UNIVERSITÉ DE LORRAINE

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

Thèse

présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université de Lorraine

Spécialité : Écotoxicologie, Biodiversité, Écosystèmes

par **Maxime BURST**

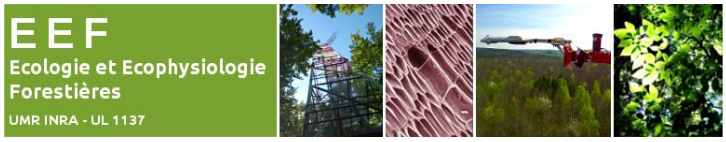
Les communautés végétales des interfaces forêt-prairie et leur environnement face aux cas d'afforestation et de déforestation

---

soutenue publiquement le **4 Juillet 2017**

Membres du Jury :

Marie-Laure NAVAS, Professeur, Montpellier SupAgro	Rapporteur
Marc DECONCHAT, Directeur de recherche, INRA Toulouse	Rapporteur
Sophie GACHET, MdC, Université Aix-Marseille	Examinateur
Sylvain PLANTUREUX, Professeur, Université de Lorraine	Examinateur
Sandrine CHAUCHARD, MdC, Université de Lorraine	Co-directeur de thèse
Bernard AMIAUD, Professeur, Université de Lorraine	Directeur de thèse



UMR Écologie et Écophysiologie Forestières - Campus des Aiguillettes - B.P. 70239 - 54506 - VANDOEUVRE Cedex - France

Remerciements

Avant toutes choses, je remercie grandement Bernard Amiaud et Sandrine Chauchard d'avoir initié ce sujet de thèse et d'avoir pris le risque de le confier à un parfait inconnu. J'espère que le présent manuscrit de thèse, ainsi que les articles qu'il contient sauront honorer leur confiance. Je tiens à saluer ici leur grande disponibilité, leur bienveillance et leurs bons conseils dispensés tout au long de cette thèse. Je les remercie aussi pour l'autonomie dont j'ai pu bénéficier au quotidien et de m'avoir laissé de grandes latitudes de recherche. Enfin, je les remercie tous deux pour leurs relectures du présent manuscrit et d'avoir jusqu'au bout œuvré à en améliorer la qualité.

Un grand merci à Jean-luc Dupouey, troisième encadrant de cette thèse, pour l'intérêt qu'il a su porter à mes recherches. Je le remercie vivement pour sa disponibilité, sa bienveillance et tous les bons conseils qu'il a su également me dispenser. Je salue ici un chercheur passionné et passionnant, mais aussi sa rigueur, laquelle a permis bien souvent de "dénicher le diable dans les détails".

Je remercie ici les membres du jury de thèse, tout d'abord Marie-Laure Navas et Marc Deconchat d'avoir accepté de juger ces travaux de thèse en qualité de rapporteurs, ainsi que Sophie Gachet et Sylvain Plantureux d'avoir également accepté d'évaluer ces travaux. A eux, avant je l'espère d'autres, je souhaite bonne lecture du présent manuscrit !

Je remercie aussi les personnes ayant participé à mes comités de thèse, Laurent Bergès, Olivier Chabrerie, Olivier Nourrigeon et Marc Benoît, pour leurs conseils avisés et pour la qualité des échanges que nous avons eu. Je remercie particulièrement Laurent pour son implication dans mes travaux et plus largement dans le champ de l'écologie historique.

Je remercie l'ensemble de l'équipe Phyto, sans qui cette thèse n'aurait pas été aussi plaisante. Un grand merci à (dans le désordre) : Nathalie, Cathy, Stéphane, Vincent, Pierre, Joseph, François, Bebehr, Erwin, Cyrielle, Louis-Michel, Lu, Fafu, Thierry, ainsi que ceux qui y ont fait un passage. Un grand merci à Pierre, Bebehr, Joseph et Erwin pour leur appui sur le terrain et pour la bonne humeur qui a régné pendant les relevés floristiques et pédologiques. A un de ces quatre pour un pique-nique de Noël ou un bois du Lu d'anthologie !

Un grand merci également aux nombreux stagiaires impliqués dans la récolte de données, chronologiquement : Guillaume, Flavien, Eva, Lise, Nina, Tiphaine, Ismaël et Louis. En espérant qu'elles et ils aient toutes et tous apprécié les moments passés ensemble, notamment hors des sentiers battus du Parc Naturel Régional de Lorraine, et que cela ait pu leur donner l'envie de continuer leur parcours dans la recherche.

Je remercie chaleureusement tous les membres du laboratoire d'écologie et d'écophysiologie forestières (EEF), future unité SILVA. Que ce soit à l'INRA ou à la fac, il fait bon travailler parmi vous. Mention spéciale à mes voisines et voisins de bureau de la fac, Caroline, Dorine, Dominique, Daniel, Pierrick, Yves, Marie-No, Joëlle, Dany, Anthony, Mireille, Jean-Claude,

Abdelhak, Cathy, Lysiane, Emilie, Stéphane, Jean-charles (que ceux que j'oublie en cette fin de thèse me pardonne) ! Merci pour la bonne ambiance en salle café, pour les repas de fête en commun (merci comité des fêtes !) et pour les sorties détente.

Merci à Nicolas, mon collègue doctorant de la fac, sans qui parfois cette dernière année aurait été moins drôle. Merci à toi de venir boire des pintes et refaire le monde *afterwork* ! Merci aux autres doctorants et post-doctorants actuels et passés, Alex, Laura, Yoran, Cécilia, Pac, Théo, Vivianne, Nicha, Maxime, Clara, Estelle, Emeline, Rémi, Juliette (j'en ai forcément oublié aussi, désolé !). Merci pour les soirées, les sorties et la découverte des spécialités culinaires de chacune et chacun.

Merci aux autres, ceux que j'ai la chance de côtoyer à Nancy (dit les "grô" en bon lorrain), et notamment à Camille, Félix, Aline, ainsi qu'aux trublions de Phi Sciences et aux autres que j'oublie, notamment pour les bonnes bières et les bons concerts. Merci aux anciens que je vois moins (reconnaissez-vous), mais avec qui les moments passés sont toujours inoubliables !

Merci à tous les amoureux de la botanique, ceux que j'ai côtoyé anciennement au CBNM ou que je côtoie actuellement à Floraine, à la Société Botanique d'Alsace ou au pôle lorrain du futur CBN Nord-Est. Merci aussi aux enseignants et chercheurs qui m'ont donné le goût pour la recherche, et particulièrement à Bruno Hérault !

Enfin, merci à mes parents de toujours m'avoir soutenu dans mes choix et à qui je dédie cette thèse !

Hop là, jetzt geht's los, bonne lecture à tous !

Maxime

Table des matières

Introduction et contexte.....2

Introduction générale.....3

1. Structure et dynamique des écosystèmes.....5
1.1. Les gradients entre écosystèmes.....5
1.1.1. Les paysages : une mosaïque d'écosystèmes.....5
1.1.2. Origine des gradients.....5
1.1.3. Gradients spatiaux.....6
1.1.4. Gradients temporels.....7
1.1.5. Liens entre gradients spatiaux et temporels.....9
1.2. Les communautés végétales.....12
1.2.1. Qu'est-ce qu'une communauté végétale ?.....12
1.2.2. Théories d'assemblage des communautés.....13
1.2.3. Les communautés végétales : un équilibre dynamique.....14
1.2.4. Le concept de communauté intégrée.....16
1.3. Approche fonctionnelle des communautés végétales.....19
1.3.1. Les traits de vie des espèces.....19
1.3.2. Filtrage des espèces par les traits.....20
1.3.3. Stratégies, types fonctionnels et préférences écologiques des espèces.....22

2. Les interfaces forêt-prairie.....24
2.1. Caractéristiques et concepts-clés.....24
2.1.1. De forts contrastes environnementaux et biotiques entre habitats.....24
2.1.2. Zones de transition : un terminologie ambigüe.....24
2.1.3. Interfaces anthropogéniques : des lisières plus ou moins contraintes.....25
2.2. Effet lisière.....26
2.2.1. Définition de l'effet lisière.....26
2.2.2. Métriques et formes de réponses théoriques.....26
2.2.3. Facteurs structurant l'effet lisière.....26
2.2.4. Facteurs modulant l'effet lisière.....28
2.3. Effet histoire.....30
2.3.1 Définition de l'effet histoire.....30
2.3.2. Les changements d'occupation du sol au cours des siècles.....30
2.3.3. Le déplacement des lisières au cours du temps.....32
2.3.4. Instabilité des lisières et héritage du passé.....34

3. Dette d'extinction et crédit de colonisation.....37
3.1. Définition et émergence des concepts.....37
3.2. Perte et fragmentation des habitats.....37
3.3. Modification de la qualité environnementale des habitats.....40
3.3.1. Changement de régime de perturbations.....40
3.3.2. Changement climatique.....40
3.3.3. Changement d'occupation du sol.....41
3.4. De quelle manière étudier la dette d'extinction et le crédit de colonisation ?.....41
3.5. Dette d'extinction et crédit de colonisation : une chance pour la conservation ?.....43

4. Problématiques, objectifs et organisation de la thèse.....45
4.1. Problématiques.....45
4.2. Objectifs et organisation de la thèse.....46

Zone d'étude.....50

1. Présentation (Parc Naturel Régional de Lorraine).....51

2. Contexte environnemental.....51
2.1. Géologie et topographie.....51
2.2. Sols.....53
2.3. Climat.....53

3. Contexte paysager.....54
3.1. Eléments cadres.....54
3.2. Occupation du sol.....54
3.3. Distribution topographique des forêts, prairies et cultures.....57

4. Flore et végétation.....59
4.1. Forêts.....59
4.2. Prairies.....60
4.3. Lisières.....60

Méthodologie générale.....62

1. Sélection des interfaces forêt-prairie (sites d'étude).....63

2. Design d'étude.....65

3. Données spatiales, temporelles et environnementales (table R).....;67
3.1. Données spatiales.....67
3.2. Données temporelles.....67
3.3. Données environnementales.....67
3.3.1. Propriétés de sols.....67
3.3.2. Intensité lumineuse.....68

4. Données floristiques (table L).....68

5**. Données individus, espèces et communautés (tables Qi, Qe, Qc).....69**
5.1. Valeurs bio-indicatrices.....69
5.2. Traits fonctionnels.....69
5.2.1. Traits aériens.....69
5.2.2. Traits racinaires.....70

6. Analyses de données.....71
6.1. Identification des pools locaux (espèces spécialistes et généralistes).....71
6.2. Tables de données.....72
6.3. Modèles.....73

Chapitre 1 (environnement).....76

En bref.....77

Article 1. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change.....78
Introduction.....79
Materials & Methods.....81
Results.....85
Discussion.....91
References.....95
Supporting information.....99

Complément au chapitre 1. Intensité lumineuse et recouvrement des strates arborée, arbustive et herbacée.....112
Introduction.....113
Analyses.....114
Résultats.....115
Discussion.....119

Chapitre 2 (flore).....122

En bref.....123

Article 2. Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest-grassland interface.....124
Introduction.....126
Materials & Methods.....127
Results.....131
Discussion.....136
References.....139
Supporting information.....143

Complément au chapitre 2. Liens entre pools d'espèces spatiaux et pools d'espèces temporels.....152
Introduction.....153
Analyses.....154
Résultats.....155
Discussion.....157

Chapitre 3 (traits).....160

En bref.....161

Article 3. Can the functional traits be markers of extinction debt and colonization credit in plant communities after land-use change.....162

Introduction.....164
Materials & Methods.....166
Results.....170
Discussion.....174
References.....178
Supporting information.....183

Discussion générale.....188

Première partie. Assemblage des communautés végétales aux interfaces forêt-prairie : des filtres environnementaux aux patrons de distribution des espèces.....189
1. Propriétés environnementales des forêts et prairies : entre conditions préexistantes et conditions induites par l'habitat.....190
2. Effet lisière : gradients environnementaux et transgression asymétrique des espèces.....191
3. Effet histoire : rémanence ou changement des conditions environnementales et leur influence sur la dette d'extinction/crédit de colonisation des espèces.....198
4. Effet lisière et effet histoire : influences relatives et liens espace-temps entre forêts et prairies.....202

Deuxième partie. Distribution des espèces au sein des interfaces forêt-prairie et interaction entre effet lisière et effet histoire : quels enseignements ?.....207
1. Les lisières des interfaces forêt-prairie : un refuge pour la biodiversité végétale ?.....208
2. Faut-il revoir les pools d'espèces associés aux habitats à la lumière des perturbations passées ?.....211
3. Quels critères permettent de définir objectivement une dette d'extinction et/ou un crédit de colonisation ?.....212
4. Quels enseignements pour la mise en place des trames vertes ?.....214

Références.....216

Annexes.....240

Index des figures.....248
Index des tableaux.....251

Introduction et contexte

Introduction générale

En France, et dans une majeure partie de l'Europe, la mosaïque paysagère est actuellement dominée (94% du territoire national) par des surfaces de forêts, de prairies, pelouses ou landes et de cultures, correspondant à ce que les gallo-romains appelaient déjà il y a 2000 ans "*sylva*, *saltus* et *ager*" (Blondel 2006). Bien avant la période gallo-romaine, et avant même les premiers défrichements du néolithique, existait déjà une mosaïque de milieux fermés (forêts) et de milieux ouverts (steppes, chaumes, *etc*...) entretenue par la mégafaune du quaternaire jusqu'à l'Holocène (Johnson 2009). La coexistence depuis plusieurs millénaires de ces occupations du sol a permis la structuration de pools d'espèces qui leur sont propres, mais également de pools d'espèces pouvant être retrouvées au sein de plusieurs habitats (Taylor et al. 1990; Van Tienderen 1991; Lososová et al. 2015).

Cependant, cette mosaïque paysagère, perpétuée par l'Homme au cours des derniers millénaires, n'est pas restée figée dans le temps. Selon les époques, maladies, guerres, famines ou exodes ruraux ont relâché la mainmise humaine sur la distribution des occupations du sol au sein des territoires (Mather et al. 1999). Quel que soit le climat - boréal, tempéré ou méditerranéen - l'arrêt des perturbations anthropiques s'est traduit le plus souvent par un retour aux stades forestiers au détriment des milieux ouverts. Au contraire, à la faveur de temps plus cléments, l'accroissement démographique des populations humaines, notamment au sein des campagnes, a contribué à l'ouverture et/ou à la réouverture des milieux forestiers. Ces changements d'occupation du sol passés ont laissé des traces au sein des habitats actuels, qu'elles soient antiques (Dupouey, Dambrine, et al. 2002; Dambrine et al. 2007) ou plus récentes (Koerner et al. 1997; Flinn & Vellend 2005; Flinn & Marks 2007).

Les premières traces de ces changements d'occupation passés, les plus évidentes, sont archéologiques, avec notamment des traces de mobilier ancien (céramiques, poteries, monnaies, restes ostéologiques,...) au sein des forêts, prairies et cultures actuelles (Balée 2002; Foster et al. 2003). Cependant, les écologues sont également capables de reconnaître des traces environnementales, notamment la modification ancienne et parfois irrémédiable des propriétés physico-chimiques des sols (Goovaerts et al. 1990; Dupouey, Dambrine, et al. 2002). Ces traces nous aident aujourd'hui à redessiner les limites des parcellaires agricoles anciens, même en l'absence de champs murés et de tas d'épierrement. D'autres traces environnementales, souvent plus subtiles que les précédentes, relèvent de différences de composition floristique au sein des communautés végétales, qu'elles soient en lien ou non avec les conditions environnementales. (Rackham 1971; Peterken 1974; Koerner et al. 1997; Sciama et al. 2009).

Dès la seconde moitié du XIXème siècle (Mather et al. 1999), de nombreux changements d'occupation du sol, notamment l'afforestation d'anciennes cultures, ont suivi la révolution industrielle en France et en Europe en raison d'un important exode rural. A partir des années 1960, ces changements d'occupation des sols se sont accélérés (Foley et al. 2005) en raison d'un nouvel exode rural résultant du déclin de l'agriculture traditionnelle. Par ailleurs, depuis les années 1970, la mécanisation et le contexte économique sont responsables d'un

retournement accru des prairies, notamment pour la culture des céréales et des oléagineux (Huyghe 2009; Peyraud et al. 2012). Face à ce contexte d'instabilité croissante des occupations de sol et des habitats qui y sont rattachés, les pools d'espèces spécialistes, notamment le pool d'espèces spécialistes de prairies, sont mis à mal (Didham et al. 2007). La multiplication des habitats récents au détriment des surfaces d'habitats anciens, favorise les espèces généralistes au risque d'une homogénéisation de la diversité floristique au sein de la mosaïque paysagère (McKinney & Lockwood 1999; Clavel et al. 2011).

Au sein des communautés végétales, les changements passés d'occupation du sol peuvent se traduire par une dette d'extinction, c'est-à-dire la persistance d'espèces qui auraient normalement dû disparaitre (Tilman et al. 1994) , ou par un crédit de colonisation, c'est-à-dire une absence d'espèces normalement attendues au sein d'un habitat (Hanski 2000; Jackson & Sax 2010). Les espèces en dette d'extinction sont généralement héritées du pool d'espèces spécialistes de l'habitat antérieur, tandis que celles en crédit de colonisation appartiennent au pool d'espèce spécialiste de l'habitat actuel. La pérennité de ces artéfacts floristiques dépend alors (i) de la pérennité des conditions environnementales auxquelles répondent ces espèces et/ou (ii) de la fréquence des évènements favorables à leur colonisation ou à leur extinction.

Face aux changements d'occupation des sols, l'étude des gradients environnementaux et biotiques, spatiaux et temporels, pourrait permettre de mieux connaître les effets de la modification des conditions environnementales au sein des écosystèmes et d'identifier les espèces les plus vulnérables aux extinctions. Par le passé, de nombreuses études ont utilisé la technique de la substitution temps-espace afin d'étudier les successions végétales sur un temps relativement long, allant de plusieurs décennies à plusieurs siècles (Pickett 1989). Dans cette thèse, nous pensons que l'étude de l'assemblage des communautés végétales et des traits de vie des espèces au sein d'habitats fortement contrastés, tels que les forêts et les prairies, et dans différentes configurations de stabilité et instabilité environnementales, devrait permettre de mieux connaître les capacités de dispersion, d'établissement et de persistance des espèces au sein et entre habitats et au niveau de la mosaïque paysagère. Inspiré par les études de substitution temps-espace, nous pensons que les interfaces forêt-prairie constituent un objet d'étude particulièrement intéressant pour l'étude conjointe des gradients spatiaux et temporels, notamment dans les cas courant de déforestation et d'afforestation.

1. Structure et dynamique des écosystèmes

1.1. Les gradients entre écosystèmes

1.1.1. Les paysages : une mosaïque d'écosystèmes

Au sein d'un territoire donné, toute surface de végétation délimitée et relativement homogène forme une communauté végétale, quelle que soit sa taille (Whittaker 1967). Au sein des communautés végétales, la somme des facteurs environnementaux affectant les espèces forme leur complexe environnemental (Billings 1952). Les communautés végétales et leurs complexes environnementaux font partie de systèmes plus larges, lesquels regroupent les communautés de divers organismes (plantes, animaux, bactéries, champignons...) et leurs interactions sous le terme de biocénose, et leurs complexes environnementaux sous le terme de biotope. Ce système ouvert associant biocénose et biotope forme un écosystème (Tansley 1935). Au sein des paysages européens, majoritairement anthropogéniques, les écosystèmes forment le plus souvent une mosaïque d'habitats résultant de choix anciens ou plus récents des occupations du sol par l'Homme (Forman 2014). Cette mosaïque est constituée de patchs d'habitats (Forman & Godron 1981), lesquels sont pour la plupart en interrelation les uns avec les autres et possèdent des limites plus ou moins nettes. Par conséquent, entre ces patchs d'habitats peuvent se mettre en place des gradients environnementaux et biotiques plus ou moins contrastés, dus aux flux d'énergie et de matière entre habitats (Strayer et al. 2003).

