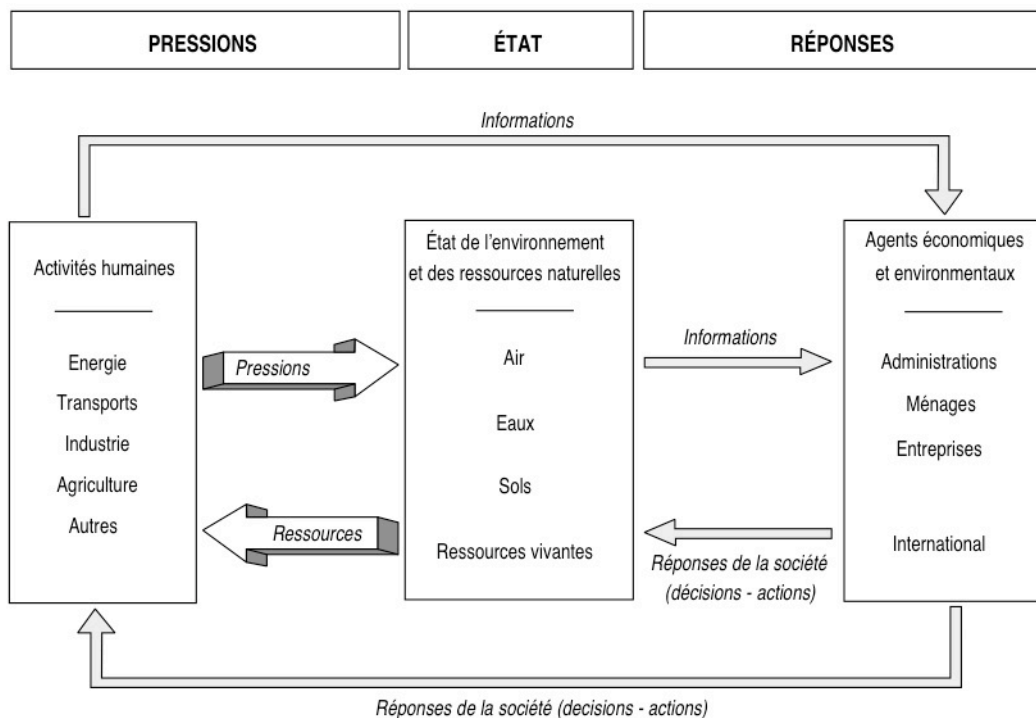


Figure 32 : Le modèle Pression-État-Réponse, tiré de OCDE (1993)

Le modèle PER, proposé par l'OCDE (OCDE, 1993) est fréquemment utilisé dans les programmes de monitorings environnementaux. Le modèle PER établit simplement que les activités humaines exercent des pressions sur l'environnement, pouvant induire des changements de son état. Les décideurs peuvent alors réagir aux changements d'états par des programmes et des mesures environnementales et économiques destinées à prévenir, réduire ou corriger les pressions et les dommages environnementaux qu'elles occasionnent. Un exemple de ce modèle appliqué aux communautés de plantes communes peut être vu dans la quantification des pressions pesant sur la flore sauvage en milieu agricole, et l'évaluation de l'efficacité des mesures destinées à la protéger ; ainsi la quantité de pesticides émise dans des champs (indicateur de pression) influe directement sur la flore sauvage en diminuant par exemple les effectifs de plantes messicoles (indicateur d'état) : il est alors possible de tenter de corriger ces tendances par l'instauration d'un certain nombre de mesures agro-environnementales obligeant les agriculteurs à utiliser des doses décroissantes d'intrants (indicateur de réponse). Le modèle PER constitue ainsi un outil utile dans le cadre d'un suivi de la biodiversité. L'absence d'un tel cadre de réflexion cohérent est d'ailleurs souvent à l'origine d'échecs et de faiblesses dans l'évaluation de l'état de la biodiversité, ce qui peut se manifester de différentes façons ; résultats inexploitable ou données non exploitées — lorsque des suivis ont été initiés avec des objectifs flous ou inexistant — ou encore

impossibilité de lier les changements observés à des causes claires lorsqu'un des types d'indicateurs n'est pas disponible (Elzinga et al., 2001; Noss, 1990; Weber et al., 2004). A ce titre, l'exemple de la flore sauvage en milieu agricole évoqué ci-dessus, n'est pas anodin, car comme nous l'avons souligné au chapitre 5, l'efficacité des mesures agro-environnementales mises en place dans nombre de pays, bien que représentant des investissements financiers non négligeables, n'est que très rarement évaluée (Kleijn & Sutherland, 2003); en France, l'absence de données de suivis fiables sur la flore de ces milieux jugés « banals », la difficulté de connaître la quantité et la nature des intrants appliqués dans les parcelles, conjuguées à la difficulté de réunir des informations peu accessibles sur le nombre et la localisation des MAE, font qu'il est impossible de conclure quoi que ce soit sur l'effet de ces mesures. Au contraire, d'autres pays comme la Suisse, ont déjà été à même de mener à bien des évaluations de telles mesures en se basant sur le model PER, et à proposer des modifications des MAE pour pallier leur faible efficacité (Jeanneret, Schupbach, Pfiffner, Herzog, & Walter, 2003).

Notre travail sur les suivis de la flore commune, nous amène donc à la question de savoir quels indicateurs d'état utiliser pour suivre l'évolution des communautés de plantes communes face à différentes pressions humaines. Dans le chapitre 4, nous avons vu que la richesse des communautés pouvait nous apporter des indications sur l'effet bénéfique de certaines pratiques agricoles (comme l'agriculture biologique): il est toutefois évident que cette information reste limitée dans la mesure où les communautés peuvent être le théâtre de remplacements d'espèces, sans nécessairement que la richesse locale ne se trouve modifiée. C'est précisément une leçon du chapitre 3, dans lequel nous avons vu que des phénomènes d'homogénéisation biotique pouvaient s'opérer entre les communautés de plantes communes. Il est alors clair que la richesse ne peut en aucun cas être considérée comme un indicateur suffisant ; rappelons qu'en étudiant l'impact de l'occupation humaine, nous avons pu montrer que les zones les plus artificialisées étaient aussi celles où la richesse locale était la plus élevée. La prise en compte du rôle fonctionnel des espèces est alors une alternative (ou un complément) aux indices basés sur la richesse des communautés. Les indices de spécialisation que nous avons examinés au chapitre 3 constituent autant de moyens simples de prendre en compte ce rôle fonctionnel à partir de données de monitoring sous forme d'indicateurs d'état des communautés. Ce type d'approche appliqué au suivi des oiseaux communs a d'ailleurs montré de bons résultats, *via* notamment l'application du CSI en tant qu'indicateur (Devictor et al., in press). Le manuscrit présenté au chapitre 3 montre que ce type d'approche peut être également appliqué aux plantes afin de mesurer l'impact de perturbations anthropiques.

Toutefois, comme nous l'avons discuté dans le même chapitre, il est nécessaire, avant la mise en place d'un indice de spécialisation des communautés de plantes communes, d'aller plus avant (1) dans la comparaisons des différents indices existants, et (2) dans la manière dont se structurent les communautés de plantes en terme de spécialisation (travail en préparation). Parallèlement à ce travail, il sera également nécessaire de tester comment réagissent de tels indicateurs à d'autres types de pressions. Enfin, à terme, il est souhaitable que les indicateurs d'états retenus pour les plantes communes s'intègrent à un ensemble cohérent d'indicateurs de la biodiversité représentatifs d'une large palette de groupes taxonomiques, comme ce qui est souvent préconisé (Pereira & Cooper, 2006) mais encore trop rarement mis en application. Les indicateurs, à l'heure actuelle, sont en effet largement biaisés vers quelques groupes taxonomiques particulièrement populaires.

B. Le zoocentrisme en biologie de la conservation

Un rapide examen de ce qui est publié en biologie de la conservation nous montre que cette discipline tend à accorder une importance disproportionnée à quelques groupes de vertébrés, au regard de leur importance numérique réelle dans la biosphère (Fazey, Fischer, & Lindenmayer, 2005). Ainsi, comme le montre la Figure 33, les oiseaux sont le premier groupe abordé, avec près du quart des publications ciblant un groupe taxonomique particulier, alors que dans le même temps ces derniers constituent moins de 1% des espèces connues. Les plantes ont une proportion de publications un peu moins importante alors qu'elles comptent par ailleurs 30 fois plus d'espèces. Leur situation n'est toutefois pas aussi préoccupante que celle des invertébrés, qui, bien que constituant la majorité des espèces vivantes, font l'objet d'à peine plus d'un dixième des publications. La représentation très variable de ces différents groupes dans les publications reflète un biais taxonomique dans les préoccupations de conservation en faveur des vertébrés ; ainsi, nombre d'espèces sur lesquelles se polarisent les biologistes de la conservation — espèces étendard (« flagships species »), ou parapluie (« umbrella species ») — sont des grands vertébrés (Simberloff, 1998).

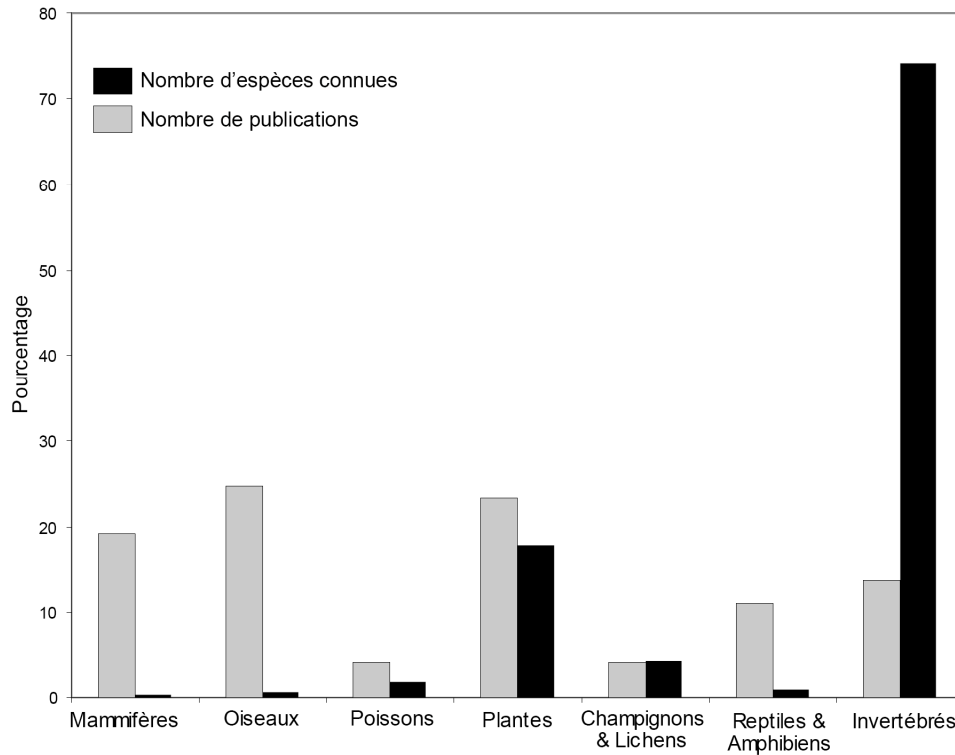


Figure 33 : Graphique établi d'après des données collectées dans la bibliographie, représentant la proportion des publications en biologie de la conservation portant sur différents groupes taxonomiques (en gris), comparée à la proportion d'espèces connues de chacun de ces groupes (en noir). Les chiffres utilisés pour la proportion de publications proviennent de (Fazey et al., 2005), après élimination des publications portant sur plusieurs groupes simultanément ou aucun groupe particulier (soit un total de 400 publications). Les chiffres portant sur le nombre d'espèces connues ont été obtenus dans (IFEN, 2006), en prenant en compte les groupes renseignés pour le nombre de publications. Le tout a ensuite été ramené à un pourcentage.