1.1.2. Origine des gradients

En Europe, hormis quelque rares zones défavorables à l'installation des ligneux, par exemple au-dessus des limites forestières altitudinales appelées "*alpine treelines*" (Körner 2012), ou au-delà de limites forestières climatiques (précipitations annuelles trop faibles) comme au sein des steppes d'Europe centrale (Myster 2012), les sols étaient encore principalement recouverts de forêts il y a 2000 ans. A cette époque, au nord-ouest de l'Europe, l'étendue des forêts était telle que Jules César relata, dans ses commentaires sur la Guerre des Gaules, le désarroi de ses légions face à des forêts devenant si peu pénétrables vers le nord qu'elles freinèrent la progression de ses troupes. Or, ce qui était inconnu à l'époque de César, c'est qu'au sein du bassin méditerranéen, siège de l'empire Romain, des étendues de forêts physionomiquement aussi denses que celles plus au nord avaient existé par le passé, et ce avant un fort accroissement démographique ayant entrainé un déboisement progressif depuis le néolithique (Blondel 2006). Depuis la fin du Würm, dernier âge glaciaire il y a environ 10 000 ans, la forêt a en effet progressé en Europe du bassin méditerranéen jusqu'aux zones boréales actuelles, formant au nord un continuum spatial avec des milieux plus ouverts entre taïgas forestières et toundras herbacées, muscinales et lichéneuses. La majeure partie du continent européen était alors couvert de forêts dites climaciques, c'est-à-dire de forêts à un stade âgé de la succession végétale, le climax (Clements 1936). Aujourd'hui, comme à l'époque romaine, mis à part les limites forestières altitudinales et climatiques, la majeure partie des limites entre forêts et milieux ouverts (forêts, prairies, pelouses...) sont issues de

l'ouverture des forêts par l'Homme, voire dans quelques cas, du maintien d'anciennes ouvertures héritées de la mégafaune du quaternaire (Johnson 2009). Ces ouvertures forestières reproduisent alors, à échelles locales, des gradients entre forêts et milieux ouverts comparables à ceux que l'on peut trouver à grande échelle en s'élevant en altitude ou en latitude (Whittaker 1975).

1.1.3. Gradients spatiaux

Selon leur origine, les gradients spatiaux de végétation peuvent être soit la conséquence, soit la source de gradients environnementaux. Dans le cas des limites forestières naturelles, altitudinales ou climatiques, ce sont les conditions environnementales climatiques qui sont responsables du gradient de végétation allant des forêts aux milieux ouverts (Körner 2012; Myster 2012). A l'inverse, dans le cas des limites forestières anthropogéniques, c'est-à-dire celles issues de et/ou maintenues par l'action de l'Homme, ce sont les formations végétales et les pratiques agricoles qui sont majoritairement responsables des gradients environnementaux observés (Schmidt et al. 2017).

Parmi les facteurs responsables des gradients environnementaux au sein des lisières anthropogéniques, nous trouvons trois facteurs principaux, (i) la stratification verticale de la végétation (Cadenasso et al. 2003), (ii) les interactions des plantes avec le sol "*plant-soil feedback*" (Van Breemen 1998; Ehrenfeld et al. 2005), et (iii) les pratiques de gestion agricole (Vanpeene Bruhier 1998; Dutoit et al. 2007). En premier lieu, la **stratification verticale** des forêts - c'est-à-dire l'existence de plusieurs strates, notamment arborée, arbustive, puis herbacée - filtre plus fortement la lumière pénétrant la canopée, que celle arrivant sur les prairies, pelouses ou cultures. Les différentes strates verticales en forêt jouent également l'effet d'un tampon thermique, retenant l'humidité atmosphérique et limitant la vitesse des vents par rapport aux milieux ouverts (Schmidt et al. 2017). Concernant l'**influence de la végétation sur les propriétés des sols**, il a été montré qu'en raison de sa plus lente décomposition, l'abondante litière forestière peut induire une acidification des sols forestiers par rapport aux sols de milieux ouverts (Glatzel 1991; Jobbágy & Jackson 2003). De plus, entre autres exemples, les racines profondes des arbres et arbustes ont tendance à limiter les remontées de nappes phréatiques au sein des forêts, ce qui rend les sols forestiers moins hydromorphes (Jobbágy & Jackson 2004; Nosetto et al. 2005). A ces facteurs induits par la végétation elle-même, peut s'ajouter l'**impact des pratiques agricoles**, tel que la fertilisation, chimique et/ou organique, fréquente en milieu ouvert (prairie, culture), laquelle peut contribuer grandement à augmenter la richesse en nutriments des sols de ces milieux (Gaujour et al. 2012). La fertilisation des forêts est plus anecdotique et reste la plupart du temps limitée aux plantations forestières (Bonneau 1969). Cependant, outre les influences liées directement aux occupations du sol, il ne faut pas négliger les **gradients environnementaux ayant préexisté aux occupations du sol** et aux formations végétales actuelles. En effet, des gradients de topographie, de texture des sols ou encore de richesse en nutriments des sols ont anciennement été à l'origine des choix d'occupation du sol, et notamment en raison de leur distribution non aléatoire le long des versants (Brubaker et al. 1993).

Suivant la transition plus ou moins graduelle des conditions environnementales et de la composition des communautés végétales entre habitats, deux visions des gradients écologiques ont émergé au début du XXème siècle, la notion d'écotone et la notion d'écocline. L'écotone a été premièrement défini comme une zone de stress (ou tension) environnementalement aléatoire (Livingston 1903). D'autres auteurs ont plus tard défini l'écotone comme une zone de transition entre deux ou plusieurs communautés (Odum et al. 1971), ou entre systèmes écologiques adjacents (Van der Maarel 1990). En tant que zone de transition ou de tension entre habitats, les écotones ont été décrits comme présentant de fortes fluctuations de conditions environnementales auxquelles peu d'espèces sont adaptées. Les écotones sont ainsi considérés comme peu riches en espèces qui leurs sont propres (Van der Maarel 1990).

Au contraire, la notion d'écocline (Clements 1936; Whittaker 1967) reflète une zone de gradient plus ou moins étendue entre écosystèmes. Il est vu comme un gradient complexe laissant apparaître un gradient de communautés végétales appelé cœnocline, lequel répond à un ensemble de facteurs environnementaux variant à travers l'espace (Whittaker 1967). L'écocline est alors défini comme une zone de gradient relativement hétérogène mais environnementalement plus stable que l'écotone (Whittaker 1960; Van Der Maarel & Westhoff 1964). De par une transition environnementale plus graduelle entre habitats, les écoclines peuvent favoriser la coexistence d'un grand nombre d'espèces, et notamment la coexistence d'un certain nombre d'espèces spécialistes des habitats adjacents.

1.1.4. Gradients temporels

A la suite d'une perturbation, les espèces se succèdent graduellement au sein des communautés végétales selon le principe de succession végétale (Thoreau 1887; Anderson 1986; McCook 1994). Différents stades de successions plus ou moins caractéristiques s'échelonnent dans le temps, lesquels sont appelées sères, et forment ce qu'on appelle une série de végétation (Clements 1916). Les successions primaires désignent l'évolution des communautés et de leurs complexes environnementaux à partir d'un substrat nu et vierge en espèces (cas de la colonisation des coulées de lave, des moraines glaciaires,...) (Chapin et al. 1994). Les successions secondaires désignent l'évolution des communautés et de leurs complexes environnementaux se faisant à partir d'un noyau d'espèces préexistantes (cas de l'abandon de la fauche ou du pâturage au sein de pelouses ou prairies par exemple) (Horn 1974). Ces successions peuvent alors aboutir à un stade de climax, où les conditions environnementales et les interactions biotiques s'équilibrent naturellement, ou de pseudo-climax, c'est-à-dire un stade intermédiaire maintenu en place sous l'effet de perturbations récurrentes tels que la fauche et le pâturage (Clements 1936).

Partant d'un champ nu, Woodwell & Whittaker (1968) décrivent une succession autogénique progressive en Amérique du Nord aboutissant jusqu'à un climax de chêne et de noyer (Figure 1). La séquence passe en quelques années du champ nu à une prairie, puis à une friche arbustive après 3 à 20 années, c'est-à-dire le temps de l'installation des premiers ligneux. Ces friches arbustives, constituées d'arbrisseaux, d'arbustes et de jeunes arbres pionniers, vont se

développer entre 25 et 100 ans pour former une forêt claire constituée de pins arborescents et de jeunes ligneux à bois durs. Finalement, ces derniers, arbres d'avenir, supplanteront les pins pionniers pour former une forêt mature dominée par le chêne et le noyer en 150 à 200 ans. Au sein de la végétation herbacée, vont se succéder principalement des annuelles et des graminées, puis des hémicryptophytes pérennes, jusqu'à une végétation de sous-bois, laquelle est mieux adaptée au manque de lumière et autres conditions environnementales de fin de succession. Il est important de noter que ce type de succession, dit autogénique, car résultant d'un processus de colonisation spontanée par la végétation (Tansley 1935), n'a pas une origine naturelle, car elle a pour origine une double action de l'Homme, une déforestation ancienne, puis l'abandon de la gestion agricole.

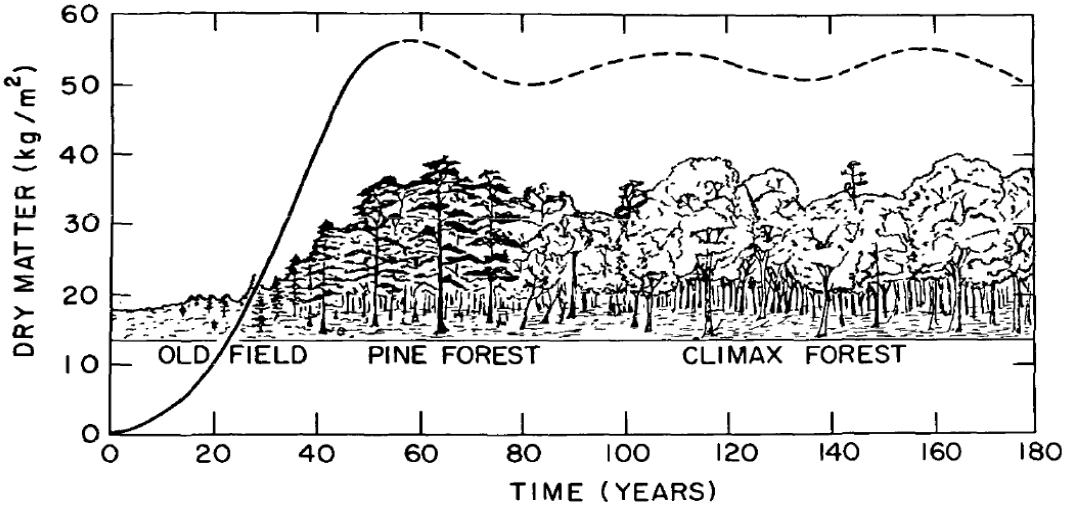


Figure 1. Exemple de succession autogénique progressive en Amérique du Nord et évolution de la biomasse végétale. Tirée de Woodwell & Whittaker (1968).

La phase ancienne de déforestation peut être qualifiée de succession allogénique, car résultant de l'influence de facteurs perturbateurs dont l'origine est extérieure à l'écosystème (Tansley 1935). Ce type de succession engendre généralement des séries régressives au sein desquelles les communautés végétales possèdent une structure de plus en plus simplifiée. Par exemple, dans les régions méditerranéennes, les déboisements, le feu et le surpâturage ont transformé progressivement les forêts primitives en formations arbustives dégradées, les garrigues sur sols calcaires et maquis en terrains siliceux (Barbero et al. 1990; Quezel 1999). Sous perturbations récurrentes (feux et abroutissements répétés), cette série régressive peut aboutir à un stade ultime de pelouses, au sein desquelles l'environnement et la végétation sont extrêmement appauvries, ne permettant plus que l'expression de quelques graminées vivaces sur des sols devenus squelettiques en raison de leur érosion (Barbero et al. 1990). Par conséquent, la dégradation des forêts primitives méditerranéennes constitue souvent un

phénomène irréversible. En effet, l'arrêt des perturbations conduit le plus souvent aujourd'hui à un dysclimax forestier de pin d'Alep, très différent des forêts d'origine (Barbero et al. 1990).

Pour permettre le retour à un climax correspondant à la végétation naturelle potentielle, un écosystème doit retrouver les conditions climatiques d'origine, mais aussi ses conditions édaphiques, c'est-à-dire des propriétés de sol similaires. Au cours d'une succession, les sols et les conditions micro-climatiques évoluent parallèlement à la végétation et, par conséquent, à chaque stade correspond une structure pédologique particulière aboutissant en fin de succession à un climax édaphique (Tansley 1935; Selleck 1960). Cependant, après ouverture du milieu, les sols peuvent être dégradés par érosion, facteur principal de dégradation des sols tropicaux et méditerranéens, ou par modification de leur propriétés physico-chimiques, suite à la fertilisation et/ou au tassement par le bétail ou le matériel agricole notamment au sein des prairies et cultures des zones tempérées. Lorsque la dégradation des sols est irréversible, les communautés en fin de succession et leur environnement peuvent différer au sein d'un même climax climatique en raison de différences édaphiques. Si la dégradation des sols est modérée, les communautés et leur environnement devraient néanmoins atteindre un climax climatique et édaphique, proche de celui du climax forestier d'origine (Selleck 1960).

1.1.5. Liens entre gradients spatiaux et temporels

Il est particulièrement intéressant de souligner la remarquable analogie entre les successions végétales ayant lieu depuis le dernier maximum glaciaire et la distribution actuelle en altitude et en latitude des végétations. En effet, des liens existent entre temps et espace au niveau des écotones et écoclines à différentes échelles : de la plus grossière, gradient entre deux biomes, à la plus fine, gradient entre deux communautés (Delcourt & Delcourt 1992).

Les formations végétales peuvent ainsi être contraintes dans l'espace par des conditions environnementales défavorables, mais peuvent aussi être décontraintes selon l'époque sous l'effet d'un changement directionnel de conditions environnementales (Neilson 1993). Le réchauffement climatique, par exemple, devrait ainsi permettre l'élévation en altitude et en latitude des limites forestières par déplacement des marges froides (Lenoir et al. 2008; Kuhn et al. 2016). De plus, en raison d'un déficit de précipitation attendu au sein des marges chaudes, notamment au sein des zones de plaine et basse altitude, les espèces forestières devront migrer en altitude et/ou en latitude pour échapper à l'extinction.

D'autre part, les écotones et écoclines entre forêt et formations herbacées peuvent également être contraints et décontraints selon le maintien ou l'arrêt des contraintes exercées par l'homme (fauche) ou le bétail (pâturage) (Vanpeene Bruhier 1998; Dutoit et al. 2007). Des climats méditerranéens à boréaux, suite à l'abandon d'une parcelle agricole, les milieux ouverts (prairie, pelouse, culture...) s'enfrichent et retrouvent progressivement une physionomie forestière. Dans le cas d'un écotone décontraint, en raison de l'abandon de la fauche d'une prairie ou du pâturage d'une pelouse par exemple, différents stades de végétation de plus en plus forestiers se succèdent dans le temps, mais aussi dans l'espace suivant un front de colonisation (Vanpeene Bruhier 1998). Dans ce cas, la dynamique de la végétation entraîne

la succession d'une série de végétation à un endroit donné, laquelle se répète dans l'espace au fur et à mesure de la progression du front de colonisation au sein du milieu ouvert (Galochet 2009).

Exemple de la zonation pré-forestière

Suite à l'abandon d'une parcelle de milieu ouvert (culture, pelouse, prairie...) en marge d'un massif forestier, l'**écotone décontraint** va développer une végétation intercalaire, laquelle est constituée de ce que l'on appelle des groupements pré-forestiers (Delelis-Dusolier 1973). Ces groupements pré-forestiers forment un ensemble physionomique flou, lequel a été anciennement et simplement qualifié de "fourré", qualifiant alors une végétation souvent impénétrable de sous-arbrisseaux entrelacés, avec parfois de jeunes arbres (Delelis-Dusolier 1973). D'une manière générale, les arbustes épineux à fruits charnus dominent au sein de ces fourrés, permettant alors de les qualifier de "fruticées" ou d'"épinaies". L'aspect impénétrable et le caractère épineux des fourrés jouent alors un rôle important dans la succession en permettant le développement des jeunes arbres à l'abri des herbivores (Delelis-Dusolier 1973). Par conséquent, les fourrés possèdent un rôle écologique crucial dans les successions végétales, c'est-à-dire la dynamique spatiale et temporelle de la végétation.

En marge des forêts, lorsque les fourrés progressent au sein des milieux ouverts, ils peuvent être qualifiés de fourrés de recolonisation forestière, il faut alors parler de dynamique d'afforestation. Les fourrés permettent alors la recolonisation par les ligneux de milieux autrefois forestiers (Figure 2), ces derniers reprenant ainsi leurs droits à la faveur de l'arrêt de la gestion anthropique. Dans les plaines tempérées, les fourrés ne sont alors qu'un stade de la végétation naturelle potentielle menant au climax forestier dans la plupart des cas. A l'inverse, en cas de déforestation et d'ouverture du milieu en marge d'un massif forestier, le fourré appartient à un stade régressif dans la dynamique végétale correspondant à un patron dit de "rajeunissement" (Galochet 2009).

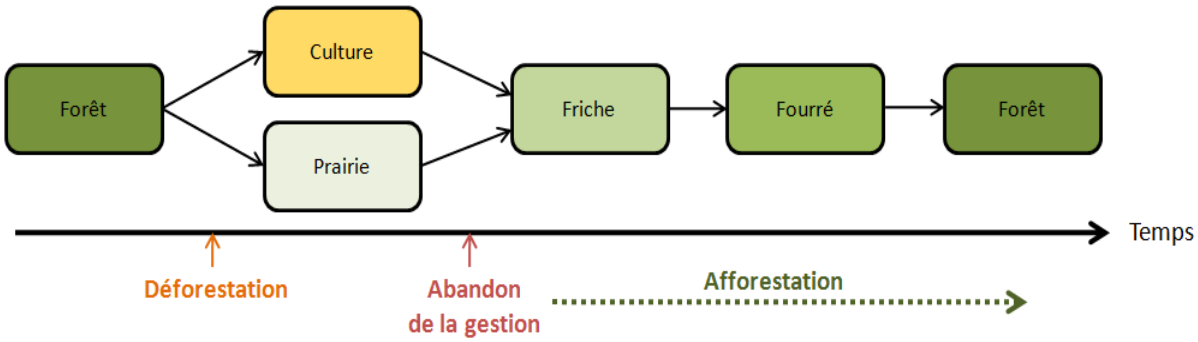


Figure 2. Changements d'occupation du sol et dynamique des formations végétales entre forêt et milieux ouverts (cultures, prairies, pâtures). D'après Delelis-Dusolier (1973).

Pour Tüxen (1952), la physionomie des fourrés peut être affinée par la séparation d'une strate entièrement herbacée, l'ourlet, en marge des milieux ouverts, et d'une strate arbustive, le manteau, désignant le fourré *sensu stricto* en marge des forêts. Cette stratification horizontale entre forêts et milieux ouverts est alors appelée zonation pré-forestière, laquelle reflète aussi bien la succession végétale dans l'espace que dans le temps (Figure 3).

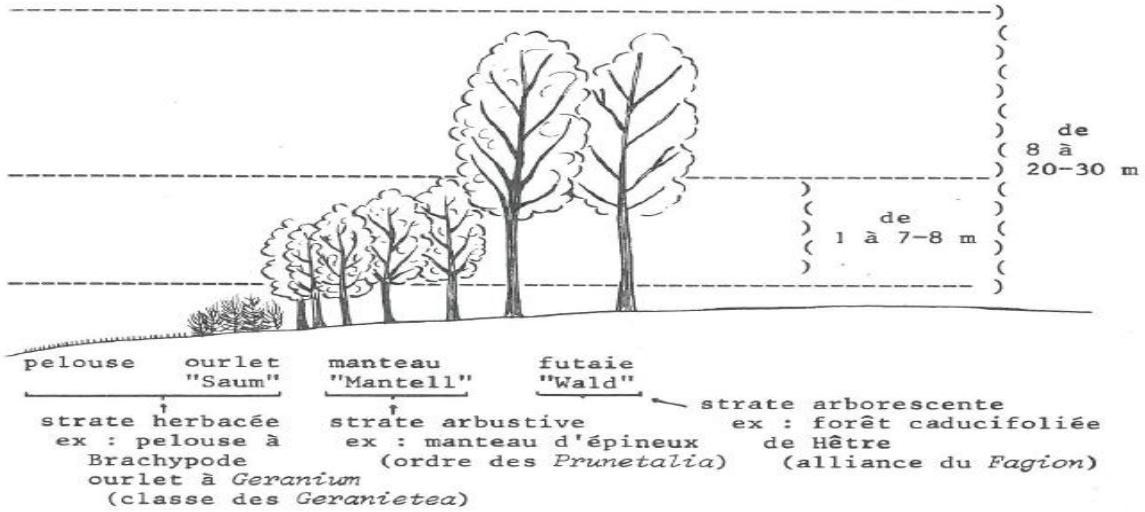


Figure 3. Zonation pré-forestière dans une lisière extra-forestière non contrainte. Tirée de Delelis-Dusolier (1973).

Au contraire, lorsque l'**écotone est contraint**, la végétation intercalaire est beaucoup moins développée, restreignant l'ourlet herbacé et le manteau forestier. Deux types de lisières peuvent alors être distinguées selon la fréquence de leur entretien par fauche et débroussaillage : (i) des lisières relativement denses, parfois appelées "*soft*" (Herlin 2001; Alignier 2010), avec une végétation intercalaire légèrement étalée spatialement, caractéristique d'un entretien léger et peu fréquent (Galochet 2009), et (ii) des lisières peu denses, parfois appelées "*sharp*" (Herlin 2001) ou "*hard*" (Alignier 2010), lesquelles présentent une quasi absence de végétation intercalaire en raison d'un entretien plus régulier.

Le climax où l'équilibre dynamique des écosystèmes

Que ce soit dans l'espace ou dans le temps, les gradients environnementaux et biotiques que nous avons abordés vont jouer le rôle de filtres dans le cadre de l'assemblage des espèces au sein des communautés végétales (Lortie et al. 2004). En fin de succession, après passage de ces filtres, les communautés végétales et leur complexe environnemental sont considérés à l'équilibre au sein des habitats. Cependant, des controverses ont existé ou existent encore quant à la définition des communautés (Clements 1916; Gleason 1926) et de leur équilibre.

Au cours du XXème siècle, l'équilibre des communautés végétales au sein des habitats a d'abord été vu de manière statique, puis dynamique (MacArthur & Wilson 1967). En effet, même en fin de succession, des processus stochastiques ou plus déterministes permettent la colonisation et/ou l'extinction d'espèces au sein des communautés. Afin de mieux comprendre la distribution des espèces au sein des communautés le long des gradients spatiaux et temporels, ainsi que le rôle des facteurs environnementaux dans cette distribution, nous allons maintenant (i) définir ce qu'est une communauté, (ii) aborder les règles d'assemblage des communautés, puis (iii) détailler les apports d'une approche fonctionnelle dans la compréhension des règles d'assemblage des communautés.

1.2. Les communautés végétales

1.2.1. Qu'est-ce qu'une communauté végétale ?

Une communauté végétale est aujourd'hui considérée comme un assemblage de plusieurs populations d'espèces végétales occupant une zone géographique donnée à un temps donné. Cependant, notre perception de l'organisation des communautés végétales a été historiquement marquée par une dichotomie entre un concept 'organismique' (Clements 1916) et un concept 'individualiste' (Gleason 1926). Pour Clements (1916), les communautés sont facilement définissables et reconnaissables, car répétant toujours les mêmes groupes d'espèces dans l'espace en réponse à des jeux similaires de conditions environnementales, comme le ferait un seul organisme (Figure 4a). Cette vision tient principalement de l'observation par Clements de communautés à un stade d'équilibre en fin de succession écologique, ce que l'auteur appellera plus tard le climax (Clements 1936). En effet, au climax, les mêmes assemblages d'espèces se répètent en différents lieux en réponse à une relative stabilité environnementale. Pour Gleason (1926) au contraire, qui observe des gradients environnementaux entre habitats, chaque espèce peut répondre indépendamment à différents gradients, formant ainsi un continuum d'espèces dans l'espace. Par conséquent, selon Gleason, les espèces ne peuvent pas être inféodées aux communautés (Figure 4b), mais forment des gradients de populations, lesquels sont seulement un aspect des gradients de communautés. Whittaker (1953) et Whittaker & Levin (1977) vont réconcilier ces deux concepts de communautés en avançant l'existence d'une mosaïque de communautés climaciques, c'est-à-dire un ensemble de communautés se répétant à l'échelle régionale en réponse à des combinaisons répétées de facteurs environnementaux (Figure 4c). Dans leur hypothèse dite de "patron climacique", les mêmes groupes d'espèces ou communautés peuvent alors se répéter dans l'espace comme l'envisageait Clements, mais entre ces groupes, des zones dites de transition, peuvent présenter un mélange d'espèces appartenant aux différentes communautés adjacentes comme l'envisageait Gleason.

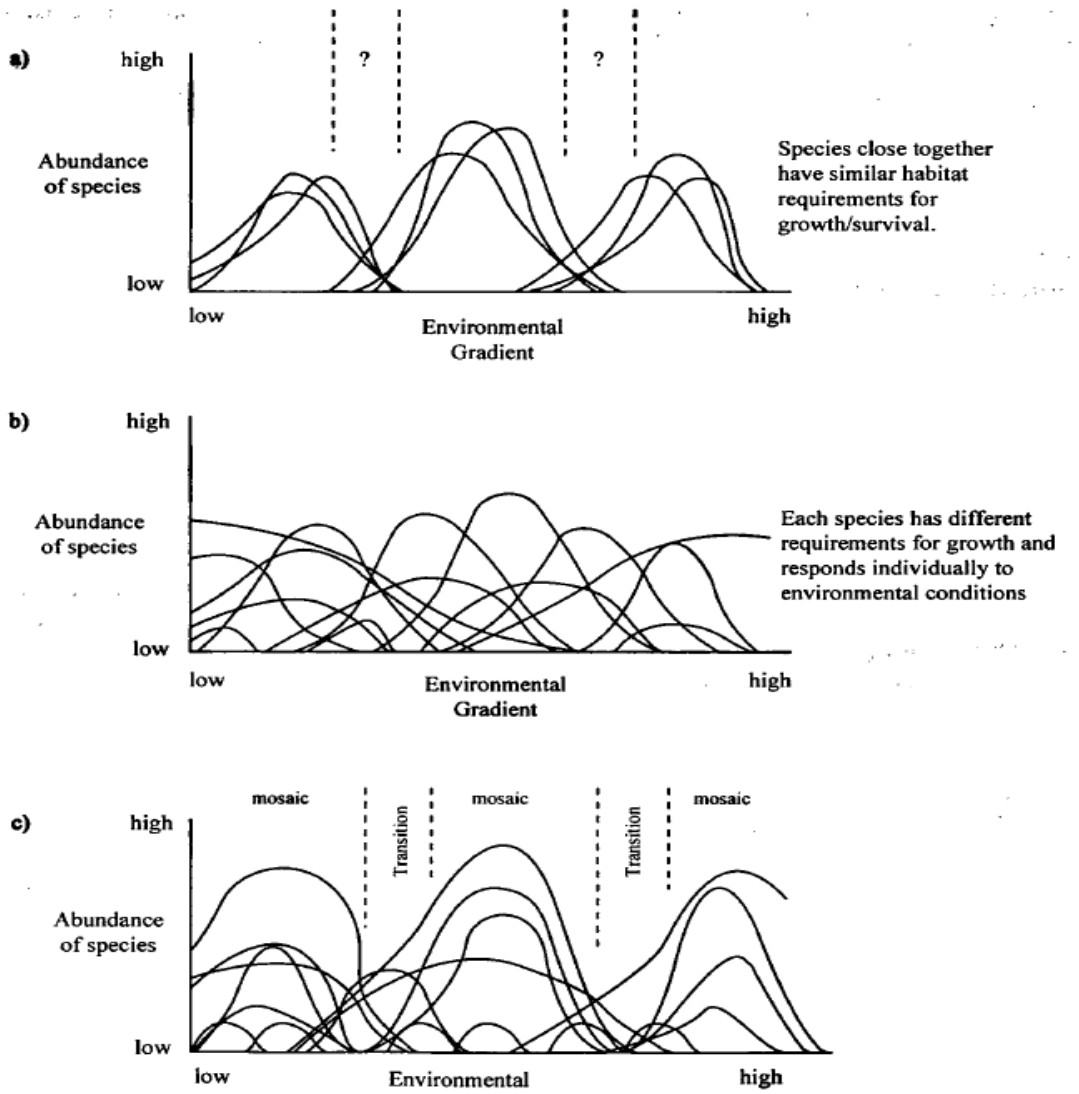


Figure 4. Les communautés végétales vues selon Clements (a), Gleason (b) et Whittaker (c) exprimées sous forme de courbes de réponse des espèces le long d'un gradient environnemental. Tirée de Kent et al. (1997).

1.2.2. Théories d'assemblage des communautés

Depuis presque un siècle, la coexistence des espèces au sein des communautés est également l'objet d'un vaste débat. D'un côté se trouve la théorie des niches, selon laquelle chaque espèce occuperait une place particulière au sein des communautés en réponse aux conditions de l'environnement, et de l'autre la théorie neutraliste, selon laquelle chaque espèce aurait une chance égale d'occuper une place au sein des communautés.

Dans le cadre de la théorie des niches, la niche écologique désigne à la fois la place occupée par une espèce au sein d'un écosystème (niche fonctionnelle d'Elton) et la somme des conditions abiotiques et biotiques nécessaires à sa survie (niche d'habitat de Grinell).

D'après le principe d'exclusion compétitive exposé par Gause (1934), la coexistence de plusieurs espèces au sein des communautés nécessite alors la différenciation de leurs niches écologiques (Levins 1968). Dans un espace aux ressources limitées, soit les espèces se spécialisent par déplacement de caractères (Krebs 1972) afin d'être plus compétitives au sein d'une niche étroite, soit les espèces élargissent leurs niches écologiques de façon à utiliser un plus grand nombre de ressources, mais de manière moins efficace. Les espèces généralistes à larges niches sont alors "*Jack of all trades, master of none*", comme le dit l'adage appliqué aux espèces par MacArthur (1972). Cela signifie que la coexistence entre espèces généralistes et espèces spécialistes ne dépend théoriquement que de la pression de compétition de ces dernières (Krebs 1972; Clavel 2007). Par conséquent, des espèces spécialistes aux espèces généralistes, la largeur de niche est le résultat d'un compromis entre exploitation optimale d'un petit nombre de ressources et exploitation moins efficace d'un grand nombre de ressources (Futuyma & Moreno 1988; Van Tienderen 1991). Au sein d'une communauté donnée, le déplacement de caractère permet alors d'augmenter le nombre de niches écologiques disponibles parmi les espèces spécialistes, tandis que le compromis entre espèces spécialistes et généralistes permet à ces dernières d'avoir accès à une quantité de ressources suffisante au maintien de leurs populations. Par ces moyens, la coexistence de nombreuses espèces spécialistes et généralistes est rendue possible au sein des communautés, ce qui est une des clés permettant d'expliquer la grande richesse spécifique de certaines.

Cependant, dans le cas de certains milieux très riches en espèces, tels que les forêts tropicales ou les pelouses calcicoles (Wilson et al. 2012), la théorie des niches ne semble pas suffire à expliquer la présence d'un nombre d'espèces beaucoup plus grand que le nombre de niches disponibles (Hubbell 2001). La théorie neutraliste, popularisée par Hubbell (2001), suppose alors une équivalence fonctionnelle entre espèces au sein des communautés (Hubbell 2005). Au-delà de la théorie des niches, la distribution des espèces est alors vue de manière entièrement stochastique avec une chance égale pour chaque espèce de s'installer au sein des communautés (Hubbell 2001; Chave 2004; Adler et al. 2007).

1.2.3. Les communautés végétales : un équilibre dynamique

En fin de succession, la stabilité relative des conditions environnementales fige plus ou moins les communautés dans le temps et dans l'espace. Néanmoins, selon la théorie biogéographique des îles (MacArthur & Wilson 1967; Simberloff 1974), l'équilibre apparent des communautés climaciques reste dynamique. En effet, les espèces occupant les différentes niches écologiques disponibles au sein des communautés peuvent varier au cours du temps selon des événements de dispersion et d'extinction plus ou moins stochastiques. L'équilibre dynamique des communautés a ainsi permis de proposer un modèle dit "île-continent", où les communautés sont considérées comme des îles alimentées par un large réservoir d'espèces venant d'un continent, c'est-à-dire un pool d'espèces externe qui n'est pas affecté par les dynamiques locales des communautés (Fukami 2015) (Figure 5a).

L'équilibre dynamique des communautés climaciques a ensuite servi de base pour fonder la théorie des métapopulations (Levins 1969; Hanski 1994; Hanski 1998; Leibold et al. 2004). Dans cette théorie, chaque communauté est incluse dans un patch d'habitat. L'ensemble des patchs appartenant à un habitat donné forme alors une méta-communauté, laquelle peut être considérée comme un archipel d'îles au sein d'un océan ou d'une matrice formée par les autres habitats. Selon cette théorie, les patchs d'un habitat donné ne sont pas alimentés par un pool d'espèces externe, comme dans le cas du modèle île-continent, mais par des interconnexions entre patchs selon un système sources-puits, garantissant ainsi une alimentation réciproque des communautés en espèces (Brawn & Robinson 1996; Mouquet & Loreau 2003). Dans ce modèle dit de méta-communauté, les différentes communautés interconnectées constituent un large réservoir d'espèces, c'est-à-dire un pool d'espèces interne, lequel est défini comme la seule source d'espèces permettant les processus de colonisation (Fukami 2015) (Figure 5b).

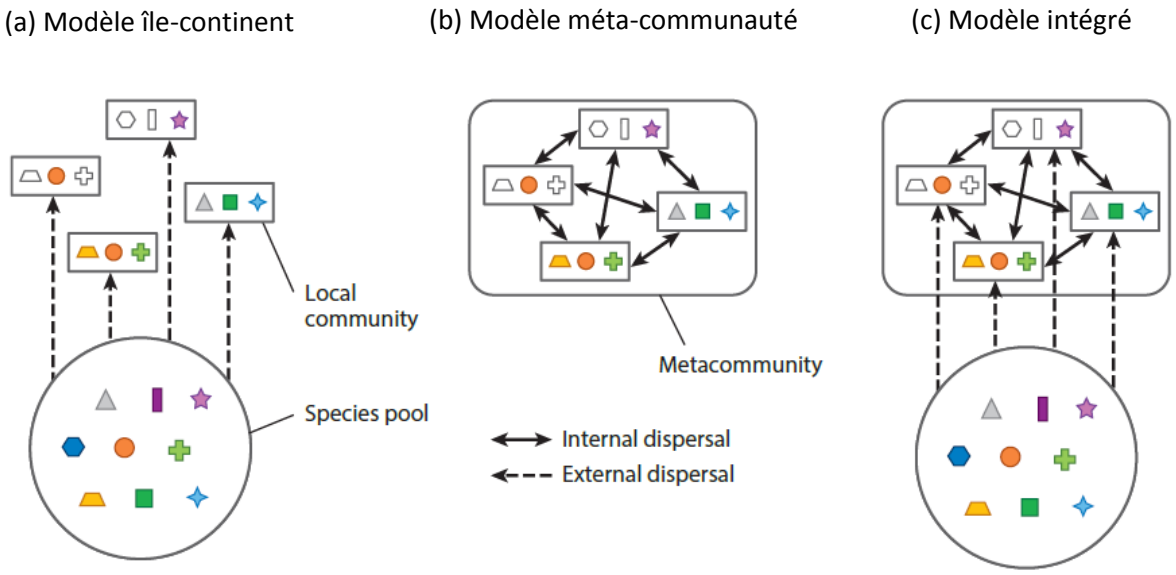


Figure 5. Mécanismes de dispersion des espèces au sein des ou entre communautés selon les modèles île-continent (a), méta-communauté (b) et intégré (c). Tirée de Fukami (2015).

Cependant, en réalité, les espèces présentes au sein d'une communauté ne sont ni toutes issues d'un pool externe, ni toutes issues d'un pool interne aux méta-communautés (Fukami 2015). Au sein d'une communauté peuvent se côtoyer : (i) des espèces spécialistes de l'habitat hébergeant la communauté, c'est-à-dire des espèces issues du pool interne à la méta-communauté, (ii) des espèces spécialistes des autres habitats, c'est-à-dire des espèces faisant partie du pool externe à la méta-communauté, et (iii) des espèces généralistes, lesquelles ne sont pas préférentiellement associées aux habitats, c'est-à-dire qu'elles peuvent être issues aussi bien du pool interne que du pool externe (Figure 5c).

Quelque soit le ou les pools d'espèces mobilisés, externe et/ou interne, l'arrivée de nouvelles espèces au sein des communautés climaciques peut alors être le résultat de processus stochastiques (Hubbell 2001) ou plus déterministes (Vellend et al. 2014). Cependant, suivant leur stade dynamique au sein d'une succession, les communautés sont plus ou moins réceptives à l'arrivée de nouvelles espèces (Leibold et al. 2004). Généralement, l'arrivée et l'installation de nouvelles espèces au sein des communautés diminuent au cours du temps jusqu'à saturation de l'ensemble des niches écologiques disponibles. Des perturbations (déforestation, tempête,...) peuvent néanmoins entraîner la diminution d'abondance, voire la disparition d'un certain nombre d'espèces, et relancer les séquences de succession naturelle favorables à la colonisation (Levin & Paine 1974).

1.2.4. Le concept de communauté intégrée

A partir de la fin des années 1990, la perméabilité des habitats, ainsi que les stress environnementaux imposés par leurs conditions environnementales commencent à être vus comme des filtres dont dépend l'arrivée et l'installation des espèces au sein des communautés (Grime 1998; Laakso et al. 2001). La capacité des espèces à s'établir au sein d'une communauté dépend alors (i) de leur capacité de dispersion, (ii) de leur tolérance physiologique face aux conditions environnementales abiotiques de l'habitat, et (iii) de leur réponse aux interactions biotiques. Un concept de communauté intégrée s'appuyant sur une série de filtres a alors été proposé afin de redéfinir les règles d'assemblage des communautés (Lortie et al. 2004). Ce concept, plus communément appelé "théorie des filtres", prédit la structure des communautés végétales en utilisant une série de filtres successifs, bien que des rétroactions entre filtres restent possibles (Figure 6).