Les suivis de biodiversité n'échappent pas à ce zoocentrisme : le « Living Planet Index » du WWF est basé en grande partie sur les fluctuations observées parmi les populations de grands vertébrés (Loh et al., 2005). De la même manière, la plupart des indicateurs mesurant les fluctuations d'abondance des espèces communes sont basés sur les oiseaux (Butchart et al., 2004; Donald et al., 2001; Jiguet, Julliard, Couvet, & Petiau, 2005; Julliard et al., 2004). Jusqu'ici, les plantes, malgré leur rôle clé dans les écosystèmes, n'ont pas fait l'objet de la même attention.

C. Vers un suivi de la flore de France ?

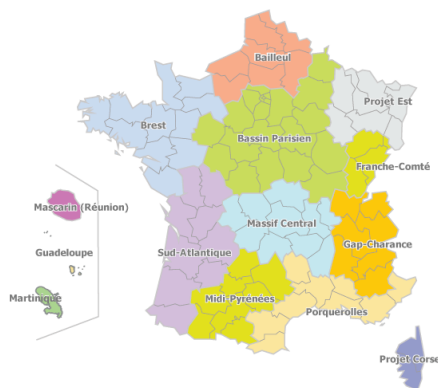


Figure 34 : Carte des territoires d'agréments des différents conservatoires botaniques nationaux existant fin 2007. Carte extraite du site Internet du CBNBP (<http://cbtnbp.mnhn.fr>)

Face à ce constat, des initiatives ont été entreprises pour changer cet état de fait. Il existe ainsi une stratégie mondiale de conservation des plantes, ratifiée par 190 pays (UNEP, 2002b), qui comporte parmi ses objectifs, l'inventaire et le suivi de la biodiversité végétale, ainsi que le renforcement des capacités en matière de conservation des plantes (c'est-à-dire notamment la formation de personnels compétents). L'ensemble des Conservatoires Botaniques Nationaux (CBN), qui quadrillent aujourd'hui la totalité du territoire métropolitain (Figure 34), et une partie de l'Outre-mer, est en charge d'appliquer cette politique. Des inventaires et des actions de conservation, ciblant prioritairement les espèces rares (les plus en danger à court terme), sont en cours sur l'ensemble des territoires d'agrément. Toutefois, l'ampleur de ces tâches, conjuguée à un manque de moyens humains et matériels (Malengreau, 2006) font que les informations disponibles sur la flore sont encore souvent trop parcellaires avec de fortes disparités de pressions d'échantillonnage entre régions. De plus, ces informations, lorsqu'elles existent, restent trop souvent limitées à un aspect descriptif — du type « liste d'espèces par commune » — et demeurent souvent inexploitées. Nous avons montré au chapitre 4 que les bases de données issues d'inventaires, même lorsque les prises de données ne répondent pas à de hauts critères de standardisation, peuvent se révéler une mine d'information pour calculer, par exemple, des indices de rareté ou de spécialisation des espèces. Au-delà de cette utilisation, il serait souhaitable, à terme, de voir les données de ces bases utilisées pour fournir d'autres types d'indicateurs d'état de la flore, en particulier pour les taxons peu répandus. En effet, bien que nous nous soyons focalisé au cours de notre travail sur la flore commune, il faut garder à l'esprit qu'un ensemble cohérent d'indicateurs d'état de la biodiversité végétale ne peut se contenter de cette portion de la flore et devra également comporter des indicateurs sur les plantes plus rares, en

incorporant par exemple des informations sur les changements de statut de rareté des espèces au cours du temps, ou sur l'état des populations d'espèces rares. Un exemple de ce type d'approche peut être vu dans le monitoring de la biodiversité en Suisse qui comporte des indicateurs d'état sur les taxons aussi bien rares que communs (Hintermann et al., 2002). Avant d'en arriver là, il sera donc nécessaire de mettre en place un véritable travail collaboratif entre le monde de la recherche — le plus à même de mettre au point des protocoles standardisés, des indicateurs, et d'analyser les données — et le monde des naturalistes, qui est le plus compétent, et le plus actif pour collecter des informations sur la flore. Cela devra passer par un effort de standardisation accru de la part des observateurs dans la collecte des données, afin de permettre leur exploitation par les scientifiques, en contrepartie d'une meilleure prise en compte des besoins actuels des observateurs par ces mêmes scientifiques, comme la formation de naturalistes compétents. Un suivi de qualité de la flore est à ce prix.

VII.BIBLIOGRAPHIE

N.B. : La présente bibliographie ne prend en compte que les références citées à l'intérieur des parties du manuscrit rédigées en français. Les références à l'intérieur des différents articles (en anglais) se trouvent dans la bibliographie de chacun de ces articles.

- Andersen, A. N. (1995). Measuring more of biodiversity: Genus richness as a surrogate for species richness in Australian ant faunas. *Biological Conservation*, 73(1), 39-43.
- Andrianandrasana, H. T., Randriamahefasoa, J., Durbin, J., Lewis, R. E., & Ratsimbazafy, J. H. (2005). Participatory Ecological Monitoring of the Alaotra Wetlands in Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 14(11), 2757-2774.
- Antonetti, P., Brugel, E., Kessler, F., Barbe, J.-P., & Tort, M. (2006). *Atlas de la flore d'Auvergne*. Conservatoire botanique national du Massif central.
- Archaux, F., Bergès, L., & Chevalier, R. (2007). Are plant censuses carried out on small quadrats more reliable than on larger ones? *Plant Ecology*, 188, 179-190.
- Ashworth, L., Aguilar, R., Galetto, L., & Aizen Adrian, M. (2004). Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology*, 92(4), 717-719.
- Balmford, A., Green, R. E., & Jenkins, M. (2003). Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(7), 326-330.
- Barr, C. J., Bunce, R. G. H., Clarke, R. T., Firbank, L. G., Gillespie, M. K., Howard, D. C. et al. (2003). *Methodology of Countryside Survey 2000 Module 1: Survey of Broad Habitats and Landscape Features Final Report*. Department for Environment, Food and Rural Affairs.
- Basset, Y., Novotny, V., Miller, S., & Pyle, R. (2000). Quantifying Biodiversity: Experience with Parataxonomists and Digital Photography in Papua New Guinea and Guyana. *BioScience*, 50, 899-908.
- Basset, Y., Novotny, V., Miller, S. E., Weiblen, G. D., Missa, O., & Stewart, A. J. A. (2004). Conservation and biological monitoring of tropical forests: the role of parataxonomists. *Journal of Applied Ecology*, 41(1), 163-174.
- Batary, P., Baldi, A., Szel, G., Podlussany, A., Rozner, I., & Erdos, S. (2007). Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity. *Diversity & Distributions*, 13(2), 196-202.
- Battersby, J. E. & Greenwood, J. D. (2004). Monitoring terrestrial mammals in the UK: past, present and future, using lessons from the bird world. *Mammal Review*, 34(1-2), 3-29.
- Bawa, K. S. & Menon, S. (1997). Biodiversity monitoring the missing ingredients. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(1), 42.
- Beattie, A. J. & Oliver, I. (1994). Taxonomic minimalism. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(12), 488-490.
- Beattie, A. J. & Oliver, I. (1995). Reply from A.J. Beattie and I. Oliver. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(5), 203-204.
- Beattie, A. J. & Oliver, I. (1999). Biodiversity Buzzwords: Another Reply to Goldstein. *Conservation Biology*, 13(6), 1514-1514.
- Bell, S., Marzano, M., Cent, J., Kobierska, H., Podjed, D., Vandzinskaite, D. et al. (in press). What counts? Volunteers and their organisations in the recording and monitoring of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*.
- Benton, T. G., Vickery, J. A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), 182-188.
- Bissardon, M., Guibal, L., & Rameau, J.-C. (1991). *CORINE biotopes, version originale, types d'habitats français*. École National du Génie Rural des Eaux et des Forêts (ENGREF).
- Boller, E. F., Häni, F., & Poehling, H.-M. (2004). *Ecological infrastructures: ideabook on functional biodiversity at the farm level*. Lindau (LBL): Landwirtschaftliche Beratungszentrale.
- Brower, A. V. Z. (1995). Taxonomic minimalism. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(5), 203.

- Burel, F. & Baudry, J. (1999). *Ecologie du paysage : concepts, méthodes et applications*. Editions Tec&doc.
- Butaye, J., Adriaens, D., & Honnay, O. (2005). Conservation and restoration of calcareous grasslands: a concise review of the effects of fragmentation and management on plant species. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, 9(2), 111-118.
- Butchart, S. H. M., Stattersfield, A. J., Bennun, L. A., Shutes, S. M., Akaya, H. R., Baillie, J. E. M. et al. (2004). Measuring Global Trends in the Status of Biodiversity: Red List Indices for Birds. *PLoS Biology*, 2(12), 2294-2304.
- Caley, M. J. & Munday, P. L. (2003). Growth trades off with habitat specialization *Proceedings of the royal society B: Biological Sciences*, 7, 175-177.
- Camaret, S., Bourjot, L., & Dobremez, J.-F. (2004). *Suivi de la composition floristique des placettes du réseau (1994/95-2000) et élaboration d'un programme d'assurance qualité intensif*. Office National des Forêts, Direction Technique.
- Campbell, S. P., Clark, J. A., Crampton, L. H., Guerry, A. D., Hatch, L. T., Hosseini, P. R. et al. (2002). An Assessment of Monitoring Efforts in Endangered Species Recovery Plans. *Ecological Applications*, 12, 674-681.
- Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O. R. P., Sechrest, W. et al. (2005). Multiple Causes of High Extinction Risk in Large Mammal Species. *Science*, 309, 1239.
- Carrier, J.-A. & Beebee, T. J. C. (2003). Recent, substantial, and unexplained declines of the common toad *Bufo bufo* in lowland England. *Biological Conservation*, 111(3), 395-399.
- Cassey, P. & Blackburn, T. M. (2006). Reproducibility and repeatability in ecology. *BioScience*, 56(12), 958-959.
- CBNBP. (2003). *Liste de la flore vasculaire d'Ile-de-France (Ptéridophytes et Spermaphytes): raretés, protections et indigénat*. Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien. Muséum National d'Histoire Naturelle. non publié.
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, W. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. O. et al. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Chicouene, D. (1993). Les régressions de mauvaises herbes en Bretagne et leurs causes. *Faut-il sauver les mauvaises herbes ?* (pp. 85-92). Conservatoire Botanique National Alpin de Gap-Charance.
- Chocholoušková, Z. & Pyšek, P. (2003). Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: a case study of the city of Plzeň. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198(5), 366-376.
- Clavel, J. (2008). *Spécialistes et généralistes faces aux changements globaux : approches comportementales et évolutives*.
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L., & Dinetti, M. (2006). Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes *Biological Conservation*, 127(3), 336-344.
- Conrad, K. F., Warren, M. S., Fox, R., Parsons, M. S., & Woiwoda, I. P. (2006). Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biological Conservation*, 132(3), 279-291.
- Cooper, V. S. & Lenski, R. E. (2000). The population genetics of ecological specialization in evolving *E. coli* populations. *Nature*, 407, 736-739.
- Cousins, S. A. O., Ohlson, H., & Eriksson, O. (2007). Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes. *Landscape Ecology*, in press.
- Cowie, R. H. (2001). Decline and homogenization of Pacific faunas: the land snails of American Samoa. *Biological Conservation*, 99, 207-222.