Un **filtre semi-stochastique** (Vellend et al. 2014) correspondant à la dispersion détermine l'arrivée des espèces au sein des communautés selon leurs capacités de dispersion et selon la structuration du paysage (Forman 2014). Ce filtre est dit semi-stochastique car les événements nécessaires à la dispersion des espèces peuvent être imprévisibles, comme par exemple lorsqu'une tempête ou une inondation sont nécessaires à la dissémination des espèces anémochores ou hydrochores (Nathan et al. 2008). Toutefois, la dispersion des espèces reste principalement dépendante des avantages relatifs à la dispersion des diaspores procurés par leurs traits de vie (Verheyen, Honnay, et al. 2003; Verheyen, Guntenspergen, et al. 2003; Verheyen & Hermy 2004). Un **filtre déterministe** dit de **filtrage par l'habitat** limite l'installation des espèces au sein des communautés selon leur tolérance physiologique aux conditions abiotiques locales (Keddy 1992). Un autre **filtre déterministe,** résultant des **interactions biotiques** entre plantes, peut soit améliorer les conditions environnementales locales grâce à des interactions positives de facilitation (Brooker et al. 2008), soit restreindre l'espace pouvant être utilisé par une espèce en raison de la compétition interspécifique (Gause 1934; Grime 1973). A ces trois premiers filtres, s'ajoute un quatrième filtre relevant des interactions positives et négatives entre plantes et autres organismes (Lortie et al. 2004).

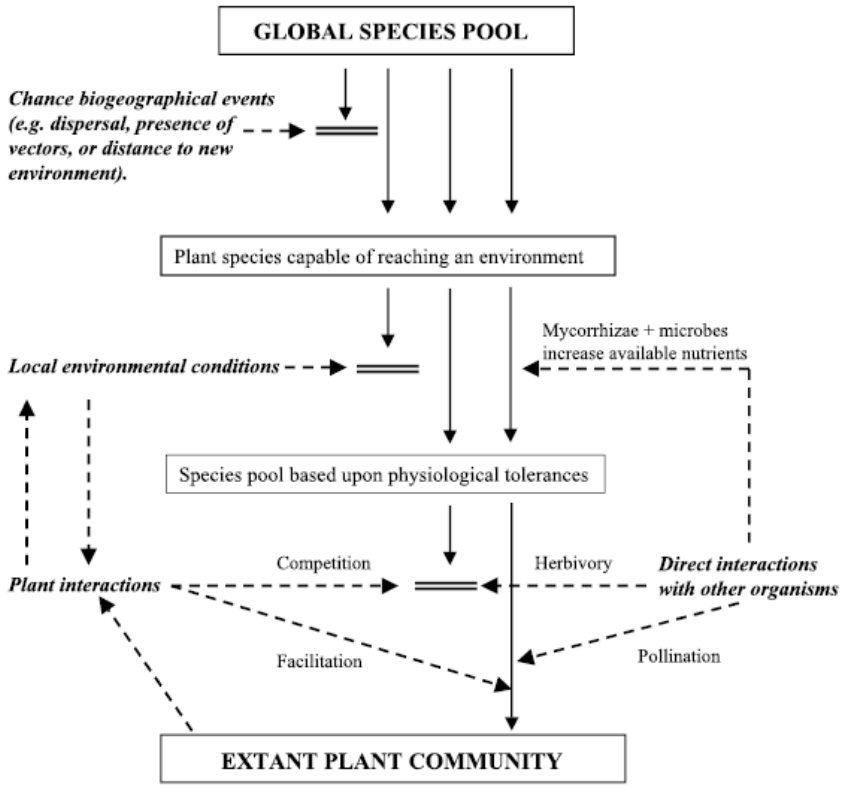


Figure 6. Concept de communauté intégrée. Tirée de Lortie et al. (2004).

Dans le cadre du concept de communauté intégrée, un pool d'espèce global est réduit au fur et à mesure du passage des différents filtres afin de former des pools d'espèces plus restreints, lesquels alimentent les communautés en espèces. En premier lieu, le **pool d'espèces global** peut être subdivisé en pools d'espèces régionaux selon un découpage biogéographique de plus en plus fin correspondant aux zones d'endémismes de taxons hiérarchiquement décroissants (Takhtajan et al. 1986). Le **pool d'espèces régional** représente alors l'ensemble des espèces capables d'accéder à une communauté donnée (Zobel et al. 1998). Le filtrage du pool d'espèces régional par les conditions environnementales des habitats (Lortie et al. 2004; Cornell & Harrison 2014) permet ensuite la formation de **pools d'espèces locaux**. Les pools d'espèces, dit locaux, forment alors un ensemble composé de pools d'espèces spécialistes des habitats et d'un pool d'espèces généralistes (Figure 7). L'assemblage des espèces au sein des communautés dépend alors (i) de la dispersion des espèces à partir des pools d'espèces locaux (Cornell & Harrison 2014), et (ii) du résultat des interactions biotiques (Lortie et al. 2004; Cornell & Harrison 2014). Au sein d'une communauté d'un habitat donné, les espèces provenant du pool d'espèces spécialistes de l'habitat appartiennent alors au **pool interne à l'habitat**, tandis que les espèces provenant des autres pools d'espèces spécialistes appartiennent au **pool externe à l'habitat**. Les espèces provenant du pool d'espèces généralistes appartiennent à un **pool commun**.

Suivant la taille du pool d'espèces régional, plusieurs études ont montré que la richesse spécifique des communautés pouvait être plus ou moins élevée (Pärtel et al. 1996; Pärtel 2002). En effet, la richesse spécifique de la plupart des communautés est dépendante de l'histoire évolutive des pools d'espèces qui les composent (Van Tienderen 1991; Pärtel 2002; Lososová et al. 2015). Par exemple, la richesse spécifique des communautés est plus élevée sur des sols calciques si l'histoire évolutive des espèces composant le pool d'espèces régional a eu lieu sur des roches calcaires (Pärtel 2002). De la même façon, Lessard et al. (2012) rapportent que la richesse spécifique des communautés au sein de milieux plus ou moins secs est plus élevée lorsque leur pool d'espèces régional est respectivement plus riche en espèces xérophiles ou plus riche en espèces mésophiles. De la même façon, la superficie occupée par un habitat au sein d'un territoire et/ou sa fréquence au sein d'un paysage influence la taille du pool d'espèces spécialistes de cet habitat, et par conséquent les deux influencent la proportion d'espèces spécialistes de cet habitat au sein des communautés végétales.

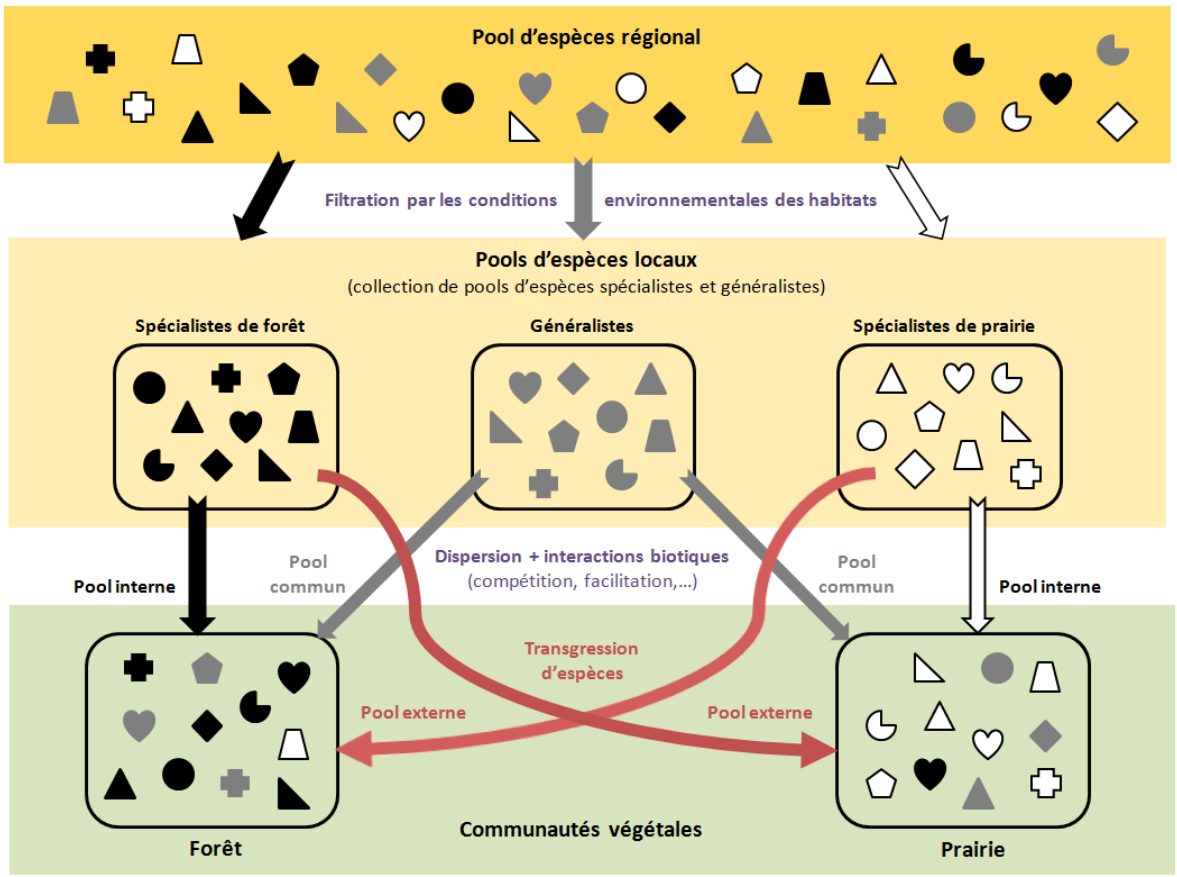


Figure 7. Filtrage et distribution des espèces du pool d'espèces régional aux communautés végétales entre deux habitats, forêt et prairie. Les symboles différents et les couleurs différentes représentent chacun une espèce unique. La couleur des symboles distingue les espèces entre les différents pools d'espèces locaux, c'est-à-dire entre le pool d'espèces spécialistes de forêt, le pool d'espèces spécialistes de prairie et le pool d'espèces généralistes forêt-prairie.

Toutefois, même si l'histoire évolutive détermine les espèces et pools d'espèces capables d'accéder au sein des communautés végétales, la présence et l'abondance des espèces au sein des communautés dépendent principalement de leurs capacités à passer les filtres, c'est-à-dire de leurs tolérances écologiques propres et de leurs capacités compétitives vis-à-vis des autres espèces (Grime 1998). Par conséquent, l'assemblage des espèces au sein des communautés est principalement déterminé par leur capacité de dispersion, d'établissement et de persistance, lesquelles dépendent également de leurs traits de vie (Mcgill et al. 2006; Weiher et al. 2011).

1.3. Approche fonctionnelle des communautés végétales

1.3.1. Les traits de vie des espèces

Les traits de vie des espèces désignent toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans qu'il soit fait référence à aucun autre niveau d'organisation ni aucun facteur du milieu (Violle et al. 2007). Par conséquent, un trait se doit d'être défini indépendamment de la communauté et des conditions environnementales dans lesquelles se trouve un individu. Pour chaque individu, de nombreux traits peuvent être mesurés (hauteur végétative, surface foliaire, longueur racinaire...), lesquels peuvent être regroupés sous forme de traits de performance (Violle et al. 2007) qui déterminent les capacités de colonisation, d'établissement et de persistance des individus au sein des communautés. Les différents traits de vie peuvent alors être vus comme des marqueurs fonctionnels associés à différentes fonctions physiologiques définissant le rôle des espèces au sein des communautés (Garnier & Navas 2012) (Figure 8).

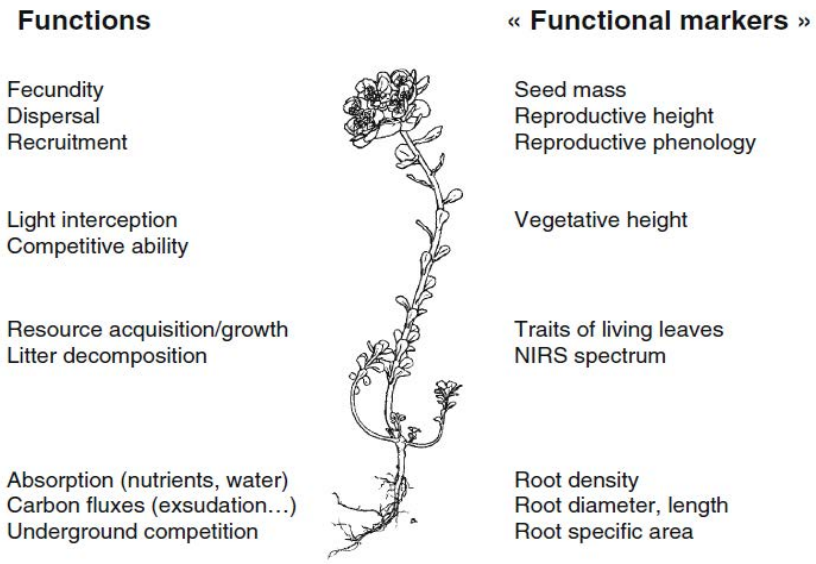


Figure 8. Exemples de fonctions et marqueurs fonctionnels associés. Tirée de Garnier & Navas (2012).

1.3.2. Filtrage des espèces par les traits

Selon leurs traits de vie, les espèces auront une valeur sélective plus ou moins élevée (Violle et al. 2007), permettant ou non le passage de la barrière de dispersion, puis des filtres environnementaux abiotiques et biotiques indispensables pour leur installation au sein d'une communauté donnée (Mcgill et al. 2006; Suding et al. 2008; Weiher et al. 2011). L'hypothèse d'une plus grande variation des traits entre les espèces (variabilité inter-spécifique) qu'au sein des espèces (variabilité intra-spécifique) a été communément acceptée (Mcgill et al. 2006). Toutefois, les attributs de traits, c'est-à-dire les valeurs que peuvent prendre les traits (Lavorel et al. 2007), peuvent varier selon les conditions environnementales dans lesquelles se trouvent les individus d'une espèce et traduire leur réponse aux conditions environnementales (Ackerly & Cornwell 2007; Cornwell & Ackerly 2009; Maire et al. 2015). Ainsi, au sein d'un même habitat, des valeurs de traits différentes peuvent aussi bien refléter la présence de différences environnementales que des différences floristiques.

Au niveau des communautés, une des principales manières d'évaluer la réponse des traits aux gradients environnementaux consiste à calculer la moyenne des valeurs de traits des espèces pondérées par leur abondance relative (CWM pour "*Community Weighted Mean*") (Garnier et al. 2004; Kleyer et al. 2012). La moyenne des valeurs de traits des espèces pondérées à la communauté est un indice permettant de décrire la structure fonctionnelle des communautés, en l'occurrence la distribution moyenne des traits au sein d'une communauté (Garnier et al. 2004). Pour un trait donné, la moyenne pondérée d'une communauté dépend de la variabilité inter-spécifique du trait, c'est-à-dire des différences de valeurs de trait entre espèces, mais aussi de la variabilité intra-spécifique, c'est-à-dire de la réponse des individus au sein d'une espèce aux variations d'environnement (Albert et al. 2011). Alors que la variabilité inter-spécifique des valeurs de traits au sein des communautés permet la mise en évidence de différences floristiques d'une communauté à une autre, la variabilité intra-spécifique des valeurs de traits entre populations est au contraire particulièrement intéressante pour étudier la réponse d'un trait au sein d'une espèce le long de gradients environnementaux (Dwyer et al. 2014). En effet, la variabilité intra-spécifique des valeurs de traits entre populations d'une même espèce peut être due à des différences génotypiques, c'est-à-dire l'existence de génotypes différents d'une population à l'autre le long des gradients environnementaux, et/ou à une réponse plastique des génotypes aux différentes conditions environnementales (Albert et al. 2011).

A côté de la structure fonctionnelle des communautés, d'autres indices ont été proposés afin de décrire la richesse fonctionnelle (Fric), l'équitabilité fonctionnelle (FEve) ou encore la divergence fonctionnelle (FDiv) des communautés (Mason et al. 2005; Villéger et al. 2008). Ces indices permettent alors de décrire différentes composantes relatives à la diversité fonctionnelle des communautés telles que l'étendue de la distribution des valeurs de traits le long de gradients environnementaux ou de gradients de communautés (Fric), la régularité de la distribution des valeurs de traits le long de ces gradients (FEve), et l'inégalité de la distribution de ces valeurs le long des gradients (FDiv) (Villéger et al. 2008). Toutefois, au sein des communautés, les espèces répondent fonctionnellement à plusieurs gradients

simultanément, et de ce fait les indices de diversité sont parfois mesurés sous forme d'espace fonctionnel par la construction d'un hyper-volume à n dimensions, c'est-à-dire n gradients (Cornwell et al. 2006).

Un intérêt majeur des indices de diversité fonctionnelle repose sur leur capacité à évaluer la convergence ou la divergence des valeurs de traits au sein des communautés (Grime 2006). En effet, il a été montré qu'en raison d'un nombre limité de niches écologiques au sein de chaque habitat, l'assemblage des communautés est déterministe pour les groupes fonctionnels, mais historiquement contingent concernant la composition taxonomique (Wilson 1999; Fukami et al. 2005). Le filtrage par l'habitat entraîne alors généralement une convergence des valeurs de traits, tandis que les interactions biotiques sont responsables d'une différenciation de niches écologiques afin de maximiser la coexistence entre espèces et entre individus au sein des communautés (Grime 2006; Jung et al. 2010) (Figure 9). La plasticité phénotypique des espèces peut alors jouer un rôle important dans le cadre de l'assemblage des communautés en améliorant la valeur sélective des espèces, notamment leur tolérance physiologique, favorisant ainsi le passage des filtres environnementaux.

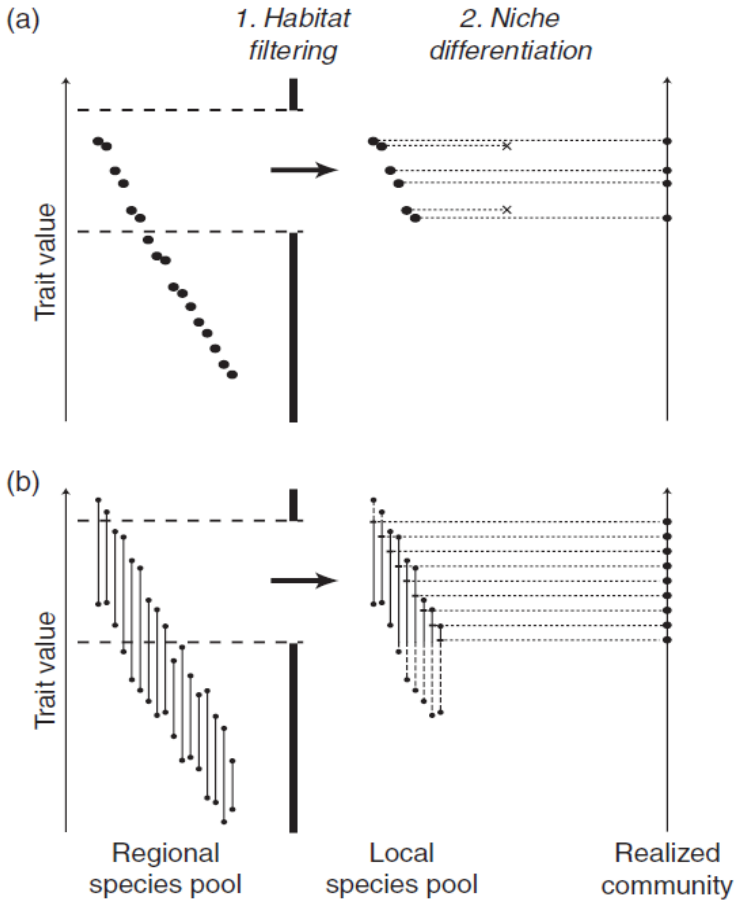


Figure 9. Filtrage par les valeurs de traits en absence (a) et présence (b) de variabilité intra-spécifique. Tirée de Jung et al. (2010).

1.3.3. Stratégies, types fonctionnels et préférences écologiques des espèces

Stratégies végétales

Une des premières classifications des espèces par leurs traits de vie a permis de différencier un certain nombre d'espèces selon la position des organes de survie durant la période défavorable (Raunkiaer & al. 1934). En effet, en raison des contraintes exercées en hiver par le manteau neigeux, Raunkiaer distingue plusieurs types biologiques allant des phanérophytes ayant des bourgeons dormants aériens, jusqu'aux géophytes ayant des bourgeons dormants sous la surface du sol tels que des bulbes, des tubercules ou des rhizomes.

Les types biologiques sont une des caractéristiques des espèces ayant permis de distinguer des stratégies intégratrices, telles que les stratégies CSR (compétitives, stress-tolérantes et rudérales) (Grime 1974). Les espèces végétales peuvent alors être classées selon (i) leur capacité de compétition lors des interactions biotiques, (ii) leur capacité de tolérance aux stress abiotiques et (iii) leur capacité de résistance aux perturbations des habitats, en utilisant un diagramme opposant ces trois stratégies au sein d'un triangle. Toutefois, ces stratégies reposent sur l'intégration d'un grand nombre de traits de vie, répondant parfois différemment aux gradients, ce qui complexifie leur interprétation et limite leur usage. Dès la fin des années 1990, l'accumulation de nombreuses mesures de traits de vie au sein de bases de données (Poschlod et al. 2003; Kleyer et al. 2008; Kattge et al. 2011) a néanmoins permis l'émergence de nouvelles stratégies plus synthétiques basées sur un nombre restreint de traits comme les stratégies LHS ("*Leaf, Height, Seed"*) (Westoby 1998; Westoby et al. 2002).

Des stratégies sous forme de compromis au sein et entre organes

Le modèle LHS oppose des espèces investissant (i) dans la surface foliaire afin d'optimiser l'usage des ressources, notamment leur capacité photosynthétique, (ii) dans la hauteur végétative afin d'améliorer leur capacité compétitive, notamment pour accéder à la lumière, et (iii) dans la masse des graines afin d'améliorer leur dissémination et/ou germination. Lorsque les ressources sont limitées, naturellement ou en raison d'une forte compétition interspécifique, les espèces peuvent être contraintes à des compromis au sein d'un même organe ou entre organes différents. Dans le cas d'un sous-bois, où l'intensité lumineuse est fortement filtrée par la canopée, les espèces de la strate herbacée investissent dans leur surface foliaire (SLA, "*Specific Leaf Area*") afin de pallier aux faibles niveaux de lumière et cela le plus souvent au détriment de la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC, "*Leaf Dry Matter Content*"). L'existence de ce compromis au niveau foliaire a été vérifiée pour un grand nombre d'espèces et a permis d'affirmer l'existence d'un spectre économique foliaire chez les plantes (Wright et al. 2004). Un autre exemple concerne l'allocation des ressources au sein des racines, avec une augmentation de la longueur racinaire spécifique (SRL, "*Specific Root Length*") corrélée avec une diminution de la teneur en matière sèche des racines (RDMC, "*Root Dry Matter Content*") selon un spectre économique racinaire (Bardgett et al. 2014; Roumet et al. 2016). Cependant, bien que les traits racinaires ne soient pas pris en compte

dans le cadre des stratégies LHS, les espèces peuvent avoir besoin de réaliser des compromis également entre organes et parfois entre organes aériens et souterrains, comme par exemple entre feuilles et racines (Tilman 1990; Mccarthy & Enquist 2007).

Groupes de réponse spécifique

Les espèces répondant de manière similaire aux gradients environnementaux forment des groupes de réponse spécifique (Lavorel et al. 1997), au sein desquels les espèces ont des stratégies proches et un effet relativement similaire sur l'environnement. Un exemple connu de groupes de réponse spécifique relève de la séparation des espèces de prairies entre un groupe à stratégie d'exploitation et un groupe à stratégie de conservation des nutriments du sol (Robson et al. 2007; da Silveira Pontes et al. 2010). Les sols riches en nutriments semblent favoriser les espèces à stratégie "exploitatrice" (Wright et al. 2005), alors que les sols pauvres en nutriments semblent favoriser les espèces à stratégie "conservatrice" (Craine et al. 2002). Par ailleurs, ces groupes de réponse spécifique peuvent influencer les conditions environnementales des habitats et ainsi parfois être qualifiés de groupes fonctionnels (Lavorel et al. 1997). Ces groupes dits fonctionnels sont alors capables de modifier les cycles des éléments, de l'énergie et de la matière au sein des habitats grâce notamment à des rétroactions entre plantes et propriétés des sols appelées *"plant-soil feedback"* (Ehrenfeld et al. 2005; Bardgett et al. 2014). Par exemple, grâce à un longueur racinaire spécifique (SRL) élevée, un groupe d'espèces à stratégie "exploitatrice" peut fortement extraire certains éléments parfois limitant tels que l'azote et le phosphore (Gaujour et al. 2012) ou encore le potassium (Tilman et al. 1999). Par conséquent, au sein des prairies, l'export de nutriments *via* l'export de la biomasse végétale aérienne au cours de la fauche appauvri progressivement les sols.

Préférences écologiques des espèces

Contrairement aux stratégies CSR et LHS qui permettent de résumer la réponse des espèces face à l'ensemble des variables environnementales, les groupes écologiques permettent d'estimer l'optimum écologique, c'est-à-dire les préférences des espèces pour chaque variable environnementale prise individuellement. Plusieurs auteurs ont proposé un "système expert" avec des valeurs dites bio-indicatrices, c'est-à-dire des valeurs représentatives de l'optimum écologique des espèces vis-à-vis de chaque variable environnementale (intensité lumineuse, température, humidité du sol, *etc*...). Ellenberg et al. (1992) a proposé un système de valeurs bio-indicatrices pour l'Europe centrale suivant une échelle ordinale allant de 1 à 9, voire de 1 à 12, pour sept variables environnementales : intensité lumineuse (L), température (T), continentalité (K), humidité du sol (F), réaction du sol (R), nutriments ou azote du sol (N) et salinité du sol (S). Ce système fut ensuite décliné pour d'autres régions géographiques, comme par exemple la Grande-Bretagne (Hill 1999), la Suisse (Landolt et al. 2010) ou encore la France (Julve 1998). Toutefois, à ce jour, les préférences écologiques des espèces n'ont encore jamais été reliées à leurs valeurs de traits.

2. Les interfaces forêt-prairie

2.1. Caractéristiques et concepts-clés

2.1.1. De forts contrastes environnementaux et biotiques entre habitats

Une interface forêt-prairie est un ensemble formé par deux habitats adjacents, une forêt et une prairie. Les forêts sont souvent qualifiées de milieux fermés, au sein desquels une strate arborée et le plus souvent une strate arbustive filtrent la majeure partie du rayonnement incident avant son arrivée au sein de la strate herbacée, c'est-à-dire le sous-bois. Au contraire, les prairies sont qualifiées de milieux ouverts, au sein desquels la fauche ou le pâturage empêche la fermeture du milieu par les strates supérieures, arbustive, puis arborée, permettant ainsi l'arrivée d'une importante quantité de lumière au sein de la strate herbacée. Outre des différences d'intensité lumineuse, de nombreux paramètres environnementaux diffèrent entre forêt et prairie (Cadenasso et al. 1997; Schmidt et al. 2017). Au sein des forêts, les variations d'humidité de l'air et de température sont moins étendues car tamponnées par les strates supérieures (Schmidt et al. 2017). De plus, au sein des forêts, les sols sont plus acides, moins riches en nutriments et moins humides qu'en prairie (Cadenasso et al. 1997). De par ce fort contraste environnemental entre forêt et prairie, les deux habitats adjacents sont soumis à des flux d'énergie et de matière à l'origine de gradients environnementaux et/ou biotiques au sein d'une zone de transition (Strayer et al. 2003).

2.1.2. Zones de transition : un terminologie ambigüe

Différents termes permettent de caractériser la zone de transition au sein des interfaces, tels que lisière, bordure, écotone ou encore écocline. Cependant, dans la littérature scientifique, ces différents termes sont souvent confondus et confondant (Alignier 2010). En effet, les termes de lisière et de bordure peuvent aussi bien désigner la partie la plus externe d'un habitat, de surface plus ou moins large, ou au contraire désigner la ligne de démarcation entre deux habitats (Strayer et al. 2003). Dans toute étude, les écologues se doivent alors de spécifier le concept de lisière lorsqu'il est utilisé (Cadenasso et al. 2003; Strayer et al. 2003).

Au sein d'une interface entre deux habitats adjacents, entre forêt et prairie par exemple, lorsque la lisière est considérée comme la partie la plus externe de chaque habitat, l'ensemble formé par les lisières des deux habitats porte le nom de bordure (Forman 2014). Le terme de bordure qualifie alors une zone de transition plus ou moins large selon la perception plus ou moins abrupte des gradients environnementaux et/ou biotiques qui y prennent place (Strayer et al. 2003). Pour conséquent, en s'appuyant sur les limites de ces gradients, il est possible de définir au sein de chaque habitat (i) une zone de cœur, en dehors de la zone de transition, au sein de laquelle les conditions environnementales et les communautés végétales sont relativement homogènes, et (ii) une ou plusieurs délinéations arbitraires appartenant à la zone de transition, par exemple une lisière au sens strict et une périphérie, au sein desquelles des

gradients significatifs sont encore observables (Figure 10). La séparation de la zone de transition en plusieurs unités doit alors s'appuyer sur des conditions environnementales suffisamment différentes de celles des entités adjacentes (Strayer et al. 2003) et/ou sur des communautés végétales de composition floristique suffisamment différente entre ces entités (Johnston 1947; Harris 1988).

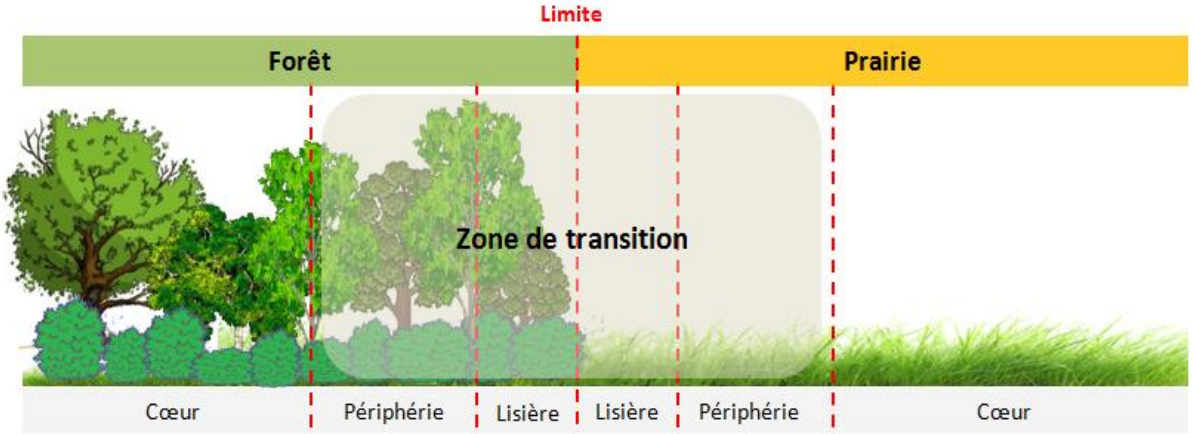


Figure 10. Délinéation d'une interface forêt-prairie. Inspirée de Forman (2014).

2.1.3. Interfaces anthropogéniques : des lisières plus ou moins contraintes

Précédemment, nous avons vu que les interfaces entre milieux fermés (forêts) et milieux ouverts (prairies, pelouses), pouvaient être d'origine naturelle ou anthropogénique (Lloyd et al. 2000; Körner 2012; Myster 2012). Lorsque le climat est tempérée et les sols profonds, seule l'intervention de l'homme peut expliquer la présence d'une interface entre une forêt et une prairie et ce en raison des pratiques de fauche ou de pâturage indispensables à la contention de l'expansion forestière (Delelis-Dusolier 1973; Vanpeene Bruhier 1998). Selon l'intensité et la fréquence de ces pratiques, des lisières plus ou moins larges peuvent se développer spatialement (Herlin 2001; Alignier 2010). Lorsque la gestion des lisières est pratiquée régulièrement dans le temps, leur expansion spatiale est quasi nulle, généralement inférieure au mètre (Alignier et al. 2014). Cependant, le rôle de filtre aux flux d'énergie et de matière dépend aussi de la structure verticale des lisières (Cadenasso et al. 2003). Au sein des interfaces forêt-prairie, la lisière peut ainsi être dite "structurée" lorsque la physionomie de cette dernière fait état d'une couverture feuillue continue allant de la strate herbacée à la strate arborée, ou au contraire "non structurée" en l'absence de continuité dans la stratification verticale (Cadenasso et al. 2003). En l'absence de structure horizontale et/ou verticale des lisières, leur perméabilité aux flux d'énergie et de matière augmente (Honnay et al. 2002; Strayer et al. 2003), ce qui expose une partie des habitats à un plus ou moins fort effet lisière.

2.2. Effet lisière

2.2.1. Définition de l'effet lisière

L'effet lisière peut être défini comme l'effet des processus abiotiques et biotiques résultant en des différences significatives de composition, de structure ou de fonction au sein des lisières par comparaison aux milieux adjacents (Harper et al. 2005). Par conséquent, l'effet lisière est le résultat de l'influence réciproque des habitats sur une partie de l'habitat adjacent. Au sein des interfaces forêt-prairie, l'effet lisière se traduit par des différences environnementales et/ou biotiques significatives au sein des lisières et périphéries d'habitat par rapport aux cœurs d'habitat.

2.2.2. Métriques et formes de réponses théoriques

Au sein des habitats, l'influence de l'effet lisière dépend de son amplitude, c'est-à-dire de l'étendue selon laquelle un paramètre diffère entre deux habitats adjacents, et de sa profondeur d'effet, c'est-à-dire la distance ou gamme de distance au sein de chaque habitat jusqu'à laquelle ces différences restent significatives (Harper et al. 2005). Au sein des habitats, plusieurs formes de réponse à l'effet lisière ont été proposées (Murcia 1995), telles que (i) l'augmentation ou la diminution plus ou moins régulière des valeurs d'un paramètre, (ii) la réponse modale (en forme de cloche ou pic) ou bimodale des valeurs d'un paramètre, et (iii) l'absence de réponse d'un paramètre résultant des effets opposées et compensatoires de deux autres paramètres. De plus, le long d'une interface entre deux habitats, les effets lisières peuvent se combiner pour former un gradient unique, croissant ou décroissant d'un habitat à l'autre, ou au contraire interagir pour former une réponse modale positive ou négative au sein des lisières (Strayer et al. 2003; Ries & Sisk 2004).

2.2.3. Facteurs structurant l'effet lisière

Plusieurs études ont montré l'existence de gradients environnementaux et/ou biotiques entre le cœur et la lisière des habitats, notamment au sein des forêts (Honnay et al. 2002; Marchand & Houle 2006; Gonzalez et al. 2010; Alignier & Deconchat 2013; Hofmeister et al. 2013; Marozas 2014; Lippok et al. 2014; Alignier et al. 2014). Cependant, peu d'études se sont intéressées aux gradients entre et au sein de deux habitats adjacents, par exemple le long d'interfaces forêt-prairie (Young & Mitchell 1994; Cadenasso et al. 1997; Erdős et al. 2011; Erdős et al. 2013; Ohara & Ushimaru 2015). Qu'ils soient croissants (intensité lumineuse, humidité du sol, nutriments du sols, *etc*...) ou décroissants (acidité du sol, *etc*...), les gradients environnementaux observés du cœur à la lisière en forêt ont ainsi été rarement vérifiés tout au long d'une interface, mais supposés continus jusqu'au sein de l'habitat adjacent. D'après les études disponibles, il est néanmoins possible de schématiser les formes de réponses observées ou supposées des principaux gradients environnementaux (Figure 11). De plus, nous pouvons ajouter à ce schéma une distribution modale concernant certains éléments trouvés parmi les

polluants atmosphériques (N, S, Ca, *etc*...), en raison de leur interception par le feuillage des strates supérieurs, arborée et arbustive, particulièrement forte en lisière de forêt (Thimonier et al. 1992; Weathers et al. 2001).

En réponse aux gradients environnementaux, l'abondance des espèces et la richesse spécifique des communautés peuvent augmenter ou diminuer à proximité des lisières (Murcia 1995; Ries & Sisk 2004). En effet, la plupart des études ont montré une richesse spécifique plus élevée au sein des lisières et décroissante en allant vers les cœurs d'habitat (Harper et al. 2005; Alignier 2010). Cette forte richesse spécifique au sein des lisières peut être le résultat (i) de la présence d'espèces spécialistes de lisières (Lloyd et al. 2000; Ries & Sisk 2010), et/ou (ii) d'un mélange d'espèces spécialistes de chacun des habitats (espèces spécialistes de forêt et espèces spécialistes de prairie). En effet, les conditions environnementales des lisières, intermédiaires entre celles des habitats adjacents, peuvent vraisemblablement être favorables à la présence d'espèces spécialistes de lisière (Lloyd et al. 2000). De plus, des espèces spécialistes de forêt et prairie peuvent être capables de s'installer au sein des lisières, voire transgresser la limite entre habitat, en raison d'une diminution des stress environnementaux au sein de la zone de transition (Ries et al. 2004). Nous parlerons alors d'espèces spécialistes transgressives que nous différencierons des espèces spécialistes strictes (Figure 11). A ces pools d'espèces spécialistes, s'ajoutent des espèces non préférentiellement distribuées le long des interfaces forêt-prairie, c'est-à-dire un pool d'espèces généralistes forêt-prairie (Van Tienderen 1991; Devictor et al. 2008).

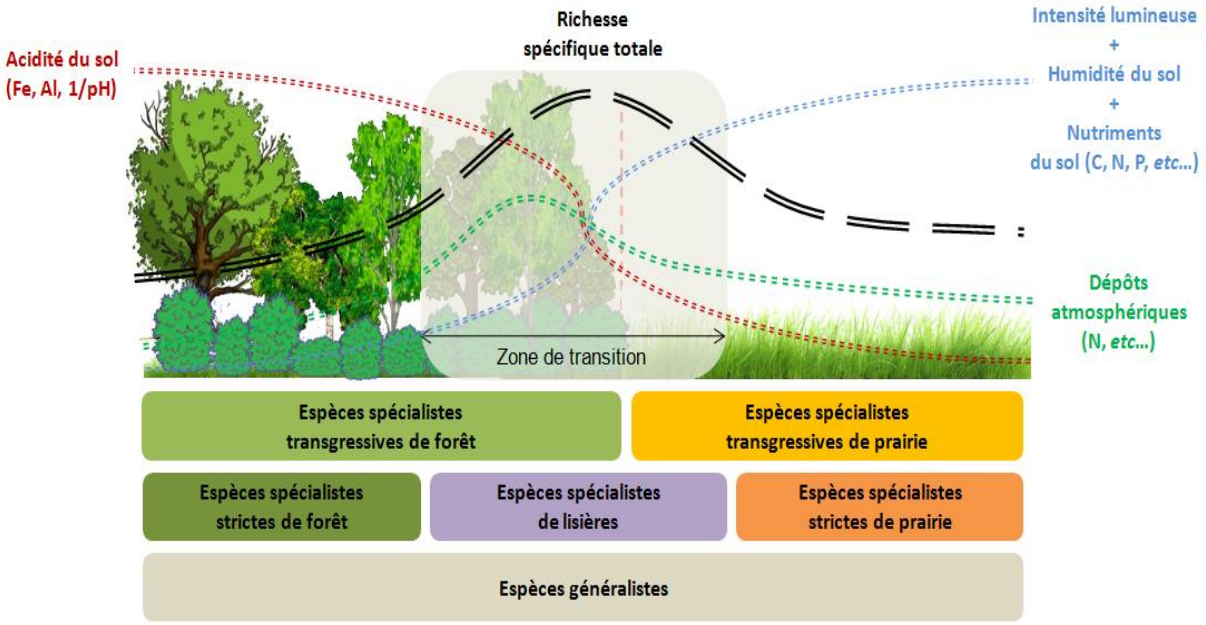


Figure 11. Principaux gradients environnementaux et biotiques et distribution supposée des pools d'espèces au sein des interfaces forêt-prairie.