- Cranston, P. & Hillman, T. (1992). Rapid assessment of biodiversity using biological diversity technicians'. *Australian Biologist*, 5, 144–154.
- Derraik, J. G. B., Closs, G. P., Dickinson, K. J. M., Sirvid, P., Barratt, B. I. P., & Patrick, B. H. (2002). Arthropod Morphospecies versus Taxonomic Species: a Case Study with Araneae, Coleoptera, and Lepidoptera. *Conservation Biology*, 16(4), 1015-1023.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., & Jiguet, F. (2007). Functional Homogenization Effect of Urbanization on Bird Communities. *Conservation Biology*, 21(3), 741-751.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., & Couvet, D. (2008). Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), 252-261.
- Devictor, V., Julliard, R., & Jiguet, F. (in press). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*.
- Diamond, J. (1989). Overview of recent extinctions. In D. Western & M. C. Pearl (Eds.), *Conservation for the Twenty-first Century*. (pp. 37-41). New York: Wildlife Conservation International.
- Diaz, S. (2001). Praise for the great biocenotic proletariat. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(10), 539-540.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655.
- Dierssen, K. (2006). Indicating botanical diversity - Structural and functional aspects based on case studies from Northern Germany. *Ecological Indicators*, 6(1), 94-103.
- Do, M. T., Harp, J. M., & Norris, K. C. (1999). A test of a pattern recognition system for identification of spiders. *Bulletin of Entomological Research*, 89(3), 217-224.
- Dobson, F., Stephen, Yu, J., & Smith, A., T. (1995). The Importance of Evaluating Rarity. *Conservation Biology*, 9(6), 1648-1651.
- Donald, P. F., Gree, R. E., & Heath, M. F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 25-29.
- Drayton, B. & Primack, R. B. (1996). Plant Species Lost in an Isolated Conservation Area in Metropolitan Boston from 1894 to 1993. *Conservation Biology*, 10, 30-39.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345-366.
- Dume, G., Mansion, D., & Rameau, J.-C. (2003). *Flore forestière française (guide écologique illustré), tome 1: Plaines et collines*. IDF (Institut pour le développement forestier).
- Ehrlich, P. R. (1968). *The Population Bomb*.
- Elzinga, C. L., Salzer, D. W., Willoughby, J. W., & Gibbs, J. P. (2001). *Monitoring Plant and Animal Population* (Blackwell Science ed.).
- Emerson, R. W. (1836). *Nature*. Allia.
- Engel, S. M. & Voshell, J. R. (2002). Volunteer biological monitoring: Can it accurately assess the ecological condition of streams? *American Entomologist*, 48, 164-177.
- Entling, W., Schmidt, M. H., Bacher, S., Brandl, R., & Nentwig, W. (2007). Niche properties of Central European spiders: shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), 440-448.
- Erwin, T. L. (1991). How Many Species Are There?: Revisited. *Conservation Biology*, 5(3), 330-333.
- Evans, C., Abrams, E., Reitsma, R., Roux, K., Salmonsén, L., & Marra, P. P. (2005). The Neighborhood Nestwatch Program: Participant Outcomes of a Citizen-Science Ecological Research Project. *Conservation Biology*, 19(3), 589-594.

- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34(1), 487-515.
- Fawley, M. W., Dean, M. L., Dimmer, S. K., & Fawley, K. P. (2006). Evaluating the morphospecies concept in the Selenastraceae (Chlorophyceae, Chlorophyta). *Journal of Phycology*, 42(1), 142-154.
- Fazey, I., Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2005). What do conservation biologists publish? *Biological Conservation*, 124(1), 63-73.
- Fedoroff, E., Ponge, J.-F., Dubs, F., Fernandez-Gonzalez, F., & Lavelle, P. (2005). Small-scale response of plant species to land-use intensification. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 105(1-2), 283-290.
- Feinsinger, P., Marguttib, L., & Oviedoc, R. D. (1997). School yards and nature trails: ecology education outside the university. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(3), 115-120.
- Firbank, L. G., Barr, C. J., Bunce, R. G. H., Furse, M. T., Haines-Young, R., Hornung, M. et al. (2003). Assessing stock and change in land cover and biodiversity in GB: an introduction to Countryside Survey 2000. *Journal of Environmental Management*, 67(3), 207-218.
- Firbank, L. G., Norton, L. R., & Smart, S. M. (2002). *Recording cereal field margin in Countryside Survey 2000*. Cumbria: Centre for Ecology and Hydrology.
- Firehock, K. & West, J. (1995). A Brief History of Volunteer Biological Water Monitoring Using Macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 14(1), 197-202.
- Fontaine, B., Bouchet, P., Van Achterberg, K., Alonso-Zarazaga, M. A., Araujo, R., Asche, M. et al. (2007). The European union's 2010 target: Putting rare species in focus. *Biological Conservation*, 139(1-2), 167-185.
- Fore, L. S., Paulsen, K., & O'Laughlin, K. (2001). Assessing the performance of volunteers in monitoring streams. *Freshwater Biology*, 46(1), 109-123.
- Foster-Smith, J. & Evans, S. M. (2003). The value of marine ecological data collected by volunteers. *Biological Conservation*, 113(2), 199-213.
- Franklin, J. F. (1993). Preserving Biodiversity: Species, Ecosystems, or Landscapes? *Ecological Applications*, 3(2), 202-205.
- Fridley, J. D., Vandermaat, D. B., Kuppinger, D. M., Mantley, M., & Peet, R. K. (2007). Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width. *Journal of ecology*, 95(4), 707-722.
- Fried, G., Bombarde, M., Delos, M., Casquez, J., & Reboud, X. (2005). Evolution de la flore du maïs : Mauvaises herbes, ce qui a changé en 30 ans. *Phytoma, la défense des végétaux*, 586, 47-51.
- Gamez, R. (1991). Biodiversity Conservation through facilitation of its sustainable use: Costa Rica's National Biodiversity Institute. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(12), 377-378.
- Gaston, K. J. (1994). *Rarity*. London: Chapman & Hall.
- Gaston, K. J., Blackburn, T. M., Greenwood, J. J. D., Gregory, R. D., Quinn, R. M., & Lawton, J. H. (2000). Abundance-occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, 37(1), 39-59.
- Gaston, K. J. & Fuller, R. A. (2007). Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread. *Progress in Physical Geography*, 31(2), 213-225.
- Gaston, K. J. & Fuller, R. A. (2008). Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 14-19.
- Gaston, K. J. & O'Neill, M. A. (2004). Automated species identification: why not? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1444), 655-667.
- Gause, G. F. (1934). *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins.

- Génot, J.-C. & Barbault, R. (2004). *Quelle politique de conservation ?* Paper presented at the Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche.
- Gibson, G. S. (1862). *The flora of Essex*. London: William Pamplin.
- Golding, J. S. & Timberlake, J. (2003). How Taxonomists Can Bridge the Gap Between Taxonomy and Conservation Science. *Conservation Biology*, 17(4), 1177-1178.
- Goldstein, P. Z. (1997). How Many Things Are There? A Reply to Oliver and Beattie, Beattie and Oliver, Oliver and Beattie, and Oliver and Beattie. *Conservation Biology*, 11(2), 571-574.
- Goldstein, P. Z. (1999). Functional Ecosystems and Biodiversity Buzzwords *Conservation Biology*, 13(2), 247-255.
- Gosselin, M. & Laroussinie, O. (2004). *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique* (20). Cemagref, ECOFOR.
- Goulson, D., Hanley, M. E., Darvill, B., Ellis, J. S., & Knight, M. E. (2005). Causes of rarity in bumblebees. *Biological Conservation*, 122(1), 1-8.
- Grandin, U. (2004). Dynamics of understory vegetation in boreal forests: experiences from Swedish integrated monitoring sites. *Forest Ecology and Management*, 195(1-2), 45-55.
- Haines-Young, R., Barr, C. J., Firbank, L. G., Furse, M., Howard, D. C., McGowan, G. et al. (2003). Changing landscapes, habitats and vegetation diversity across Great Britain *Journal of Environmental Management*, 67(3), 267-281.
- Hardin, G. (1968). The Tragedy of the Commons. *Science*, 162, 1243-1248.
- Harrison, P. & Pearce, F. (2000a). Natural resources and wastes. In V. D. Markham (Ed.), *AAAS Atlas of Population and Environment*. American Association for the Advancement of Science and the University of California Press.
- Harrison, P. & Pearce, F. (2000b). The scale of our presence. In V. D. Markham (Ed.), *AAAS Atlas of Population and Environment*. American Association for the Advancement of Science and the University of California Press.
- Harrison, P. & Pearce, F. (2000c). The state of major ecosystems. In V. D. Markham (Ed.), *AAAS Atlas of Population and Environment*. American Association for the Advancement of Science and the University of California Press.
- Hellier, A., Newton, A. C., & Gaona, S. O. (1999). Use of indigenous knowledge for rapidly assessing trends in biodiversity: A case study from Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 8(7), 869-889.
- Helm, A., Hansk, I., & Partel, M. (2006). Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology letters*, 9(1), 72-77.
- Henderson, A., Comiskey, J., Dallmeier, F., & Alonso, A. (2001). Framework for Assessment and Monitoring of Biodiversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 1-11.
- Hintermann, U., Weber, D., Zangger, A., & Schmill, J. (2002). Monitoring de la biodiversité en Suisse, MBD, Rapport intermédiaire. *Cahier de l'environnement*, 342, 88.
- Holck, M. H. (in press). Participatory forest monitoring: an assessment of the accuracy of simple cost-effective methods. *Biodiversity and Conservation*.
- Holway, D. A. & Suarez, A. V. (2006). Homogenization of ant communities in mediterranean California: The effects of urbanization and invasion. *Biological Conservation*, 127(3), 319-326.
- Hopkins, G. W. & Freckleton, R. P. (2002). Declines in the numbers of amateur and professional taxonomists: implications for conservation. *Animal Conservation*, 5, 245-249.
- Hortal, J., Lobo, J. M., & Jimenez-Valverde, A. (2007). Limitations of Biodiversity Databases: Case Study on Seed-Plant Diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology*, 21(3), 853-863.