2.2.4. Facteurs modulant l'effet lisière

Au sein des interfaces forêt-prairie, la magnitude et la profondeur de l'effet lisière peuvent cependant être modulées par des **facteurs environnementaux, biotiques et/ou historiques**. Ces facteurs capables de moduler l'effet lisière peuvent soit être **intrinsèques à l'interface**, c'est-à-dire induits par les habitats (occupations du sol) comme par exemple la stratification des formations végétales, soit **extrinsèques à l'interface**, c'est-à-dire liés à des facteurs non induits par les habitats comme par exemple la topographie.

Malgré plusieurs méta-analyses rapportant l'absence d'effet lisière sur les facteurs abiotiques au-delà de 50m en forêt et 25m en prairie (Murcia 1995; Schmidt et al. 2017), la profondeur des effets lisières sur certains facteurs abiotiques et surtout sur les facteurs biotiques, telle que la structure et la composition des peuplements et des communautés, ne fait actuellement l'objet d'aucun consensus (Murcia 1995; Harper et al. 2005). En effet, au sein d'un même habitat, les études sur les effets lisières ont parfois montré des distances d'influence très différentes en raison de facteurs environnementaux, biotiques ou historiques capables de moduler l'intensité et la profondeur de ces effets lisières (Murcia 1995; Harper et al. 2005).

Facteurs environnementaux

Parmi les facteurs environnementaux capables de moduler la profondeur et/ou l'intensité des effets lisières se trouvent plusieurs facteurs paysagers, notamment l'orientation de la lisière, la topographie ou encore l'occupation du sol adjacente à la forêt (Alignier & Deconchat 2013). En Belgique, Honnay et al. (2002) ont montré que l'**orientation au sud des lisières** augmentait considérablement la profondeur de l'effet lisière de 3 à 23m par rapport aux lisières orientées au nord. Grâce à une orientation favorable vis-à-vis du rayonnement solaire, les lisières de forêt orientées au sud possèdent des conditions lumineuses moins stressantes, lesquelles permettent l'installation d'espèces à stratégies compétitives au détriment d'espèces plus tolérantes aux stress (Honnay et al. 2002). Plusieurs auteurs ont confirmé l'existence d'un effet de l'orientation sur de multiples facteurs environnementaux (Cadenasso et al. 1997) et sur la composition des communautés végétales (Alignier & Deconchat 2013). Toutefois, pour d'autres études l'effet de l'orientation était plus incertain (Voicu & Comeau 2006).

A côté de cela, plusieurs auteurs ont rapporté un fort **effet de la topographie** sur la distribution des espèces en plus de l'effet lisière (Fox et al. 1997; Lippok et al. 2014). Il a été montré que les lisières orientées vers le bas d'une pente ont des sols plus humides, plus riches en matières organiques et facilitent la dissémination des espèces barochores et hydrochores vers le milieu ouvert, tandis que l'inverse se produit lorsque les lisières sont orientées vers le haut de la pente (Fox et al. 1997; Alignier 2010).

Enfin, un fort **effet de l'occupation du sol adjacente** a également été montré sur l'amplitude et la distance d'influence des effets lisières (Gehlhausen et al. 2000; Alignier et al. 2014).

Il faut toutefois savoir que les effets observés de l'orientation, de la position topographique et de l'occupation du sol adjacente à la forêt ne sont pas toujours significatifs (Schmidt et al. 2017), c'est par exemple le cas d'une étude menée en France au sein de petits massifs forestiers des landes de Gascogne (Alignier & Deconchat 2013).

Facteurs biotiques

Parmi les facteurs biotiques capables de moduler l'effet lisière se trouvent la hauteur des formations végétales, la faune sauvage, ainsi que les pratiques agricoles et les pollutions atmosphériques induites par et dépendantes de l'Homme.

Les **formations végétales**, notamment lorsqu'elles possèdent des strates arborée et arbustive, sont capables d'induire des effets lisières à plus ou moins longues distances, de par leur structure verticale et parfois en raison de la projection de leurs branchages au dessus des lisières de prairie. Les formations végétales arborées et arbustives sont alors capables de moduler l'intensité lumineuse arrivant en lisière de forêt, mais également en lisière de prairie. Les strates supérieures permettent ainsi d'adoucir le gradient d'intensité lumineuse allant décroissant de la prairie à la forêt et facilitent la distribution des espèces tout au long des interfaces forêt-prairie selon leur tolérance physiologique (Michalet et al. 2006; Brooker et al. 2008; Soliveres et al. 2011). Cependant, selon la phénologie des espèces d'arbres et d'arbustes, la différence d'intensité lumineuse entre forêt et prairie peut être variable au cours de l'année (Young & Mitchell 1994), avec une différence faible en hiver avant feuillaison et une différence forte en été lorsque les feuilles sont bien développées au sein des houppiers.

La **faune sauvage** peut également moduler la profondeur des effets lisières, notamment par le passage fréquent du grand gibier (sangliers, cerfs, chevreuils) entre forêts et milieux ouverts. L'intensité des passages entre forêts et prairies dépend de la complémentarité des ressources entre habitats (Ries & Sisk 2004; Ries & Sisk 2010). Lorsqu'ils sont fortement fréquentés, ces passages peuvent augmenter la perméabilité des lisières aux flux d'énergie et de matière par la création des saillies dans leur structure verticale, favorisant ainsi l'entrée de lumière dans la lisière de forêt et surtout la dissémination des espèces végétales en favorisant le transport de leurs diaspores entre forêts et prairies (Harris 1988; Ries et al. 2004).

Enfin, les **pratiques agricoles**, notamment la fauche et la fertilisation chimique (ex : granulés NPK) et/ou organique (ex: dépôts de fumiers) au sein des prairies, mais aussi les **dépôts atmosphériques** de polluants (Thimonier et al. 1992; Weathers et al. 2001), peuvent également moduler les effets lisières. Selon sa fréquence, la fauche limite plus ou moins l'expansion des espèces forestières en prairie (Vanpeene Bruhier 1998). Les épandages de fertilisants, fréquents en prairie, peuvent au contraire déborder jusqu'en lisière de forêt (Piessens et al. 2006). De plus, les dépôts atmosphériques interceptés par les strates arborée et arbustive en lisière de forêt peuvent induire un effet lisière en forêt, mais aussi en prairie après lessivage des polluants déposés sur le feuillage des branchages surplombant les lisières de prairie (Weathers et al. 2001).

Facteurs historiques

Bien que les facteurs environnementaux et biotiques aient leur importance jusqu'à une cinquantaine, voir une centaine de mètres (Harper et al. 2005), ces facteurs ne semblent pas capables de moduler les effets lisières sur de grandes distances (> 100m), voire très grandes distances (> 1000m). Néanmoins, plusieurs études récentes ont fait état de l'existence de gradients floristiques et écologiques jusqu'à plus de 1000 mètres au sein des forêts (Pellissier et al. 2013; Bergès et al. 2013). Ces gradients, pour le moins disproportionnés, ont fait germer l'idée d'une implication des changements d'occupation du sol dans ces observations (Pellissier et al. 2013). En effet, en raison de l'expansion des surfaces forestières en France depuis 1830, de la localisation préférentielle des forêts récentes en marge des massifs forestiers anciens, et d'une composition en espèces différente entre forêts récentes et forêts anciennes, il a été montré que les changements d'occupation du sol ont pu faire croire à des effets lisières sur de longues distances (Bergès et al. 2015). De par ces récentes études, l'écologie historique ouvre aujourd'hui un nouveau pan de l'étude des effets lisières en prenant en compte l'influence des changements d'occupation du sol sur les gradients environnementaux et biotiques.

2.3. Effet histoire

2.3.1 Définition de l'effet histoire

L'effet histoire peut désigner soit (i) l'effet d'un changement d'usage au sein d'un habitat, c'est-à-dire le changement ou l'arrêt simple de pratiques ayant eu cours par le passé, soit (ii) l'effet de changements d'occupation du sol et de leurs conséquences (Baudry & Burel 1999). Au sein des habitats, les changements d'usages peuvent par exemple relever du passage d'une exploitation intensive du bois en forêt (taillis à courte rotation) ou de l'herbe en prairie (fauche pluriannuelle) à une exploitation moins fréquente du bois en forêt (après transformation du taillis en futaie) et de l'herbe en prairie (après passage à une seule fauche annuelle). En forêt, les changements d'usages peuvent également relever de l'arrêt simple de pratiques désuètes tels que le glanage, le pacage ou encore la vaine pâture du bétail (Rochel 2004; Rochel 2009). Pour leur part, les changements d'occupation du sol désignent tous changements de vocation des terres modifiant les formations végétales en place (forêts, prairies, pelouses, pâtures, cultures, *etc*...), ainsi que le remplacement des surfaces agricoles et des habitats naturels par des surfaces artificialisées (bâtiments, routes, voies ferrées, *etc*,...) ou l'inverse comme dans les cas de restauration des friches industrielles.

2.3.2. Les changements d'occupation du sol au cours des siècles

Au fil des époques, les changements d'occupation du sol ont été largement influencés par le contexte démographique ou socio-économique. Par exemple, en Europe, l'augmentation démographique depuis le néolithique et le développement de l'agriculture sont tous deux responsables d'une régression des surfaces forestières pour leur mise en culture, fauche ou

pâture (Kaplan et al. 2009). A l'inverse, suites aux épidémies, guerres ou encore exodes ruraux, la régression démographique au sein des campagnes a été et est encore aujourd'hui responsable de l'abandon de la gestion au sein des surfaces agricoles permettant ainsi la recolonisation forestière (Mather et al. 1999).

En France, la surface forestière a connu son minimum historique au cours de la première moitié du XIXème siècle, aux alentours de 1830 (Cinotti 1996). Depuis cette date, la surface des forêts a pratiquement doublé, passant de 9,2 millions d'hectares à presque 16 millions d'hectares en 2000 (Cinotti 1996; Mather et al. 1999) (Figure 12). Cette progression forestière au détriment des terres cultivées et des surfaces toujours en herbe a surtout eu lieu en moyenne montagne et dans le sud de la France suite aux exodes ruraux liés à la révolution industrielle (à partir de 1840), puis à la révolution verte (après 1960) (Mather et al. 1999).

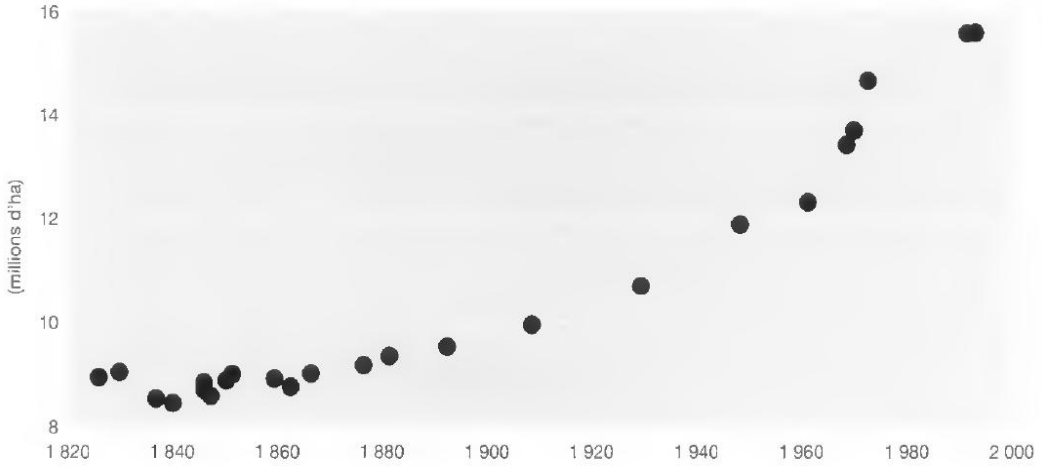


Figure 12. Evolution de la surface des bois et forêts en France depuis le début du XIXème siècle. Tirée de Cinotti (1996).

En effet, dans la deuxième partie du XXème siècle, l'amélioration des rendements et l'augmentation des échanges mondialisés, en particulier de l'importation de matières premières agricoles tels que des fourrages à base de maïs et de soja, a accentué cette déprise agricole. La déprise agricole s'est alors accompagnée d'une concentration des cultures sur les terres les plus favorables, laissant à l'abandon les terres moins productives. De plus, l'évolution du contexte économique joue aujourd'hui en faveur du retournement des prairies de fauche, soit pour la production de maïs pour l'ensilage (Huyghe 2009), soit pour l'extension des surfaces cultivées de céréales et d'oléagineux, dont la demande explose à l'échelle mondiale pour l'alimentation du bétail et de l'Homme.

Par conséquent, depuis la révolution verte, les changements d'occupations du sol se sont accélérés (Foley et al. 2005). En France, les dernières statistiques agricoles font état de changements d'occupation du sol concernant plusieurs centaines de milliers d'hectares chaque

année, lesquels sont favorables aux sols artificialisés (Agreste 2015) (Figure 13). Néanmoins, actuellement la plus grande part des échanges de terres a lieu entre les espaces naturels, notamment les sols boisés, et les sols agricoles, c'est-à-dire les sols cultivés et les surfaces toujours en herbe (Agreste 2015).

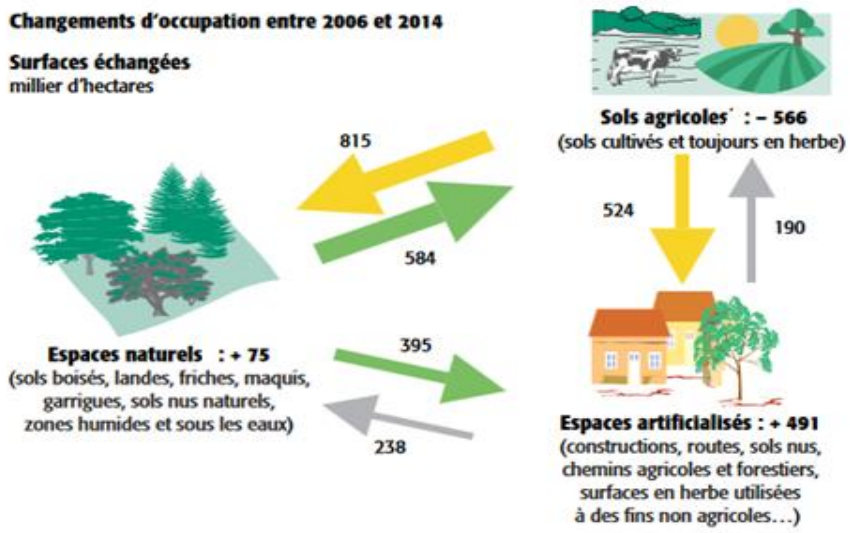


Figure 13. Changements d'occupation du sol en France entre 2006 et 2014. Tirée de la statistique agricole Agreste (2015).

2.3.3. Le déplacement des lisières au cours du temps

Une des conséquences de l'échange de terres entre forêts et milieux ouverts est le déplacement des lisières. En effet, les processus de déforestation et d'afforestation interviennent plus généralement en marge des patchs d'habitats (Husson 1984; Forman 2014). De tout temps, des terres cultivées, des prairies et des pâturages ont été gagnés en rognant les marges des massifs forestiers anciens (Husson 1984). A l'inverse, c'est en marge de ces massifs forestiers anciens que la forêt a le plus souvent repris ses droits en recolonisant les milieux ouverts.

Déforestation

La déforestation est le processus désignant la coupe des arbres et le changement de vocation d'une parcelle forestière. Historiquement, en France, la déforestation a surtout pris place en périphérie des bancs communaux afin de gagner des terres cultivables à proximité des villages et des fermes (Madry et al. 2011). Par conséquent, la déforestation est plus fréquente en marge qu'au sein des massifs forestiers. Dans ce cas, les lisières peuvent être qualifiées de régressives, par analogie avec les successions régressives, en raison du retrait de la lisière vers le cœur des massifs forestiers, et en raison du rajeunissement des communautés de lisières qui

dérivent alors des communautés de fin de succession. Au sein des lisières issues de déforestation, l'arrivée des espèces pionnières et le déclin d'une partie des espèces spécialistes de forêt arrivent rapidement, et ce dès la première année (Nelson & Halpern 2005).

Reforestation et afforestation

Suite à une coupe forestière, soit le milieu se referme sans attendre par recolonisation naturelle des ligneux ou à la faveur de plantations de nouveaux arbres, cas d'une coupe rase, soit le milieu est maintenu ouvert par la gestion anthropique (fauche ou pâturage) et permet l'installation d'une prairie, d'une pâture ou d'une culture durant plusieurs décennies à plusieurs siècles, cas d'une déforestation.

Dans le premier cas, l'occupation du sol reste la même. En effet, l'ouverture du milieu au cours de la phase d'exploitation forestière est transitoire et le retour à une forêt mâture se fait sans changement d'occupation du sol, c'est-à-dire par reforestation (Rudel et al. 2005) (Figure 14). L'absence de changement d'occupation du sol pendant une longue période de temps est indispensable pour qualifier une forêt d'ancienne (Peterken 1993).

Au contraire, lors d'une coupe forestière pour y installer une prairie, une pâture ou un champ cultivé, c'est-à-dire une déforestation, l'occupation du sol et la gestion change, même si elle reste réversible dans les cas où la gestion anthropique viendrait plus tard à être abandonnée. Le retour des terres à un état boisé relève alors également d'un changement d'occupation du sol, c'est à dire d'une afforestation (Figure 14), laquelle peut être le fruit de processus naturels ou de plantations. A la suite de ce processus, les nouvelles forêts sont qualifiées de forêts récentes, même lorsqu'elles sont redevenues mâtures (Peterken 1993).

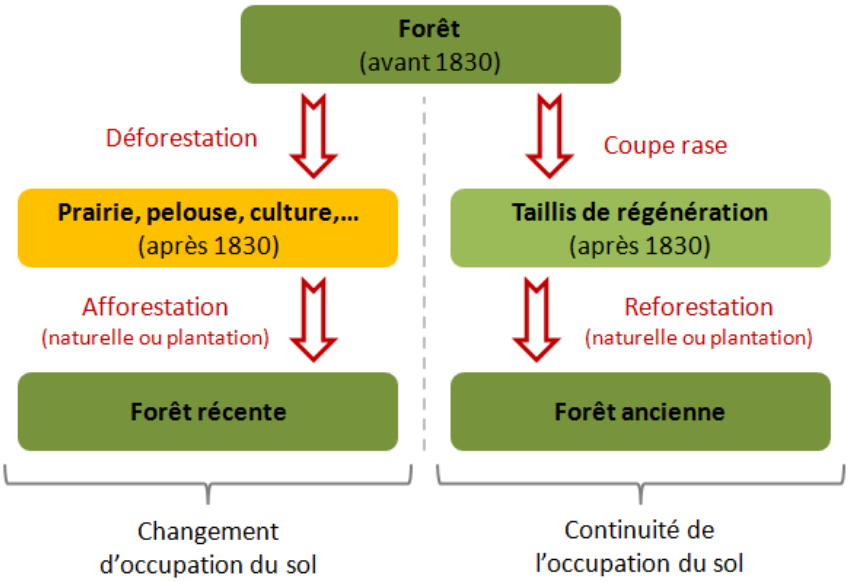


Figure 14. Changement ou continuité de l'état boisé au cours du temps et termes associés.

En France, l'usage définit comme forêts anciennes, toutes les forêts déjà présentes en 1830, date du minimum forestier (Cinotti 1996), et comme forêts récentes toutes celles issues d'un changement d'occupation du sol postérieur à 1830 (Dupouey, Sciama, et al. 2002). Par conséquent, l'ancienneté des forêts reflète l'ancienneté de l'occupation du sol et non pas l'âge des peuplements arborés (Dupouey, Sciama, et al. 2002; Sciama et al. 2009). Néanmoins, l'âge des peuplements permet de distinguer jeunes et vieilles forêts, lesquelles peuvent toutes deux être qualifiées d'anciennes ou récentes selon la continuité ou non de l'état boisé depuis le minimum forestier. De la même manière, il est possible de définir comme prairies anciennes, toutes les prairies déjà présentes en 1830, et comme prairies récentes toutes celles issues d'une déforestation postérieure à 1830.

Depuis 1830, en France, la spectaculaire progression des surfaces forestières a surtout eu lieu par le déplacement d'un front de colonisation en marge des massifs forestiers anciens (Pellissier et al. 2013; Bergès et al. 2013) et relativement peu par nucléation, c'est-à-dire par création de nouveaux massifs forestiers au sein de la matrice agricole (Bergès et al. 2016). Ainsi, la progression forestière s'est accompagnée la plupart du temps d'un déplacement des lisières des massifs forestier anciens au fur et à mesure de l'abandon de parcelles agricoles. Les conséquences de ces déplacements des lisières au cours du temps sont (i) la raréfaction des interfaces forêt-prairie avec des lisières stables dans le temps (lisières anciennes) et (ii) l'augmentation des interfaces forêt-prairie issues d'afforestation présentant des lisières récentes. A ces types d'interfaces forêt-prairie, s'ajoutent aussi les interfaces issues de déforestation depuis 1830, présentant également des lisières récentes, mais plus rares que les précédentes.

2.3.4. Instabilité des lisières et héritage du passé

Rémanence et/ou changement de conditions environnementales

Suite au déplacement des lisières, les changements d'occupation du sol sont responsables de la création d'habitats récents. Au sein de ces habitats récents, les conditions environnementales de l'habitat antérieur s'effacent progressivement au profit de celles du nouvel habitat (Foster et al. 2003; Flinn & Vellend 2005). Le terme de rémanence qualifie les conditions environnementales qui perdurent au fil du temps. Parfois ces conditions comme certaines propriétés du sol peuvent perdurer pendant plusieurs siècles, voire plusieurs millénaires (Dupouey, Dambrine, et al. 2002; Dambrine et al. 2007). A l'inverse, les conditions environnementales peuvent changer au fil du temps, plus ou moins rapidement, et se différencier de celles de l'habitat antérieur pour progressivement ressembler à celles trouvées au sein du nouvel habitat. Par conséquent, les conditions environnementales des habitats anciens peuvent être vues comme des bornes entre lesquelles les conditions environnementales des habitats récents peuvent se déplacer au cours du temps.

Héritage floristique au sein des communautés végétales

Suite au déplacement de lisières par afforestation ou déforestation, certaines espèces spécialistes de l'habitat antérieur peuvent se maintenir à plus ou moins long terme au sein des habitats récents et constituer une dette d'extinction (Tilman et al. 1994). Au contraire, d'autres espèces, attendues au sein des habitats récents, mais n'étant pas en mesure de coloniser rapidement ces nouveaux habitats constituent un crédit de colonisation (Hanski 2000) (Figure 15).

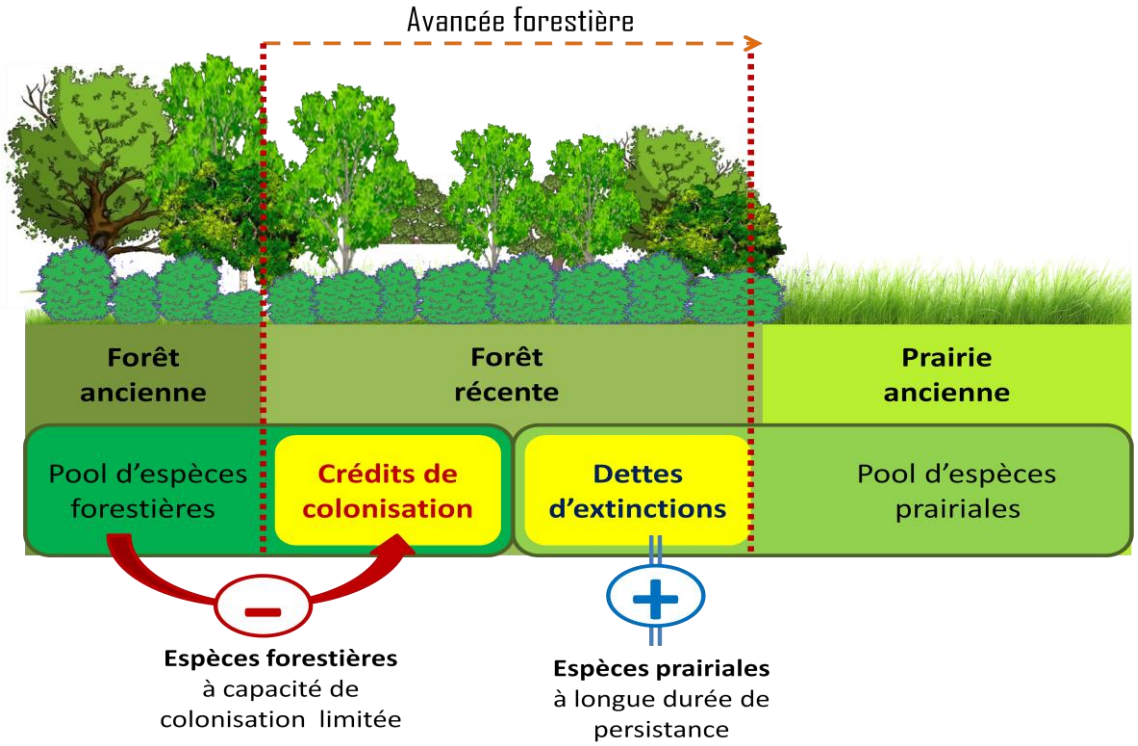


Figure 15. Déplacement de lisière par afforestation et héritage floristique au sein des communautés végétales de forêt récente.

Les espèces en dette d'extinction et les espèces en crédit de colonisation ne devraient ainsi jamais coexister au sein d'une même communauté. Toutefois, la présence d'espèces en dette d'extinction peut impacter l'arrivée d'espèces en crédit de colonisation et inversement l'arrivée d'espèces préalablement en crédit de colonisation peut jouer sur la persistance des espèces en dette d'extinction (Oosterhoorn & Kappelle 2000).

Les espèces en dette d'extinction peuvent empêcher l'installation des espèces en crédit de colonisation au sein des communautés par préemption de niches (Fukami 2015), c'est-à-dire en occupant simplement l'espace disponible au détriment d''une espèce attendue, ou par modification de niches (Fukami 2015), c'est-à-dire en favorisant le maintien de conditions favorables aux espèces en dette d'extinction au détriment des espèces en crédit de

colonisation. Suite à une déforestation, le maintien d'essences forestières filtrant fortement le rayonnement en lisière de forêt, tel que le hêtre, peut favoriser le maintien de certaines espèces moins héliophiles en ombrageant fortement les ourlets (Brooker et al. 2008; Soliveres et al. 2011), limitant par conséquent la concurrence induite par les espèces héliophiles strictes. A l'inverse, suite à l'afforestation d'une prairie, la dette d'extinction d'espèces prairiales de grandes tailles et très couvrantes, comme certaines graminées, peut favoriser l'arrivée des espèces forestières sciaphiles ayant de plus petites tailles, en filtrant une partie du rayonnement solaire arrivant dans le sous-bois. De cette façon, certaines espèces prairiales peuvent compenser le filtrage encore faible de l'intensité lumineuse par la strate arborée, palliant ainsi l'absence de coalescence des houppiers.

A l'opposé, les espèces spécialistes du nouvel habitat, qui ont pu être en crédit de colonisation préalablement, devraient au fil du temps devenir de plus en plus compétitives au sein des habitats récents par rapport aux espèces en dette d'extinction et pousser ces dernières à l'extinction. En effet, la valeur sélective des espèces spécialistes de l'habitat antérieur devrait diminuer au cours du temps en raison de l'inadéquation progressive de leurs préférences écologiques et de leurs valeurs de traits vis-à-vis des nouvelles conditions environnementales. Au contraire, la valeur sélective des espèces spécialistes du nouvel habitat devrait augmenter et leur permettre de supplanter les espèces en dette d'extinction occupant les mêmes niches écologiques.

3. Dette d'extinction et crédit de colonisation

3.1. Définition et émergence des concepts

La **dette d'extinction** est le nombre d'espèces éventuellement vouées à s'éteindre en raison de changements environnementaux passés (Tilman et al. 1994; Hanski 2000). Le **crédit de colonisation** est le nombre d'espèces qui devrait potentiellement bénéficier de la restauration de la quantité et de la qualité d'un ou plusieurs habitats (Hanski 2000).

Jusqu'à l'apparition des concepts de dette d'extinction et de crédit de colonisation, la dynamique de colonisation/extinction des individus et des espèces relevait plus de l'écologie des populations et des communautés que de la biologie de la conservation. En effet, de nombreuses études ont mis en évidence la présence de (i) capacités de persistance de certaines espèces à plus ou moins long terme, grâce à des rhizomes, bulbes ou des semences dans la banque de graines du sol (Peterken 1993; Brunet & Von Oheimb 1998) et (ii) capacités de dispersion/colonisation lentes et/ou limitées de certaines espèces, notamment spécialistes (Brunet & Von Oheimb 1998; Bossuyt et al. 1999; Bossuyt & Hermy 2000). Toutefois, la première mention de dette d'extinction (*extinction debt*) est apparue seulement deux années après l'adoption de la Convention sur la Diversité Biologique (CDB) de 1992 (Tilman et al. 1994). De même, les termes de crédit d'espèces (*species credit*, Hanski 2000), puis crédit de colonisation (*colonization credit*, Nagelkerke 2001) ne sont apparus qu'en fin de cette même décennie et au début des années 2000. Par la suite, une autre variante synonymique, le crédit d'immigration (*immigration credit*, Jackson & Sax 2010) a fait son apparition. Seule la notion de temps de relaxation (*relaxation time*, Diamond 1972), laquelle désigne le temps nécessaire au paiement de la dette d'extinction ou du crédit de colonisation, était apparue bien avant les années 1990, vingt ans exactement avant l'adoption de la CDB. Au milieu des années 1990, à la faveur du développement de la théorie des métapopulations (Levins 1969; Hanski 1994; Hanski 1998), les premières études sur la dette d'extinction, puis sur le crédit de colonisation, se sont alors focalisées sur les effets de la surface et de l'arrangement des patchs d'habitats, plutôt que sur les effets de la qualité des habitats (Soga et al. 2013).

3.2. Perte et fragmentation des habitats

Intégrant la perte d'habitat dans les modèles de métapopulations, Tilman (1994) montre que, même après une perte de surface faible à modérée, la fragmentation d'un habitat prédit une extinction décalée dans le temps de certaines espèces dans les patchs d'habitat restants. Parce que certaines extinctions ne sont effectives que plusieurs générations après la fragmentation, il explique alors que ces extinctions décalées dans le temps représentent **une dette**, c'est-à-dire **un coût écologique futur de la fragmentation d'un habitat**.

De nombreuses études ont alors cherché à quantifier les deux composantes de la dette d'extinction après destruction d'habitat, c'est-à-dire (i) le nombre ou la proportion d'espèces vouées à disparaître et (ii) la durée du temps de relaxation (Lindborg & Eriksson 2004; Adriaens et al. 2006; Cousins 2009; Krauss et al. 2010; Guardiola et al. 2013). La majeure

partie de ces études, centrées sur les habitats anciens, autrement dit sur les fragments d'habitats restants après destruction partielle de l'habitat et de sa fragmentation, associent théorie des métapopulations et courbes aires-espèces pour mener à bien ces quantifications (Kuussaari et al. 2009) (Figure 16).

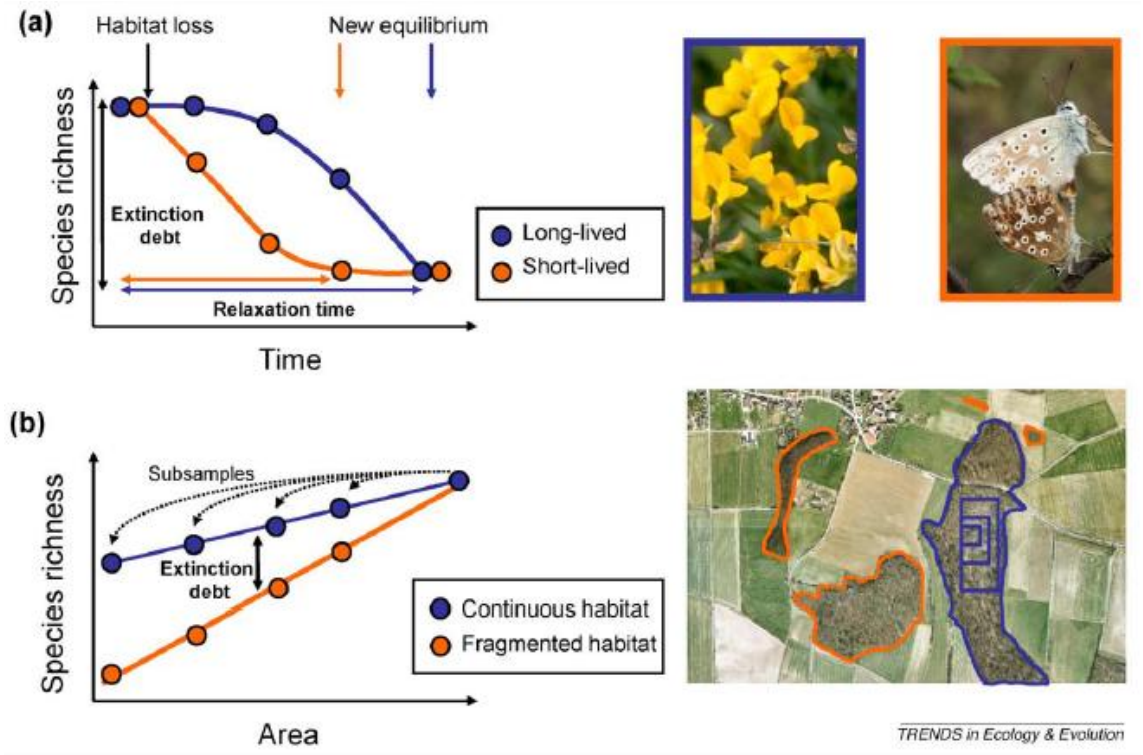


Figure 16. Evolution au cours du temps de la dette d'extinction selon la longueur de vie des espèces (a) et richesse spécifique attendue selon la surface des patchs d'habitats (b). Tirée de Kuussaari et al. (2009).

Selon Kuussaari et al. (2009), il est communément admis que (i) l'étendue de la perturbation environnementale influence le nombre d'extinctions à venir, c'est-à-dire qu'une plus grande perte d'habitat entraîne de plus nombreuses extinctions, (ii) la probabilité pour que la dette d'extinction soit payée augmente avec le temps écoulé depuis la dernière perturbation et (iii) la dette d'extinction est plus susceptible d'exister dans les paysages où la destruction d'un habitat et sa fragmentation sont largement étendues et récentes.

Par ailleurs, la dette d'extinction est estimée particulièrement importante dans les petits patchs d'habitats anciens, où les effets lisières abiotiques et biotiques, notamment gradients environnementaux et interactions entre espèces, peuvent causer une détérioration graduelle de la qualité des habitats (Harper et al. 2005; Laurance 2008). De plus, les effets lisières tendent à augmenter en intensité lorsque la taille des patchs d'habitat diminue, créant ainsi une confusion entre les effets lisières et les effets liés à la surface dans les paysages fragmentés (Laurance & Yensen 1991; Soga et al. 2013). Par conséquent, Laurance (2008) signale que la

plupart des extinctions d'espèces dans les habitats fragmentés ont probablement pour cause une modification de la qualité des habitats. La plupart des dettes d'extinction, originellement attribuées à la perte de surface ou de connectivité entre patchs d'habitats, pourrait ainsi être induite par des effets lisières ou par synergisme entre effets lisières et effets de la réduction de surface des patchs d'habitats (Figure 17). Lorsque la surface d'un patch d'habitat est suffisante, il existe une zone de cœur non impactée par l'effet lisière. Cependant, lorsque la surface d'un patch d'habitat diminue, la zone de cœur d'habitat peut disparaître, et par conséquent, les effets lisières peuvent agir de façon additive, voire synergique, sur les paramètres environnementaux et biotiques du patch d'habitat (Ewers et al. 2007).

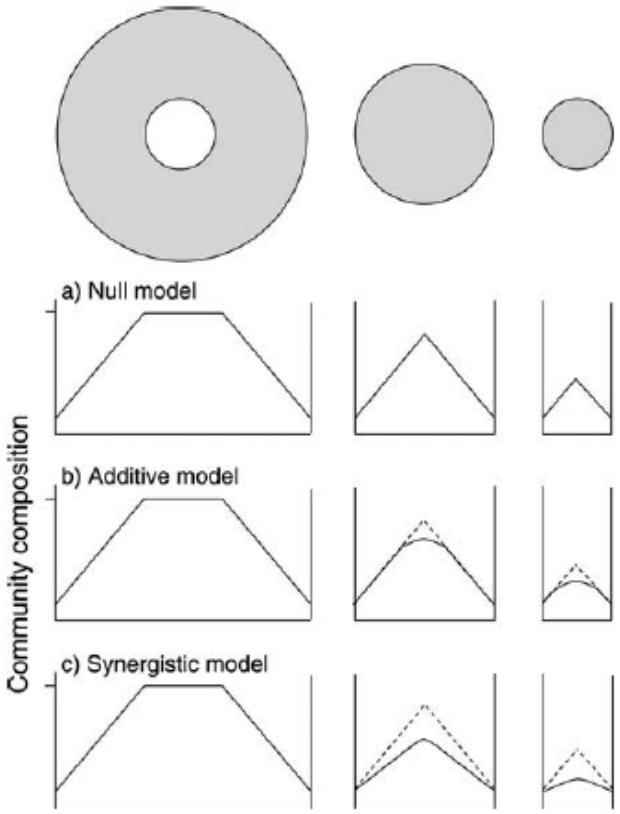


Figure 17. Effet lisière sur la composition des communautés au sein de patchs d'habitats de surface décroissante. Tirée de Ewers et al. (2007).