- Hortal, J., Jimenez-Valverde, A., Gomez, J., F., Lobo, J. M., & Baselga, A. (in press). Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos*.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93, 145-159.
- IFEN. (2006). *L'environnement en France*.
- IFN. (1985). *But et méthodes de l'Inventaire Forestier National*.
- Janzen, D. H. (2004). Setting up tropical biodiversity for conservation through non-damaging use: participation by parataxonomists. *Journal of Applied Ecology*, 41(1), 181-187.
- Jauzein, P. (1995). *Flore des champs cultivés*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique.
- Jauzein, P. (2001). L'appauvrissement floristique des champs cultivés. *Dossiers de l'Environnement de l'INRA*, 21, 65-78.
- Jeanneret, P., Schupbach, B., Pfiffner, L., Herzog, F., & Walter, T. (2003). The Swiss agri environmental programme and its effects on selected biodiversity indicators. *Journal for Nature Conservation*, 11(3), 213-220.
- Jenni, L. & Kéry, M. (2003). Timing of Autumn Bird Migration under Climate Change: Advances in Long-Distance Migrants, Delays in Short-Distance Migrants. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270, 1467-1471.
- Jiguet, F., Julliard, R., Couvet, D., & Petiau, A. (2005). Modeling Spatial Trends in Estimated Species Richness using Breeding Bird Survey Data: A Valuable Tool in Biodiversity Assessment. *Biodiversity and Conservation*, 14, 3305-3324.
- Jinxu, W., Hongmao, L., Huabin, H., & Lei, G. (2004). Participatory Approach for Rapid Assessment of Plant Diversity through a Folk Classification System in a Tropical Rainforest: Case Study in Xishuangbanna, China. *Conservation Biology*, 18(4), 1139-1142.
- Johansson, L. J., Hall, K., Prentice, H. C., Ihse, M., Reitalu, T., Sykes, M. T. et al. (2008). Semi-natural grassland continuity, long-term land-use change and plant species richness in an agricultural landscape on Oland, Sweden. *Landscape and Urban Planning*, 84(3), 200-211.
- Johnson, E. A. & Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11(5), 419-431.
- Julliard, R. & Jiguet, F. (2002). Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. *Alauda*, 70, 137-147.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., & Couvet, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology letters*, 9(11), 1237-1244.
- Julliard, R., Jiguet, F., & Couvet, D. (2004). Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biol*, 10(1), 148-154.
- Karlsson, H., Hornberg, G., Hannon, G., & Nordstrom, E.-M. (2007). Long-term vegetation changes in the northern Scandinavian forest limit: a human impact-climate synergy? *The Holocene*, 17(1), 37-49.
- Kercher, S. M., Frieswyk, C. B., & Zedler, J. B. (2003). Effects of sampling teams and estimation methods on the assessment of plant cover. *Journal of Vegetation Science*, 14(6), 899-906.
- Kerguélén, M. (2003). Base de Données Nomenclaturales de la Flore de France (BDNFF) Version 3.
- Kleijn, D. & Sutherland, W. J. (2003). How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, 40(6), 947-969.

- Krauss, J., Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I., & Tschardt, T. (2004). Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 13(8), 1427-1439.
- Krell, F.-T. (2004). Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies - pitfalls and applicability of "morphospecies" sorting. *Biodiversity and Conservation*, 13(4), 795-812.
- Kress, W. J., Wurdack, K. J., Zimmer, E. A., Weigt, L. A., & Janzen, D. H. (2005). Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(23), 8369-8374.
- Kühn, I. & Klotz, S. (2006). Urbanization and homogenization – Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation*, 127(3), 292-300.
- Kwiatkowska, A. J. (1994). Changes in the species richness, spatial pattern and species frequency associated with decline of oak forest. *Vegetatio*, 112, 171-180.
- La Sorte, F. A. & McKinney, M. L. (2007). Compositional changes over space and time along an occurrence-abundance continuum: anthropogenic homogenization of the North American avifauna. *Journal of Biogeography*, 34, 2159-2167.
- Lacy, R. C. (1997). Importance of Genetic Variation to the Viability of Mammalian Populations. *Journal of Mammalogy*, 78(2), 320-335.
- Larrère, C. & Larrère, R. (1997). *Du bon usage de la nature, pour une philosophie de l'environnement*. Paris: Aubier.
- Leakey, R. E. & Lewin, R. (1995). *The Sixth Extinction*.
- Lebrun, J. P. (1962). Les Ptéridophytes de la région parisienne. *Cahiers des Naturalistes, Bull. N.P.*, 18, 47-50.
- Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D., & Gaston, K. J. (2004). Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecology letters*, 7(2), 81-87.
- Leon-Cortes, J. L., Cowley, M. J. R., & Thomas, C. D. (1999). Detecting Decline in a Formerly Widespread Species: How Common Is the Common Blue Butterfly *Polyommatus Icarus*? *Ecography*, 22, 643-650.
- Leps, J. (2004). What do the biodiversity experiments tell us about consequences of plant species loss in the real world? *Basic and Applied Ecology*, 5(6), 529-534.
- Levin, P. S. & Levin, D. A. (2002). The Real Biodiversity Crisis. *American Scientist*, 90(1), 6-8.
- Levrel, H. (2007). *Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité*. Paris: Institut français de la biodiversité.
- Lindborg, R., Cousins, S. A. O., & Eriksson, O. (2005). Plant species response to land use change - *Campanula rotundifolia*, *Primula veris* and *Rhinanthus minor*. *Ecography*, 28(1), 29-36.
- Lindenmayer, D. B. & Fischer, J. (2007). Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(3), 127-132.
- Loh, J., Green, R. E., Ricketts, T., Lamoreux, J., Jenkins, M., Kapos, V. et al. (2005). The Living Planet Index: using species population time series to track trends in biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), 289-295.
- Lomborg, B. (2001). Biodiversity. *The Skeptical Environmentalist: Measuring the Real State of the World*. (pp. 548). Cambridge: Cambridge University Press.
- Longino, J. T. & Colwell, R. K. (1997). Biodiversity Assessment Using Structured Inventory: Capturing the Ant Fauna of a Tropical Rain Forest. *Ecological Applications*, 7(4), 1263-1277.
- Lowry, P. P. & Smith, P. P. (2003). Closing the Gulf between Botanists and Conservationists. *Conservation Biology*, 17(4), 1175-1176.
- Lundmark, C. (2003). BioBlitz: Getting into Backyard Biodiversity. *BioScience*, 53(4), 329-329.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.

- Magnuson, J. J. (1990). Long-term ecological research and the invisible present. *BioScience*, 40(7), 495-501.
- Malengreau, D. (2006). *La stratégie mondiale de conservation des plantes : un modèle stratégique applicable en France à la flore et à d'autres domaines de la biodiversité* ? Paper presented at the Le réveil du Dodo, Paris.
- Mann, C. C. (1991). Extinction: Are Ecologists Crying Wolf? *Science*, 253(5021), 736-738.
- Marchetti, M. P., Lockwood, J. L., & Light, T. (2006). Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation*, 127(3), 310-318.
- Marsh, D. M. & Trenham, P. C. (in press). Current Trends in Plant and Animal Population Monitoring. *Conservation Biology*.
- Marshall, E. J. P. & Moonen, A. C. (2002). Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89(1-2), 5-21.
- Maskell, L. C., Firbank, L. G., Thompson, K., Bullock, J. M., & Smart, S. M. (2006). Interactions between non-native plant species and the floristic composition of common habitats. *Journal of ecology*, 94(6), 1052-1060.
- May, R. M. (1988). How Many Species Are There on Earth? *Science*, 241, 1441-1449.
- McCollin, D., Moore, L., & Sparks, T. (2000). The flora of a cultural landscape: environmental determinants of change revealed using archival sources. *Biological Conservation*, 92(2), 249-263.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178-185.
- McKinney, M. L. (2004). Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 13(1), 47-53.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3), 247-260.
- McKinney, M. L. & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450-453.
- McNeill, S. E. & Fairweather, P. G. (1993). Single Large or Several Small Marine Reserves? An Experimental Approach with Seagrass Fauna. *Journal of Biogeography*, 20(4), 429-440.
- Meek, B., Loxton, D., Sparks, T., Pywell, R., Pickett, H., & Nowakowski, M. (2002). The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biological Conservation*, 106(2), 259-271.
- Moerman, D. E. & Estabrook, G. F. (2006). The botanist effect: counties with maximal species richness tend to be home to universities and botanists. *Journal of biogeography*, 33(11), 1969-1974.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York: Wiley.
- Muratet, A. (2006). *Diversité végétale en milieu urbain. L'exemple des Hauts-de-Seine*.
- Nascimento, L. & Acerbi, C. (2003). *L'environnement en Île-de-France*. Paris: Institut d'aménagement et d'urbanisme de la région d'Île-de-France (IAURIF).
- Naughton, F., Bourillet, J.-F., Sanchez Goni, M. F., Turon, J.-L., & Jouanneau, J.-M. (2007). Long-term and millennial-scale climate variability in northwestern France during the last 8850 years. *The Holocene*, 17(7), 939-953.
- Newson, S. E., Woodburn, R., Noble, D. G., & Baillie, S. R. (2005). Evaluating the Breeding Bird Survey for producing national population size and density estimates. *Bird Study*, 52(1), 42-54.
- Nielsen, D. L., Shiel, R. J., & Smith, F. J. (1998). Ecology versus taxonomy: is there a middle ground? *Hydrobiologia*, 387(7), 451-457.

- Noss, R. (1999). Is there a special conservation biology? *Ecography*, 2(2), 113-122.
- Noss, R. F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach *Conservation Biology*, 4(4), 355-364.
- Noss, R. F. (1996). The Naturalists Are Dying off. *Conservation Biology*, 10(1), 1-3.
- OCDE. (1993). *Jeu de base d'indicateurs de l'OCDE pour l'étude de performance environnementale* (83).
- OCDE. (2003). *OECD Environmental Indicators - development, measurement and use*.
- Olden, J. D. & Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 113-120.
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1), 18-24.
- Olden, J. D., Poff, N. L., & McKinney, M. L. (2006). Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America *Biological Conservation*, 127(3), 261-271.
- Oliver, I., Pik, A., Britton, D., Dangerfield, J. M., Colwell, R. K., & Beattie, A. J. (2000). Virtual Biodiversity Assessment Systems. *BioScience*, 50(5), 441-450.
- Oliver, I. & Beattie, A. J. (1996a). Designing a Cost-Effective Invertebrate Survey: A Test of Methods for Rapid Assessment of Biodiversity. *Ecological Applications*, 6(2), 594-607.
- Oliver, I. & Beattie, A. J. (1993). A Possible Method for the Rapid Assessment of Biodiversity. *Conservation Biology*, 7(3), 562-568.
- Oliver, I. & Beattie, A. J. (1996b). Invertebrate Morphospecies as Surrogates for Species: A Case Study. *Conservation Biology*, 10(1), 99-109.
- Oredsson, A. (2000). Choice of surveyor is vital to the reliability of floristic change studies *Watsonia*, 23, 287-291.
- Orth, D., Balay, C., & Loiseau, P. (in prep). Mise au point d'un outil simple pour évaluer la biodiversité des prairies d'Auvergne. *In prep*.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., et al (2002). Toward sustainability in world fisheries. *Nature*, 418, 689-695.
- Pearman, P. B. & Weber, D. (2007). Common species determine richness patterns in biodiversity indicator taxa. *Biological Conservation*, 138(1-2), 109-119.
- Penrose, D. & Call, S. M. (1995). Volunteer Monitoring of Benthic Macroinvertebrates: Regulatory Biologists' Perspectives. *Journal of the North American Benthological Society*, 14(1), 203-209.
- Pereira, H. M. & Cooper, D. H. (2006). Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(3), 123-129.
- Pergams, O. R. W. & Nyberg, D. (2001). Museum Collections of Mammals Corroborate the Exceptional Decline of Prairie Habitat in the Chicago Region. *Journal of Mammalogy*, 82(4), 984-992.
- Perkins, A. J., Whittingham, M. J., Morris, A. J., & Bradbury, R. B. (2002). Use of field margins by foraging yellowhammers *Emberiza citrinella*. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 93(1-3), 413-420.
- Peterjohn, B. G., Sauer, J. R., & Link, W. A. (1996). Summary of the north american breeding bird survey. *Bird Populations*, 3, 48-66.
- Petit, S., Stuart, R. C., Gillespie, M. K., & Barr, C. J. (2003). Field boundaries in Great Britain: stock and change between 1984, 1990 and 1998. *Journal of Environmental Management*, 67(3), 229-238.

- Piessens, K. & Hermy, M. (2006). Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt? *Biological Conservation*, 132(3), 382-394.
- Pik, A. J., Oliver, I., & Beattie, A. J. (1999). Taxonomic sufficiency in ecological studies of terrestrial invertebrates. *Austral Ecology*, 24(5), 555-562.
- Pilgrim, E. & Hutchinson, N. (2003). *Bluebells for Britain – a report on the 2003 Bluebells for Britain survey*. Salisbury, UK: Plantlife and the BSBI.
- Pimm, S. L. (2002). The Dodo Went Extinct (And Other Ecological Myths). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89(2), 190-198.
- Plattner, M., Birrer, S., & Weber, D. (2004). Data quality in monitoring plant species richness in Switzerland. *Community Ecology*, 5(1), 135-143.
- Preston, C. D., Telfer, M. G., Arnold, H. R., Carey, P. D., Cooper, J. M., Dines, T. D. et al. (2002a). The Changing Flora of the UK., 19.
- Preston, C. D. (2003). Perceptions of change in English county Floras. *Watsonia*, 24, 287-304.
- Preston, C. D., Pearman, D. A., & Dines, T. D. (2002b). *New atlas of the British and Irish flora*. Oxford University Press.
- Pyšek, P., Chocholoušková, Z., Pyšek, A., Jarošík, V., Chytrý, M., & Tichý, L. (2004). Trends in species diversity and composition of urban vegetation over three decades. *Journal of Vegetation Science*, 15(6), 781-788.
- Quednow, K. & Püttmann, W. (2007). Monitoring terbutryn pollution in small rivers of Hesse, Germany. *Journal of Environmental Monitoring*, 9, 1337-1343.
- R Development Core Team. (2004). R: A language and environment for statistical computing.
- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. *The Biological aspects of rare plant conservation*. (pp. 205-217). Wiley: H. Synge.
- Ramade, F. (1999). *Le grand massacre. L'avenir des espèces vivantes*. Paris: Hachette.
- Rich, T. C. G. (1998). Squaring the circles – bias in distribution maps. *British Wildlife*, 9, 213-219.
- Rich, T. C. G. & Sydes, C. (2000). Recording and declines of the nationally scarce plants *Ajuga pyramidalis* L. & *Melampyrum sylvaticum* L. *Watsonia*, 23, 293-297.
- Rich, T. C. G. & Woodruff, E. R. (1996). Changes in the vascular plant floras of England and Scotland between 1930-1960 and 1987-1988: The BSBI Monitoring Scheme. *Biological Conservation*, 75(3), 217-229.
- Rich, T. C. G. & Smith, P. A. (1996). Botanical recording, distribution maps and species frequency. *Watsonia*, 21, 155-167.
- Rich, T. C. G. (2006). Floristic changes in vascular plants in the British Isles: geographical and temporal variation in botanical activity 1836-1988. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 152(3), 303-330.
- Rich, T. C. G. & Woodruff, D. S. (1992). Recording bias in botanical survey. *Watsonia*, 19, 73-95.
- Rivas, J. A. (1997). Natural History: Hobby or Science? *Conservation Biology*, 11(3), 811-812.
- Robinson, G. R., Yurlina, M. E., & Handel, S. N. (1994). A Century of Change in the Staten Island Flora: Ecological Correlates of Species Losses and Invasions. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 121(2), 119-129.
- Rooney, T. P., Rogers, D. A., Wiegmann, S. M., Waller, D. M. (2004). Monitoring nonnative plant invasions over fifty years in Wisconsin forests. *Weed Technology*, 18, 1266-1268.
- Rooney, T. P. & Dress, J. W. (1997). Species loss over sixty six years in the groundlayer vegetation of Heart's Content, an old growth forest in Pennsylvania, USA. *Nat. Areas J*, 17, 297-305.

- Rooney, T. P., Wiegmann, S. M., Rogers, D. A., & Waller, D. M. (2004). Biotic Impoverishment and Homogenization in Unfragmented Forest Understory Communities. *Conservation Biology*, 18(3), 787-798.
- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardtke, T., & Thies, C. (2005). The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming *Journal of Applied Ecology*, 42(5), 873-882.
- Rosenzweig, M. L. (2003). *Win-win ecology : how the earth's species can survive in the midst of human enterprise*. Oxford University Press.
- Schwartz, M. W., Thorne, J. H. ., & Viers, J. H. (2006). Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation*, 282-291.
- Sheil, D. & Lawrence, A. (2004). Tropical biologists, local people and conservation: new opportunities for collaboration. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(12), 634-638.
- Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, 83(3), 247-257.
- Simberloff, D. & Abele, L. G. (1982). Refuge Design and Island Biogeographic Theory: Effects of Fragmentation. *The American Naturalist*, 120(1), 41-50.
- Smart, S. M., Clarke, R. T., van de Poll, H. M., Robertson, E. J., Shield, E. R., Bunce, R. G. H. et al. (2003). National-scale vegetation change across Britain; an analysis of sample-based surveillance data from the Countryside Surveys of 1990 and 1998 *Journal of Environmental Management*, 67(3), 239-254.
- Smart, S. M., Ken Thompson, K., Marrs, R. H., Le Duc, M. G., Maskell, L. C., & Firbank, L. G. (2006). Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1601), 2659-2665.
- Smart, S. M., Bunce, R. G. H., Marrs, R., LeDuc, M., Firbank, L. G., Maskell, L. C. et al. (2005). Large-scale changes in the abundance of common higher plant species across Britain between 1978, 1990 and 1998 as a consequence of human activity: Tests of hypothesised changes in trait representation. *Biological Conservation*, 124(3), 355-371.
- Smith, K. G. (2006). Patterns of nonindigenous herpetofaunal richness and biotic homogenization among Florida counties. *Biological Conservation*, 127(3), 327-335.
- Soule, M. E. (1985). What is Conservation Biology? *Bioscience*, 35(1), 727-734.
- Stem, C., Margoluis, R., Salafsky, N., & Brown, M. (2005). Monitoring and evaluation in conservation: a review of trends and approaches. *Conservation Biology*, 19(2), 295-309.
- Stewart, K., Preston, C., & Ellis, B. (2006). *People and Plants: mapping the UK's wild flora*. Salisbury, UK: Plantlife and the BSBI.
- Stork, N. E., Samways, M. J., & Eeley, H. A. C. (1996). Inventorying and monitoring biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(1), 39-40.
- Teyssèdre, A. (2004). *Vers une sixième grande crise d'extinction?* Paper presented at the Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche.
- Thoreau, H. D. (1854). *Walden; Or, Life in the Woods*. Dover Publications.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(23), 8245-8250.
- Tilman, D. (2001). Functional Diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 3, 109-120.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492), 65-66.
- Trumbull, D. J., Bonney, R., Bascom, D., & Cabral, A. (2000). Thinking scientifically during participation in a citizen-science project. *Science Education*, 84(2), 265-275.

- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology letters*, 8(8), 857-874.
- UNEP (1992). *Convention sur la diversité biologique*. Paper presented at the Sommet de la Terre, Rio de Janeiro.
- UNEP (2002a). *Report on the Sixth Meeting of the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity*. Paper presented at the World Summit on Sustainable Development, Johannesburg.
- UNEP (2002b). *Strategie Mondiale pour la Conservation des Plantes*. Paper presented at the sixième Conférence des Parties de la Convention sur la Diversité Biologique, La Haye.
- Van der Veken, S., Verheyen, K., & Hermy, M. (2004). Plant species loss in an urban area (Turnhout, Belgium) from 1880 to 1999 and its environmental determinants *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199(6), 516-523.
- Vazquez, L.-B. & Gaston, K. J. (2004). Rarity, commonness, and patterns of species richness: the mammals of Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 13(6), 535-542.
- Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K. M., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H. et al. (2007). Homogenization of forest plant communities and weakening of species-environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, 95(3), 565-573.
- Vickery, J., Carter, N., & Fuller, R. J. (2002). The potential value of managed cereal field margins as foraging habitats for farmland birds in the UK. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89(1-2), 41-52.
- Virolainen, K. M., Suomi, T., Suhonen, J., & Kuitunen, M. (1998). Conservation of Vascular Plants in Single Large and Several Small Mires: Species Richness, Rarity and Taxonomic Diversity. *Journal of Applied Ecology*, 35(5), 700-707.
- Virost, R. (1950). L'évolution des marais dans la région Parisienne *Feuille des Naturalistes, Bull. N.P.*, 5, 81-86.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- Walker, K. J. (2003). Using data from local floras to assess floristic change. *Watsonia*, 24, 305-319.
- Waller, D. M. & Rooney, T. P. (2004). Nature is changing in more ways than one. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1), 6-7.
- Walther, G. R. (2004). Plants in a warmer world *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 169-185.
- Ward, D. F. & Larivière, M. C. (2004). Terrestrial invertebrate surveys and rapid biodiversity assessment in New Zealand: lessons from Australia. *New Zealand Journal of Ecology*, 28(1), 151-159.
- Warren, M. S., Hill, J. K., Thomas, J. A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B. et al. (2001). Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, 414, 65-69.
- Weber, D., Hintermann, U., & Zangger, A. (2004). Scale and trends in species richness: considerations for monitoring biological diversity for political purposes *Global Ecology and Biogeography*, 13(2), 97-104.
- Wheeler, Q. D. (1995). Systematics, the scientific basis for inventories of biodiversity *Biodiversity and Conservation*, 4(5), 476-489.
- Whitehead, P. (1990). Systematics: An Endangered Species. *Systematic Zoology*, 39(2), 179-184.
- Wiegmann, S. M. & Waller, D. M. (2006). Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of "winner" and "loser" plant species *Biological Conservation*, 129(1), 109-123.

- Wiens, J. (2007). The Dangers of Black-and-White Conservation. *Conservation Biology*, 21(5), 1371-1372.
- Wildi, O., Feldmeyer-Christe, E., Ghosh, R., & Zimmermann, N. E. (2004). Comments on vegetation monitoring approaches. *Community Ecology*, 5(1), 1-6.
- Will, K. W. & Rubinoff, D. (2004). Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics*, 20(1), 47-55.
- Williams, P. H. & Gaston, K. J. (1994). Measuring more of biodiversity: Can higher taxon richness predict wholesale species richness? *Biological Conservation*, 67(3), 211-217.
- Wilson, E. O. (1985). The Biological Diversity Crisis. *Bioscience*, 35, 700-706.
- Winch, N. J. (1831). *Flora of Northumberland and Durham*. Newcastle: T. & J. Hodgson.
- Woodcock, B. A., Westbury, D. B., Potts, S. G., Harris, S. J., & Brown, V. K. (2005). Establishing field margins to promote beetle conservation in arable farms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 107(2-3), 255-266.
- Yahner, R. H. (2004). The Work of Taxonomy. *Conservation Biology*, 18(1), 6-7.
- Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., & Boulinier, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(8), 446-453.
- Yu, J. & Dobson, F. S. (2000). Seven forms of rarity in mammals. *Journal of Biogeography*, 27(1), 131-139.

VIII. ANNEXES

A. Protocole Vigie-Plantes

Ce document correspond à la version de protocole diffusé auprès de botanistes amateurs dans le cadre du réseau d'observatoires Vigie-Nature (<http://www2.mnhn.fr/vigie-nature/>), comportant des suivis d'espèces communes de groupes taxonomiques variés (oiseaux, chiroptères, lépidoptères, etc.). Le protocole proposé est inspiré de celui décrit au chapitre 2.

Mise en place de l'observatoire des plantes communes Vigie-Plantes

Jean-Claude ABADIE, Emmanuelle PORCHER et Nathalie MACHON
Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité,
Muséum National d'Histoire Naturelle

Le but de ce document est de présenter l'étude et de donner le protocole défini et corrigé après un test sur 40 mailles en Île-de-France en 2005.

I. Introduction :

Pourquoi s'intéresser à la flore commune ?

Les plantes occupent une place essentielle au sein des écosystèmes. Elles constituent souvent d'excellents indicateurs de l'état général des milieux naturels. Dans un contexte d'érosion de la biodiversité, il apparaît donc primordial de suivre la flore et ses changements. Au cours des dernières années, diverses actions ont été entreprises par les Conservatoires Botaniques Nationaux pour recenser et suivre la flore de France : inventaires floristiques, cartographie des habitats naturels, suivi d'espèces rares et menacées. L'ensemble de ces actions permet d'ores et déjà de disposer d'outils pour connaître et suivre la répartition la distribution de la plupart des espèces ou l'état de conservation des plantes rares et de leurs habitats.

Un outil supplémentaire demande aujourd'hui à être exploré ; le suivi de l'abondance des espèces de plantes communes. L'importance des espèces banales est souvent sous-estimée tant par la communauté scientifique que par le grand public. Un nombre croissant de programmes, à l'étranger (Common Plant Survey au Royaume-uni), ou sur d'autres groupes taxonomiques (Suivi Temporel des Oiseaux Communs en France), semblent pourtant montrer le rôle potentiel de ces espèces comme indicateurs des changements environnementaux.

Objectifs :

Le but de l'observatoire est de suivre l'évolution temporelle des principales espèces de plantes communes de France. A terme, cet outil pourrait aider à analyser l'impact de différents facteurs sur cette flore, et à répondre à plusieurs questions :

- Quel est l'état de notre flore commune, quelles espèces voient leur effectif diminuer ou augmenter ?
- Comment la flore commune réagit-elle aux différentes pressions d'origine humaines : artificialisation et fragmentation croissante des milieux, intensification ou déprise agricole ?
- Quel est l'impact des changements globaux sur ces espèces ?
- Notre flore commune est-elle victime, comme cela a déjà été observé chez d'autres groupes (Oiseaux, Lépidoptères), d'une homogénéisation croissante, autrement dit un déclin général des espèces spécialistes au profit de quelques espèces généralistes ?

La méthode adoptée ne visera pas à mettre en place un suivi exhaustif de l'ensemble de la flore du territoire, elle sera complémentaire d'autres actions déjà en place, tels que les inventaires floristiques menées par les Conservatoires Botaniques Nationaux.

La collecte de données utilisables sur les espèces communes nécessite la mise en place de suivis à large échelle et à long terme, ce qui requiert la participation du maximum d'observateurs.

Principe du protocole

L'observatoire est encore actuellement à l'état de projet. Nous proposons un premier protocole qui demande à être testé afin d'être amélioré. En voici le principe:

1. Une maille d'un kilomètre carré, tirée au sort, est attribuée à chaque observateur.

Le tirage au sort va conditionner la qualité du suivi. Il permet d'avoir des données représentatives du territoire, et de pouvoir les extrapoler aux secteurs non échantillonnés. Un choix des mailles par l'observateur pourrait conduire à réaliser les suivis dans des secteurs choisis pour leur intérêt botanique et ainsi donner une image biaisée de l'état de la flore commune et de son évolution. Afin de concilier impératifs statistiques et facilités de travail, les mailles pourront toutefois être tirées au sort dans un secteur proche du domicile d'un volontaire.

2. Le but est alors de localiser le plus précisément possible 8 zones, indiquées sur une carte remise à l'observateur.

La contrainte dans le choix des sites à inventorier, qui équivaut à un tirage au sort, tient, là encore, à des raisons d'ordre statistique. Il est indispensable que des inventaires soient réalisés de la sorte, afin de pouvoir suivre les variations d'abondances des espèces communes à large échelle.

3. Dans chacune de ces zones une placette permanente de 10m² est mise en place sur laquelle un inventaire le plus exhaustif possible est effectué en notant le recouvrement de chaque espèce.

Le protocole actuel privilégie une multitude de petites placettes plutôt qu'une seule zone d'inventaire plus grande pour au moins deux raisons :

- Le fait de multiplier les relevés permettra de récolter des informations sur l'abondance des espèces rencontrées, l'abondance d'une plante étant liée au nombre de relevés dans laquelle cette espèce sera présente.
- La taille relativement faible des placettes devrait faciliter la mise en évidence de variations dans l'abondance des espèces communes. Ainsi, la diminution des effectifs d'une espèce commune dans un secteur donné pourra passer inaperçue avec les méthodes d'inventaires habituellement employés. En effet, dans ce cas, la présence du taxon sera notée dans le secteur pendant de nombreuses années, jusqu'à sa disparition totale. Avec la méthode de surveillance du recouvrement de l'espèce dans des petites placettes, la diminution des effectifs de cette même espèce pourra être plus facilement mise en évidence. A l'inverse la plupart des espèces peu répandues ou rares ne seront pas échantillonnées correctement par ce dispositif. Elles pourront alors être suivies efficacement par les inventaires floristiques habituels, ce qui souligne la complémentarité des deux démarches.

4. Une fois ces placettes inventoriées, les participants sont libres de disposer jusqu'à 4 placettes supplémentaires dans la maille, où ils le désirent.

Nombre d'espèces relativement répandues, mais plus localisées, risquent d'être sous échantillonnées en tirant les placettes totalement au sort. La solution adoptée est de permettre à l'observateur de positionner lui-même de nouvelles placettes dans les milieux qu'il jugera les plus intéressants de la maille. Il sera alors possible de suivre dans le temps les variations d'abondances d'espèces plus localisées. A la différence des placettes tirées au sort, ces relevés ne pourront toutefois pas être utilisés pour extrapoler l'abondance des plantes communes à large échelle.

5. Chaque maille sera ainsi visitée au moins deux fois par an.

Le fait de revenir de manière répétée sur le même site permettra de tenir compte de la phénologie des différentes espèces y vivant. Il sera possible, en outre, de lever des doutes d'identification en revoyant une même plante à plusieurs reprises.

II. Protocole

Attribution d'une maille d'étude à un observateur

Chaque observateur pourra choisir sa région géographique d'inventaire, c'est-à-dire choisir un point autour duquel il estime pouvoir herboriser sans contraintes de temps ou d'accès. Une maille d'un kilomètre carré sera alors tirée au sort dans un rayon de 10 kilomètres autour de ce point. (Figure 1)

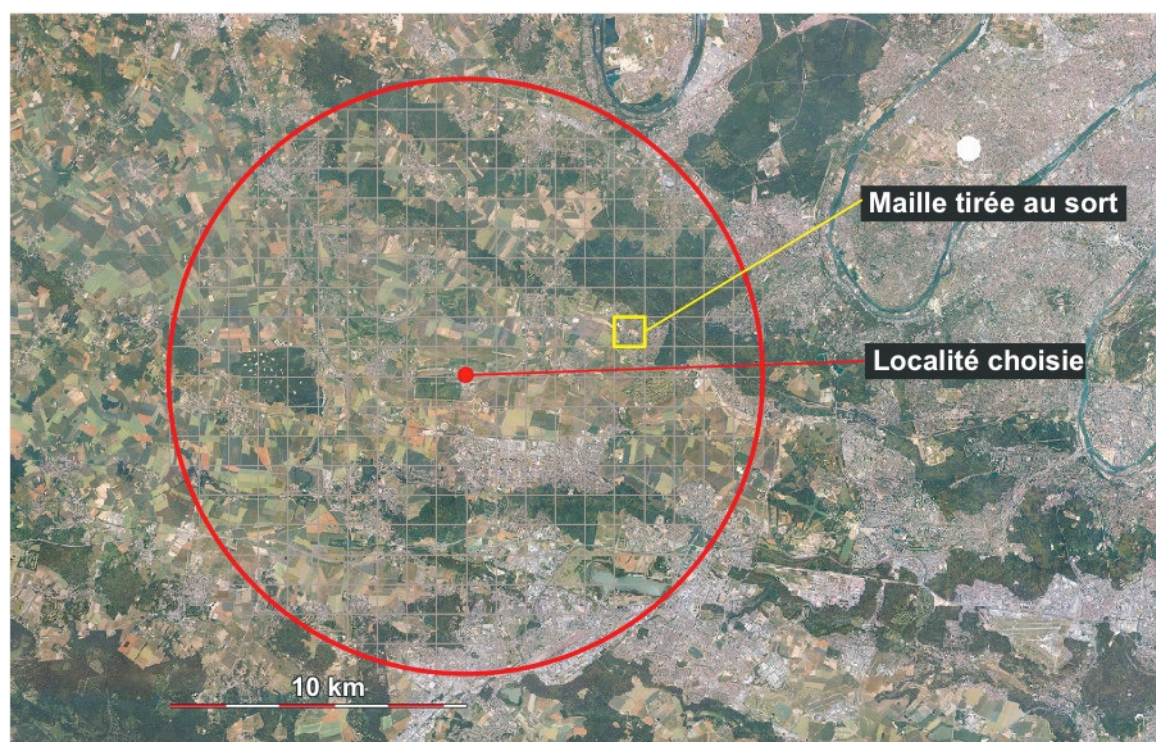


Figure 1 : Exemple de tirage au sort d'une maille en fonction de la localisation d'un observateur.

Echantillonnage de la maille

La maille d'un kilomètre carré est échantillonnée selon un dispositif systématique. Des placettes fixes sont disposées selon une configuration pré-établie (figure 2), l'ensemble constituant un échantillonnage de 8 placettes.

Une carte au 1 : 25 000 ou une photo aérienne de la maille sur laquelle figure l'emplacement des différents points à échantillonner est remise à l'observateur. Ce dernier va alors chercher à se rendre le plus près possible de chaque point afin d'effectuer ses inventaires.

Une fois ses 8 placettes inventoriées, l'observateur est libre de placer jusqu'à 4 placettes supplémentaires dans sa maille

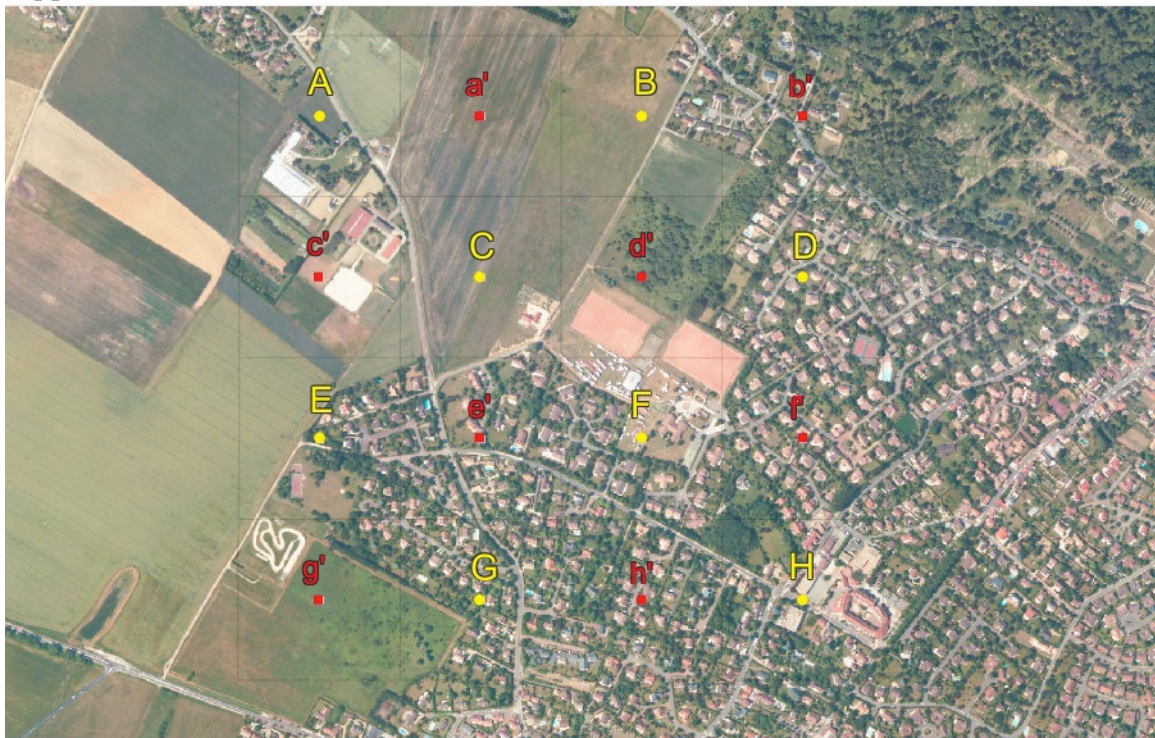


Figure 2 : Disposition des 8 placettes dans la maille. Chacune est indiquée par une lettre (en jaune) de A à H. Pour chaque point se trouve un point de rechange (indiqué en rouge) de a' à h'. Ces points serviront de substitution lorsque les principaux seront inaccessibles.

Inventaire des placettes

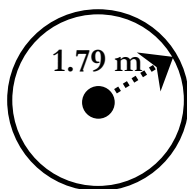


Figure 3 : Forme et dimension de la placette

La zone à inventorier est délimitée par une placette de forme circulaire, recouvrant 10 m² (figure 3). Dans la pratique cela revient à utiliser un piquet pour marquer le centre de la placette, et une corde d'environ 1.80 m pour repérer les limites de la zone d'échantillonnage.

Chaque placette sera étudiée en tenant compte de la stratification verticale de la végétation. Seront distinguées :

- La strate arborescente (**A**) : arbres de plus de 7m.
- La strate arbustive (**a**) : de 2 à 7m

- La strate herbacée **(H)** : inférieur à 2m
- La strate muscinale **(m)** : Aux vues des difficultés de détermination des bryophytes, cette strate ne sera prise en compte que par les observateurs qui le souhaitent.

Pour chaque strate, le recouvrement total sera estimé par un pourcentage. Seules les plantes ayant leur pied dans la placette seront prises en compte.

L'ensemble des espèces se trouvant dans la placette seront ensuite inventoriées pour chaque strate, des coefficients de recouvrement leur seront affectés selon l'échelle inspirée de Braun-Blanquet :

+ = plante isolée

1 = moins de 5 %

2 = de 5 à 25 %

3 = de 25 à 50 %

4 = de 50 à 75 %

5 = plus de 75 %

Positionnement des placettes

Afin de garantir la représentativité des données, il est important que l'observateur se rende aussi précisément que possible à l'endroit indiqué sur la carte. Quelques exceptions sont envisagées ; lorsque l'observateur manque de points de repères, ou n'a pas la possibilité de marquer l'emplacement de son relevé, ce dernier peut choisir de se placer à proximité d'un point de repère (arbre isolé, pancarte, rocher, etc.), à condition toutefois que la placette soit positionnée dans le même type de milieu que celui désigné par le point. Si par exemple un des points d'échantillonnage tombe dans une pelouse urbaine fortement dégradée, l'observateur est libre de se déplacer de plusieurs dizaines de mètres jusqu'à trouver un endroit facilement relocalisable dans cette pelouse. En revanche le fait de se déplacer, même sur une plus courte distance hors de cette pelouse pour aller échantillonner un milieu jugé plus intéressant, entraînerait un biais dans les données recueillies. Enfin, dans ce cas, il est souhaitable que la placette se trouve séparée d'au moins plusieurs mètres du point de repère afin d'éviter des effets dus à la présence de ce dernier (traitement au pied d'un panneaux, flore particulière au pied d'un arbre, etc.).

- *Cas des champs cultivés :*



Afin de pouvoir relocaliser plus facilement la placette et d'éviter de trop piétiner les cultures, les points se trouvant dans les parcelles agricoles devront être déplacés en périphérie du champs, à condition toutefois de se trouver à au moins 5m de la bordure comme indiqué sur la figure 3.

Figure 3 : exemple de relevé effectué dans une parcelle agricole

- *Points inaccessibles :*

Lorsque un point à échantillonner s'avère inaccessible (accès non autorisé par le propriétaire, toit, etc.) l'observateur utilisera un point de rechange (figure 2) prédéfini. Si l'accès à ce dernier est également impossible, aucun relevé n'est effectué et la donnée est considérée comme manquante.

- *Zones sans végétations :*

Il peut arriver que le point tombe sur une zone dévégétalisée (parking, etc.). Dans ce cas le relevé ne doit pas être déplacé, il est considéré comme nul (absence de plante).

- *Structures linéaires :*

Lorsque le point se situe sur un élément linéaire (route, rivière, haie, etc.) ou dans son voisinage immédiat, la placette sera positionnée systématiquement à cheval sur cet élément comme indiqué sur la figure 4.

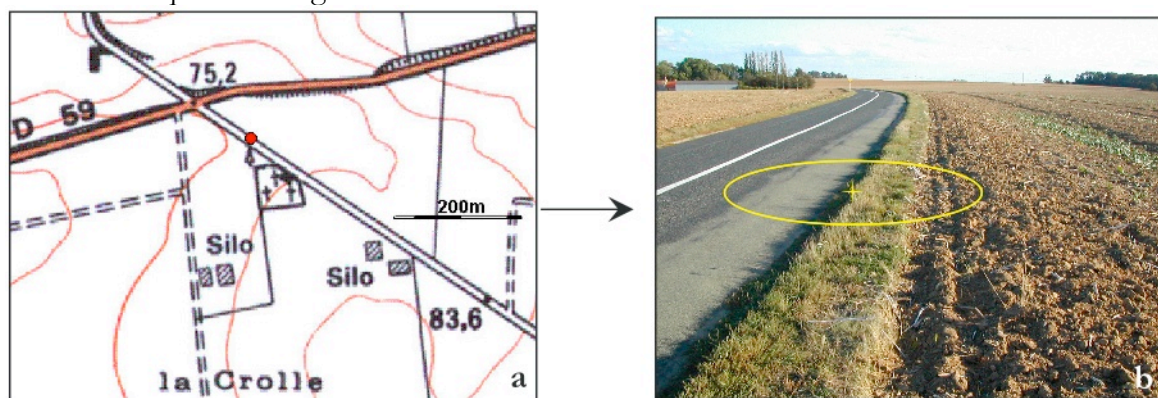


Figure 4 a et b : Un point peut tomber à proximité d'un élément linéaire (a). Dans ce cas l'emplacement du relevé est ambigu, ce qui peut changer considérablement la composition en espèce relevé. Ainsi selon l'interprétation de l'observateur la placette pourra se situer sur la route (relevé nul) ou sur la bordure (souvent riche en espèces). La solution à adopter dans ce cas de figure est de toujours positionner la placette à cheval sur le bord de la route (b). Ce cas de figure sera appliqué pour tout élément linéaire (rivière, haie, chemin, etc.)

Placettes supplémentaires

Jusqu'à 4 placettes supplémentaires peuvent être disposées dans la maille. Elles seront positionnées de préférence dans des milieux homogènes que l'observateur prendra soin de décrire.

Périodicité des relevées

Chaque maille devra être échantillonnée deux fois par an.

En Île-de-France les premiers relevés ont été effectués entre mai et juin, les seconds entre août et septembre. Un relevé plus précoce pourrait utilement être ajouté dans le cas des mailles à dominante forestière. Il sera demandé aux participants d'espacer leurs différents passages d'environ deux mois, et de conserver à peu près les mêmes dates d'une année à l'autre.

Chaque maille sera ensuite visitée tous les ans.

Pour que les campagnes de relevés soient comparables sur l'ensemble du territoire français, la question des dates à choisir n'est pas résolue. Peut-être faudrait-il choisir une espèce comme indicatrice et décider que sa floraison donne le départ de la campagne de relevé?

Cas des espèces de détermination délicate :

Les botanistes participant au programme devront viser l'exhaustivité dans l'identification des plantes de trouvant dans leurs placettes. Néanmoins, la détermination de certaines familles de plantes (Graminées, Carex, etc.) peut poser problème à certains botanistes amateurs. Dans ce cas il est préférable que l'observateur en reste à une détermination au niveau du genre (par exemple « *Carex sp* »), voir de la famille (par exemple « Graminée »), et signale toute donnée dont il n'est pas certain comme douteuse. Une donnée vague est en effet préférable à une donnée fausse.

Paramètres du milieu à relever :

Un certain nombre de variables devront être notées au cours du relevé : exposition, pente, degré d'anthropisation, et lorsque cela est possible nature de la roche mère et type de sol. L'utilisation du sol devra être renseigné avec précision ainsi que le type d'habitat selon une typologie simplifiée fournie à l'observateur (d'après CORINE BIOTOPE).

B. Liste des ouvrages utilisés pour la détermination des plantes

Ouvrages de déterminations :

FLORE DESCRIPTIVE ET ILLUSTRÉE DE LA FRANCE, DE LA CORSE ET DES
CONTRÉES LIMITROPHE ; vol. I, II et III ;

COSTE (L'abbé H.)

1906 ; 1852 p. ; Albert Blanchard, Paris

FLORE PRATIQUE ILLUSTRÉE DES CAREX DE FRANCE

DUHAMEL (Gérard)

1994 ; 174 p. ; Société nouvelle des éditions , Paris

QUATRE (LES) FLORES DE FRANCE - CORSE COMPRISE (GÉNÉRALE, ALPINE,
MÉDITERRANÉENNE)

FOURNIER (Paul)

1947 ; 1103 p. ; Éditions Lechevalier, Paris

FLORE DES CHAMPS CULTIVÉS

JAUZEIN (Philippe)

1995 ; 898 p. ; Institut National de la Recherche Agronomique, Paris

NOUVELLE FLORE DE LA BELGIQUE, DU GRANDE-DUCHÉ DE
LUXEMBOURG, DU NORD DE LA FRANCE

LAMBINON (Jacques) ; DE LANGHE (Joseph-Edgard) ; DELVOSALLE (Léon) ; et al.

1992 ; 1092 p. ; Éditions du Patrimoine du Jard, Meise

FOUGÈRES (LES) ET PLANTES ALLIÉES DE FRANCE ET D'EUROPE
OCCIDENTALE

PRELLI (Rémy) ; BOUDRIE (Michel), Collab.

2001 ; 432 p. ; Belin, Paris

FLORE FORESTIÈRE FRANCAISE, GUIDE ÉCOLOGIQUE ILLUSTRÉ : PLAINES
ET COLLINES ; 1

RAMEAU (Jean-Claude) ; MANSION (Dominique) ; DUMÉ (Gérard) ; et al.

1989 ; 1796 p. ; IDF, Paris

IX. Remerciements

Pour finir, voici donc la rubrique la plus paradoxale de la thèse ; souvent la plus lue alors même que c'est aussi la plus bâclée, car terminée au dernier moment. Mes remerciements ne dérogeront pas à la règle (sur le dernier point au moins), étant donnée l'heure plus que tardive à laquelle j'écris ces lignes. Pour corser le tout, j'ajouterai que cette petite rubrique *a priori* anodine peut vite s'avérer un casse-tête, dans la mesure où il est particulièrement difficile de s'extraire du schéma traditionnel des remerciements convenus, consistant à distribuer des brassées de « merci » à tout-va, selon une convention plus ou moins établie, comportant entre autre : (1) les remerciements de convenance, adressés à plein de gens très importants que l'on est quasi-obligé de remercier ; mélangés (dilués ?) avec (2) les remerciements authentiques, adressés aux gens qui vous ont vraiment aidé à faire votre thèse ; le tout enrobé dans (3) les remerciements à l'ensemble de vos amis, comprenant ceux que vous voyez tous les 36 du mois (et qui de toute façon ne liront jamais votre thèse), pour finir dans les cas les plus sévères par l'ensemble de votre famille, y compris votre vieille tante que vous voyez à peine et qui ne se rappelle jamais de ce que vous faites au juste dans la vie (« Ah, tu regarde les fleurs...mais comme métier en vrai tu fais quoi ? » vécu !)...

Afin d'éviter de tomber dans ce travers consistant à remercier tout le monde, c'est-à-dire finalement personne, je me contenterai donc de remercier un nombre limité de gens ayant *réellement* contribué d'une manière ou d'une autre à la réalisation de ce travail — étant donné que ce genre d'exercice m'expose forcément à oublier des noms, je préférerais ne citer personne directement, ce qui devrait permettre à tous les gens concernés de se reconnaître ; de mon côté, j'évite ainsi de froisser les gens omis involontairement... ou volontairement ! — si vous n'avez pas tout suivi, vous pouvez sauter le passage entre tirés, ça fonctionne quand même.

Pour commencer, je souhaiterais adresser mes vifs remerciements à celle par qui tout a commencé, c'est-à-dire ma chef. Ayant débarqué un beau jour au labo à la recherche d'un sujet de thèse alors que je travaillais sur une thématique franchement éloignée, elle m'a malgré tout fait confiance, ce qui m'a permis de me retrouver quelque mois plus tard avec cette thèse entre les mains. Je dois avouer que je n'ai pas eu à le regretter. En prime cela m'a permis d'hériter d'une directrice de thèse vraiment chouette, dont la bonne humeur et la gentillesse ne sont plus à prouver au sein du labo.

Une des caractéristiques des chefs (même les meilleures), c'est aussi d'être très occupé(e)s. C'est pourquoi derrière chaque thèse se trouve au moins un encadrant officieux, qui est là pour résoudre à peu près tous les problèmes techniques et scientifiques — ô combien nombreux — auxquels est confronté tout thésard. J'avoue que pour ma part je suis aussi très bien tombé de ce côté là, je tiens donc à adresser mes remerciements les plus sincères à ma chef-officieuse, pour son aide inestimable (stat, anglais, saisie de donnée, relectures diverses et j'en passe), qui montre au passage qu'on peut faire de la vraie recherche tout en restant humaine et accessible, ce qui n'est pas rien.

Dans le trio de tête de mes remerciements, j'aimerais remercier également une collègue thésarde que j'ai eu l'occasion de côtoyer depuis le tout début de ma thèse et qui m'aura souvent été d'une grande aide par ses multiples conseils. En lui souhaitant le meilleur pour l'avenir, à elle et à son chardon.

Pour rester dans les gens ayant joué un rôle direct dans ce projet, merci à ma sympathique collègue à l'accent marseillo-qubécois (ça ne s'invente pas) de m'avoir tenu compagnie un certain nombre de dimanches au labo, tout en dissertant sur l'ontologie du chocolat.

Merci également à mon autre collègue marseillaise (du bureau d'à côté) pour son aide précieuse dans la saisie des données, son coup de main dans les relectures, et également pour ses conseils feng-shui et diététiques (après la thèse j'adopte une vie saine, promis... enfin quand j'aurais fait un post-doc...je veux dire on verra ensuite...peut-être...).

Et puis comment ne pas remercier l'ensemble des étudiants que j'ai eu l'occasion de côtoyer durant une partie de ma thèse ? L'ambiance de travail étant un élément essentiel à la santé mentale du thésard, je peux dire de façon certaine que tous ont joué un rôle — même indirect — dans l'élaboration de ce manuscrit. Merci à ma voisine de table pour ses aphorismes, maximes et sentences dont la sagesse illumine la salle des étudiants, à ma voisine de derrière pour ses crises de fous rires et d'hystérie (je dois avouer qu'elle se laisse parfois entraîner), à ma voisine de dessous pour ses interrogations métaphysiques diverses et ses visites matinales, à mes voisines de la pièce d'à côté pour leurs pétages de plombs salvateurs.

Une dédicace particulière à mon ex-voisine d'ex-bureau, partie depuis vers de nouveaux horizons, qui m'aura permis à un moment critique de dépasser le stade des 3 lignes dans la rédaction de ma thèse !

À ce stade, le lecteur n'aura pas manqué de remarquer un certain déséquilibre dans le sex-ratio de mes remerciements ; ce n'est pas de ma faute, il y a juste plus de femmes qui bossent sur les plantes (et c'est très bien comme ça, ma foi...). Toutefois, afin qu'on ne m'accuse pas de sexisme envers la gent masculine, je remercie mon seul collègue de bureau masculin, qui contribue par ailleurs largement à la bonne ambiance de ces lieux.

Je remercie également les collègues que j'ai pu côtoyer un bout de temps au conservatoire botanique, en particulier les botanistes qui n'ont pas hésité à m'aider quand je m'arrachais les cheveux sur certaines déterminations.

En parlant de botanistes, merci à mon collègue (chevelu) Toulousain et à mon ami théinomane de phanéro ; partager un thé avec eux aura toujours eu un côté thérapeutique. Et merci bien sûr à mon autre ami chevelu — non-botaniste, mais personne n'est parfait — pour les hectolitres de café ingérés ensemble en dissertant sur le sens de la vie et de la thèse.

Et puis, malgré mes sarcasmes de début de rubrique, je tiens quand même à remercier ma famille proche, qui bien que restant dubitative quant à l'intérêt de l'étude de l'homogénéisation des communautés dans le cadre de mon avenir professionnel, a toujours su se comporter en soutien discret et efficace et me pardonner mes disparitions de circulation récurrentes.

Résumé : En raison de leur forte abondance, les espèces communes constituent la majeure partie de la biomasse des écosystèmes, et sont responsables de la plupart des services rendus par ces derniers. En dépit de cette importance, peu d'études ont pourtant été consacrées spécifiquement aux espèces de plantes communes, notamment du fait du manque de données. Au cours de cette thèse, nous avons cherché d'une part à quantifier les variations d'abondance de ces espèces et d'autre part à comprendre quels étaient les mécanismes responsables de ces variations. Pour cela nous nous sommes intéressés aux espèces de plantes les plus communes d'un territoire fortement marqué par l'occupation humaine : la région parisienne.

La collecte des données est une étape cruciale de toute étude sur la biodiversité ; la première partie du manuscrit aborde donc des protocoles qui pourraient être mis en œuvre pour récolter des informations à large échelle, en discutant les biais et les sources de variabilité auxquels sont exposés la plupart des inventaires et suivis de biodiversité. Nous nous sommes notamment interrogés sur la pertinence des méthodes d'évaluation rapide de la biodiversité. Certaines de ces méthodes, connues sous le nom de parataxonomie, se proposent de contourner la pénurie de savoirs naturalistes en dressant des inventaires à l'aide de morphotypes. Au cours de tests de terrain, nous montrons que ce type de méthodes — d'ores et déjà employées pour évaluer la biodiversité dans nombre d'études — ne peuvent être considérées comme un outil de suivi satisfaisant, en raison de leur manque de robustesse, ainsi que de leur faible efficacité à détecter des changements de composition spécifique au sein des communautés.

À partir de données récoltées selon un protocole standardisé, nous nous intéressons ensuite dans une seconde partie à l'influence des différentes pressions humaines sur les variations d'abondance de la flore commune. Nous montrons qu'il se produit une homogénéisation taxonomique des communautés de plantes communes en réponse à la fragmentation induite par l'occupation humaine et l'artificialisation du territoire d'étude. Ce phénomène est également abordé sous son aspect fonctionnel, ce qui permet de constater que les paysages les plus fragmentés semblent favoriser les communautés d'espèces les plus généralistes. Enfin, en nous intéressant à l'impact de différentes pratiques culturales sur la diversité des espèces de plantes communes à l'échelle de parcelles agricoles, nous montrons l'effet bénéfique de certaines pratiques, telle que l'agriculture biologique, sur ces communautés.

L'ensemble de ces résultats nous montre que, lorsque l'on dispose des méthodes de suivi appropriées, il est possible de mettre en évidence un effet des actions humaines sur la flore commune. Dans un contexte de crise de la biodiversité, les plantes communes apparaissent ainsi comme un indicateur de biodiversité prometteur, aux côtés d'autres groupes taxonomiques et d'espèces plus rares.

Mots clés : agriculture, artificialisation, biais d'échantillonnage, espèces communes, fragmentation du paysage, homogénéisation biotique, parataxonomie, spécialisation, suivis de biodiversité.

Title: The unreserved matrix facing human threats: a case study on common wild flora. Monitoring methods and assessment of human impacts.

Abstract: Due to their high abundance, common species form much of ecosystem biomass and service provision. Despite this, only few studies have been specifically dedicated to common plant species, partly due to a lack of data. Here we describe the variation in abundance of common plant species and investigate the mechanisms involved, in a highly human impacted area: the Parisian region.

Data collection is a crucial step of all biodiversity studies; the first part of this thesis describes protocols that could be implemented to collect data at large scales, and discuss sampling bias and variability sources that can affect biodiversity inventory and monitoring. We particularly focus on the efficiency of rapid biodiversity assessment methods. Some of these methods, also known as parataxonomy, are designed to overcome the taxonomic impediment, using morphotypes as a surrogate for species to evaluate biodiversity. We implemented fieldwork experiments, which allowed us to demonstrate the weakness of such method in biodiversity monitoring due to a chronic lack of robustness and inability to detect changes in species composition among communities.

In a second part, we used monitoring data to investigate the relationship between human threats and the variation in abundance of common plant species. We first demonstrate a taxonomic biotic homogenization of common plant species assemblage in response to the landscape fragmentation induced by human occupancy and artificialization in the study area. We also show that the most fragmented landscapes support the most generalist species assemblages, which can be interpreted as a functional biotic homogenization phenomenon. Finally, we study the impact of farming practices on common plant diversity at the field scale. We observe a positive effect of some practices, such as organic farming.

Our results show that, using an appropriate sampling scheme, it is possible to detect an effect of human threats on common plant species. This leads us to discuss the use of common plant species as biodiversity indicators.

Keywords: agriculture, artificialization, biodiversity monitoring, biotic homogenization, common species, landscape fragmentation, parataxonomy, sampling bias, specialization