De la même façon, les perturbations anthropiques tels que la chasse, l'exploitation forestière, les incendies et autres pollutions, peuvent également interagir de façon synergique avec la fragmentation des habitats (Laurance & Cochrane 2001; Laurance 2008). Par ailleurs, plusieurs composantes des changements globaux, non seulement la fragmentation des habitats, mais aussi les changements de régime de perturbation, le changement climatique, ou encore les changements d'occupation du sol, commencent à être perçues comme autant de perturbations susceptibles de modifier la qualité de l'habitat et d'induire une dette d'extinction ou un crédit de colonisation (Jackson & Sax 2010).

3.3. Modification de la qualité environnementale des habitats

3.3.1. Changement de régime de perturbations

Au sein des habitats, tous changements environnementaux et/ou biotiques peuvent remodeler l'assemblage des communautés. Que ce soit l'intensification et/ou l'avancement de la période de fauche au sein d'une prairie, ou encore l'explosion démographique des grands herbivores au sein des forêts, de nombreux changements de régime de perturbation peuvent redéfinir les filtres qui garantissent l'intégrité des communautés. Selon l'intensité de ces changements et les traits de vie des espèces, le changement de régime de perturbations peut-être suivi par un retard de réponse au sein des communautés végétales. Par exemple, en couplant inventaire de la flore et quantification du degré d'abroutissement dans un dispositif forestier d'enclos/exclos, Boulanger et al. (2014) ont montré un effet de l'abroutissement du cerf sur la composition des communautés végétales, mais un retour incomplet de la composition de ces communautés végétales vers celles trouvées en condition de faible abroutissement, et ce même 25 ans après exclusion des herbivores par la mise de ces communautés en enclos. Ces résultats reflètent vraisemblablement une dette d'extinction de certaines espèces favorisées par l'abroutissement et un crédit de colonisation d'espèces anciennement exclues par une pression d'abroutissement intense.

3.3.2. Changement climatique

Face au réchauffement climatique, la dette d'extinction d'une communauté végétale de haute altitude peut être estimée par identification et quantification des espèces subissant un déclin de populations (Jackson & Sax 2010). A l'inverse, l'estimation du crédit de colonisation nécessite la modélisation des probabilités de présence des espèces à partir de l'évolution passée et future des températures. Le surplus ou le déficit d'espèces au sein d'une communauté végétale de haute montagne peut alors être estimé en comparant le décalage temporel entre l'extinction des espèces inféodées aux hautes altitudes et l'arrivée en altitude des espèces historiquement inféodées aux étages inférieurs.

En France, Lenoir et al. (2008) ont montré une élévation significative (29 mètres par décennie en moyenne) de l'optimum altitudinal de 171 espèces forestières entre les périodes 1905-1985 et 1986-2005. Par la suite, Bertrand et al. (2011) ont montré que malgré une augmentation équivalente des températures à basse et haute altitude, un décalage significatif entre climat et communautés végétales ou "dette climatique" était uniquement observé au sein des forêts de plaine. Ce décalage était alors plus de trois fois supérieur à celui, non significatif, observé dans les forêts de montagnes (Bertrand et al. 2011). Par ailleurs, une autre étude récente dans les Alpes françaises a estimé que les espèces de haute montagne devraient elle aussi présenter une dette d'extinction sur en moyenne 40% des surfaces qu'elles occupent actuellement d'ici la fin du 21ème siècle (Dullinger et al. 2012).

Néanmoins, la présence à l'heure actuelle d'une dette d'extinction exclusivement au sein des plaines et des basses montagnes pourrait s'expliquer par les importants changements d'occupations du sol, et notamment le doublement de la surface forestière depuis 1830 en

France (Bodin et al. 2013). En effet, malgré une "thermophilisation" avérée des communautés végétales de sous-bois (Frenne et al. 2013), des effets microclimatiques tels que l'ombrage et le rafraichissement apportés au sous-bois par la densification et la fermeture de la canopée forestière peuvent compenser les réponses attendues des espèces face au réchauffement climatique global et expliquer le décalage climatique apparent (Frenne et al. 2013).

3.3.3. Changement d'occupation du sol

Bien que l'impact des changements d'occupation du sol passés sur la diversité et la composition des communautés végétales ne font aujourd'hui plus aucun doute (Koerner et al. 1997; Dupouey, Dambrine, et al. 2002; Dambrine et al. 2007; Sciama et al. 2009), l'existence d'une dette d'extinction et/ou d'un crédit de colonisation d'espèces végétales au sein des habitats récents reste à démontrer. Bagaria Morató (2015) mentionne le fait qu'il n'existe pas ou peu d'études à l'heure actuelle ayant essayé d'identifier et de quantifier la dette d'extinction et le crédit de colonisation au sein d'habitats récents. A notre connaissance, seules quelques rares études (Piqueray et al. 2011; Bagaria Morató 2015; Naaf & Kolk 2015) ont commencé à s'intéresser à la dette d'extinction et au crédit de colonisation au sein de ce type d'habitats. Ces études ont montré qu'une dette d'extinction et un crédit de colonisation pouvait être décelé sein des forêts récentes (Bagaria et al. 2015), et qu'un crédit de colonisation pouvait être décelé au sein des prairies récentes (Piqueray et al. 2011). Toutefois, la dette d'extinction n'a encore jamais été étudiée en prairie récente.

3.4. De quelle manière étudier la dette d'extinction et le crédit de colonisation ?

Selon l'histoire d'un habitat, différents scénarios ont été ou peuvent être proposés pour étudier la dette d'extinction et le crédit de colonisation, lesquels vont différer suivant le ou les facteurs mis en cause, par exemple la fragmentation ou la modification de l'habitat, et ce que l'on cherche à étudier, par exemple la dette d'extinction, le crédit de colonisation ou les deux ensembles (Tableau 1). L'effet du facteur étudié (fragmentation ou modification de l'habitat) peut se présenter sous forme (i) de perte ou gain de patchs d'habitats et/ou de connectivité entre patchs, (ii) de réduction ou augmentation surfacique des patchs d'habitats, ou encore (iii) de modification de la qualité des patchs d'habitats.

Dans le cas d'un changement d'occupation du sol, la qualité des patchs d'habitats récents passe de celle de l'habitat antérieur à celle de l'habitat actuel, tandis que dans le cas du changement climatique ou de régime de perturbation, la qualité de l'habitat dit "récent" passe de celle de l'habitat avant changement à celle du même habitat après changement. Selon le scénario envisagé, l'étude de la dette d'extinction et/ou du crédit de colonisation peut nécessiter un ou plusieurs groupes de patchs d'habitats, anciens ou récents.

Lorsqu'un habitat est stable spatialement et temporellement, c'est-à-dire non fragmenté et non perturbé, aucune dette d'extinction, ni aucun crédit de colonisation ne sont attendus (Tableau 1). Au contraire, lorsqu'un habitat est soit fragmenté, soit perturbé, une dette d'extinction et un crédit de colonisation devraient être décelables et quantifiables.

Dans le cadre de la fragmentation d'habitat (Tableau 1), l'étude conjointe de la dette d'extinction et du crédit de colonisation au sein d'un habitat n'est possible que par l'utilisation de deux groupes de patchs d'habitats séparés : un premier groupe de patchs d'habitat anciens fragmentés permet d'étudier la dette d'extinction et un second groupe de patchs d'habitats récents permet d'étudier le crédit de colonisation (Piqueray et al. 2011). Au contraire, dans le cadre de la modification de la qualité des habitats (changement climatique, changement de régime de perturbation et changement d'occupation du sol) (Tableau 1), l'étude conjointe de la dette d'extinction et du crédit de colonisation est possible par l'utilisation d'un seul groupe de patchs d'habitats dit récents.

Néanmoins, bien que l'étude des modifications de la qualité des habitats semble plus pratique, au moins deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer l'absence d'étude de la dette d'extinction et du crédit de colonisation au sein d'habitats récents. Premièrement, la rémanence à très long terme (plusieurs siècles ou millénaires) de certaines conditions environnementales, parfois jugée comme irréversible (Dupouey, Dambrine, et al. 2002; Dambrine et al. 2007), a pu limiter ces études en ne permettant pas de considérer des différences floristiques entre forêts récentes et forêts anciennes comme étant le résultat d'une véritable dette d'extinction et/ou d'un crédit de colonisation. En effet, dans ce cas, les différences floristiques entre forêts récentes et forêts anciennes peuvent se maintenir tant que les conditions environnementales héritées des habitats antérieurs perdureront au sein des forêts récentes. Deuxièmement, l'absence de cartes anciennes suffisamment précises au sein d'un territoire ou l'absence de leur vectorisation à large échelle, a également pu limiter les études de dette d'extinction et/ou crédit de colonisation au sein des habitats récents, en raison de l'impossibilité d'identifier les changements d'occupation du sol, et notamment les habitats antérieurs aux habitats actuels.

Tableau 1. Facteurs de dette d'extinction/crédit de colonisation selon l'histoire de l'habitat. Objets d'étude : habitat ancien (en rouge), habitat récent (en bleu).

	Dette d'extinction	Crédit de colonisation
Stabilité de l'habitat (non fragmenté, non perturbé)	-	-
Fragmentation de l'habitat	Perte et/ou réduction surfacique des patchs d'habitat anciens, perte de connectivité	Gain et/ou augmentation surfacique des patchs d'habitat récents, gain de connectivité
Modification de l'habitat	Modification de la qualité des patchs d'habitat anciens vers ceux des habitats récents suite à une perturbation	Modification de la qualité des patchs d'habitat anciens vers ceux des habitats récents suite à une perturbation

3.5. Dette d'extinction et crédit de colonisation : une chance pour la conservation ?

Dans un monde sujet à de rapides changements environnementaux, notamment climatiques et d'occupation du sol, la biodiversité actuelle peut fournir une image trompeuse de la capacité des habitats à héberger la biodiversité à long terme (Vellend & Kharouba 2013). En effet, même si les conditions pour leur persistance à long terme ne sont plus rencontrées, de nombreuses espèces occupent encore actuellement des patchs d'habitat ayant subis une fragmentation et/ou une perturbation par le passé. En raison de leur extinction locale attendue, ces espèces peuvent être qualifiées de "mort-vivantes" ou "*living-dead species"* (Soga & Koike 2013). Face à l'accélération des changements d'occupation du sol au sein des paysages au cours des dernières décennies, quantifier et comprendre la dette d'extinction au sein des habitats anciens et récents pourraient permettre de secourir ces espèces avant leur extinction. Par conséquent, identifier et quantifier la dette d'extinction au sein des habitats est un important défi à relever pour minimiser les futures pertes de biodiversité (Kuussaari et al. 2009; Soga & Koike 2013).

Pour ce faire, il est important de bien dissocier l'impact de la fragmentation, lié à la perte et à la réduction de la surface et de la connectivité des habitats, de celui de la perturbation de tout ou partie des habitats, par modification de leur qualité environnementale. En second lieu, selon les contraintes d'aménagement et/ou économiques, différents leviers d'actions peuvent alors être envisagés, telles que la conservation ou la restauration d'habitats, voire la restauration de populations *in situ*. Face à ces contraintes, Vellend & Kharouba (2013) ont toutefois posé les questions suivantes : devons-nous plutôt favoriser le remboursement du crédit de colonisation dans un patch de forêt récente, c'est-à-dire un patch d'habitat où peu d'espèces spécialistes forestières sont encore présentes, ou plutôt enrayer le déclin de la biodiversité dans un patch de forêt ancienne de surface deux à trois fois plus faible, mais où de nombreuses espèces forestières sont en dette d'extinction ? Bien que de nombreux paramètres soient à prendre en compte, le réponse à ces questions ne semble actuellement possible que par l'évaluation taxon par taxon (ou groupes de taxons), avant d'envisager une éventuelle généralisation, des principaux facteurs à l'origine de la dette d'extinction et du crédit de colonisation et de la durée du temps de relaxation nécessaire à leur résorption.

Si la dette d'extinction est principalement causée par la perturbation des habitats, ce qui par l'effet lisière semble être le cas même au sein des habitats anciens lorsqu'ils sont fortement fragmentés (Ewers et al. 2007; Hanski 2013), il devrait alors être possible de raviver la plupart des espèces vouées à l'extinction et permettre leur maintien au cours du temps en améliorant la qualité de l'habitat perturbé (Soga et al. 2013). Une possibilité serait alors d'éviter la déstructuration des lisières en réduisant l'intensité et la fréquence de leur entretien mécanique (Cadenasso et al. 2003). Une autre solution serait de réduire les flux de polluants émanant des habitats adjacents, telle que la fertilisation des cultures adjacentes aux patchs d'habitats forestiers sensibles (Weathers et al. 2001), permettant ainsi de limiter la portée de l'effet lisière au sein de ces patchs d'habitat. Les mêmes solutions seraient à préconiser pour les patchs d'habitats récents, tout en recherchant cette fois un compromis entre possibilité de colonisation de ces patchs d'habitats par les espèces en crédit de colonisation, notamment par

le maintien d'une relative perméabilité des lisières, et possibilité d'établissement et de maintien de ces espèces au sein des patchs, en favorisant une perméabilité sélective.

Actuellement, les stratégies de conservation visant à l'amélioration de la connectivité des habitats soulèvent encore beaucoup d'incertitudes (Hodgson et al. 2009; Hodgson et al. 2011), tandis que l'amélioration de la qualité des habitats, par restauration de l'habitat ou augmentation de sa surface, semble être selon certains auteurs, une stratégie de conservation bien plus robuste (Soga et al. 2013).

4. Problématiques, objectifs et organisation de la thèse

4.1. Problématiques

Face à l'intensification des changements globaux (changements d'occupation du sol, changements climatiques, *etc*...), mieux connaître les capacités de dispersion, d'établissement et de persistance des espèces au sein des communautés végétales est aujourd'hui un pré-requis indispensable pour la conservation de la biodiversité et le maintien du bon fonctionnement des écosystèmes sur le long terme. Historiquement, les études de végétation, à travers la phytosociologie, se sont attachées à décrire les associations végétales dans des conditions d'homogénéité et de stabilité environnementales et floristiques. Cependant, des liens spatiaux et temporels entre unités de végétations ont très vite été mis en évidence, notamment l'existence d'une continuité spatiale et temporelle entre communautés végétales. Alors que les règles d'assemblage des communautés végétales commencent à être bien connues au sein des habitats (forêts, prairies, cultures, *etc*...), c'est-à-dire sous conditions environnementales relativement homogènes spatialement, il n'en est cependant pas de même pour les interfaces entre habitats, au sein desquelles les conditions environnementales sont plus hétérogènes. Par ailleurs, les communautés végétales sont encore trop souvent considérées en équilibre avec les conditions environnementales des habitats, sans prise en compte de leurs histoires. En conséquence, l'influence des perturbations induites par les changements globaux reste encore relativement peu étudiée. Si la notion de climax décrit un équilibre dynamique et une certaine stabilité des communautés végétales au sein des habitats, les variations de conditions environnementales au cours du temps peuvent induire une instabilité de ces communautés, avec de possibles décalages temporels entre le changement de conditions environnementales au sein des habitats et la réponse des espèces au sein des communautés.

Au sein des interfaces forêt-prairie, les communautés végétales peuvent différer de par un effet lisière, en raison de l'hétérogénéité des conditions environnementales entre habitats, mais également de par un effet histoire, selon la stabilité temporelle des habitats.

Les gradients environnementaux induits par l'effet lisière vont agir comme un filtre sur le pool d'espèces régional en définissant différents pools locaux spécialistes et généralistes qui vont déterminer la distribution des espèces au sein des communautés végétales au sein des interfaces forêt-prairie (cf. Figure 7). Le filtrage par les conditions environnementales de l'habitat s'effectue selon la tolérance physiologique des espèces et leurs capacités d'adaptation, lesquelles dépendent de la réponse de leurs traits aux gradients environnementaux. Les espèces, notamment celles appartenant aux pools d'espèces spécialistes d'un habitat, devraient avoir des tolérances physiologiques et des valeurs de traits plus similaires au sein de leur pool, qu'entre les différents pools d'espèces. Par conséquent, ces pools d'espèces forment vraisemblablement des groupes écologiques et/ou des groupes de réponse spécifique que l'on devrait pouvoir différencier par leurs valeurs de traits.

La présence de traits ou valeurs de traits améliorant la capacité de dispersion des espèces devrait favoriser les événements de dispersion nécessaires à la dissémination des diaspores d'espèces spécialistes en dehors des limites de leur habitat. De plus, certaines espèces,

notamment celles appartenant aux strates arborée et arbustive, mais aussi certaines espèces de la strate herbacée, peuvent réduire le stress environnemental et faciliter l'établissement et la persistance d'autres espèces en dehors de leurs conditions environnementales optimales, contribuant ainsi à l'effet lisière.

En cas de changements d'occupation du sol, la rémanence de conditions environnementales au sein des habitats récents peut influencer la composition des communautés végétales en favorisant l'existence d'une dette d'extinction et/ou d'un crédit de colonisation. L'arrivée des espèces au sein des communautés d'habitats récents dépend alors de la capacité de dispersion des espèces, tandis que l'établissement et la persistance des espèces dépendent de l'adéquation entre les exigences écologiques des espèces et les conditions environnementales abiotiques et biotiques des habitats.

Dans les cas de déforestation et d'afforestation entre forêt et prairie, la rémanence de certaines conditions environnementales au sein des habitats récents peut interférer avec l'effet lisière et réduire les différences environnementales entre forêt et prairie. Au sein des forêts et prairies récentes, les conditions environnementales devraient ainsi être intermédiaires entre celles des forêts et prairies anciennes. Cette réduction du stress environnemental entre forêt et prairie par l'effet histoire, vraisemblablement similaire à celui de l'effet lisière, devrait alors être favorable à la coexistence d'un grand nombre d'espèces au sein des habitats récents et notamment d'espèces spécialistes des deux habitats en raison de la dette d'extinction.

La question à laquelle nous tenterons de répondre dans cette thèse sera alors la suivante :

Quels sont les effets de la distance à la lisière et des changements d'occupation du sol sur les conditions environnementales et la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales au sein des interfaces forêt-prairie ?

4.2. Objectifs et organisation de la thèse

Afin de répondre à la question générale de cette thèse, le manuscrit s'organisera autour de 3 jeux d'objectifs formant trois chapitres distincts. Le **premier chapitre** regroupe deux objectifs visant à déterminer les patrons de distribution, spatiaux et temporels, des conditions environnementales le long des interfaces forêt-prairie, d'abord selon la distance à la lisière, puis selon l'histoire de l'habitat dans des cas d'afforestation et de déforestation. Le **second chapitre** regroupe trois objectifs. Les deux premiers sont similaires aux précédents, mais s'appliquent aux patrons de distribution, spatiaux et temporels, des espèces au sein des communautés végétales le long des interfaces forêt-prairie. Le troisième objectif s'attache en plus à évaluer dans quelle mesure la distance à la lisière et l'histoire de l'habitat sont impliqués dans chaque habitat et peuvent interagir sur les patrons observés. Enfin, le **troisième chapitre** regroupe deux objectifs devant nous permettre de déterminer si les traits de vie des espèces diffèrent entre les pools d'espèces locaux, spécialistes de chaque habitat et généralistes, et s'ils peuvent ainsi être utilisés comme marqueurs des différences floristiques (i) entre habitats

(forêts *versus* prairies) et (ii) entre histoires de l'habitat (forêts anciennes *versus* forêts récentes, et prairies anciennes *versus* prairies récentes) dans le cas d'une dette d'extinction et/ou d'un crédit de colonisation.

Ainsi, à travers trois chapitres de thèse, nous avons comme objectifs d'étudier séparément l'effet lisière et l'effet histoire le long des interfaces forêt-prairie sur (i) les conditions environnementales, (ii) la flore, c'est-à-dire la structure taxonomique des communautés végétales, et pour finir (iii) les traits de réponse, c'est-à-dire la structure fonctionnelle des communautés (Figure 18).

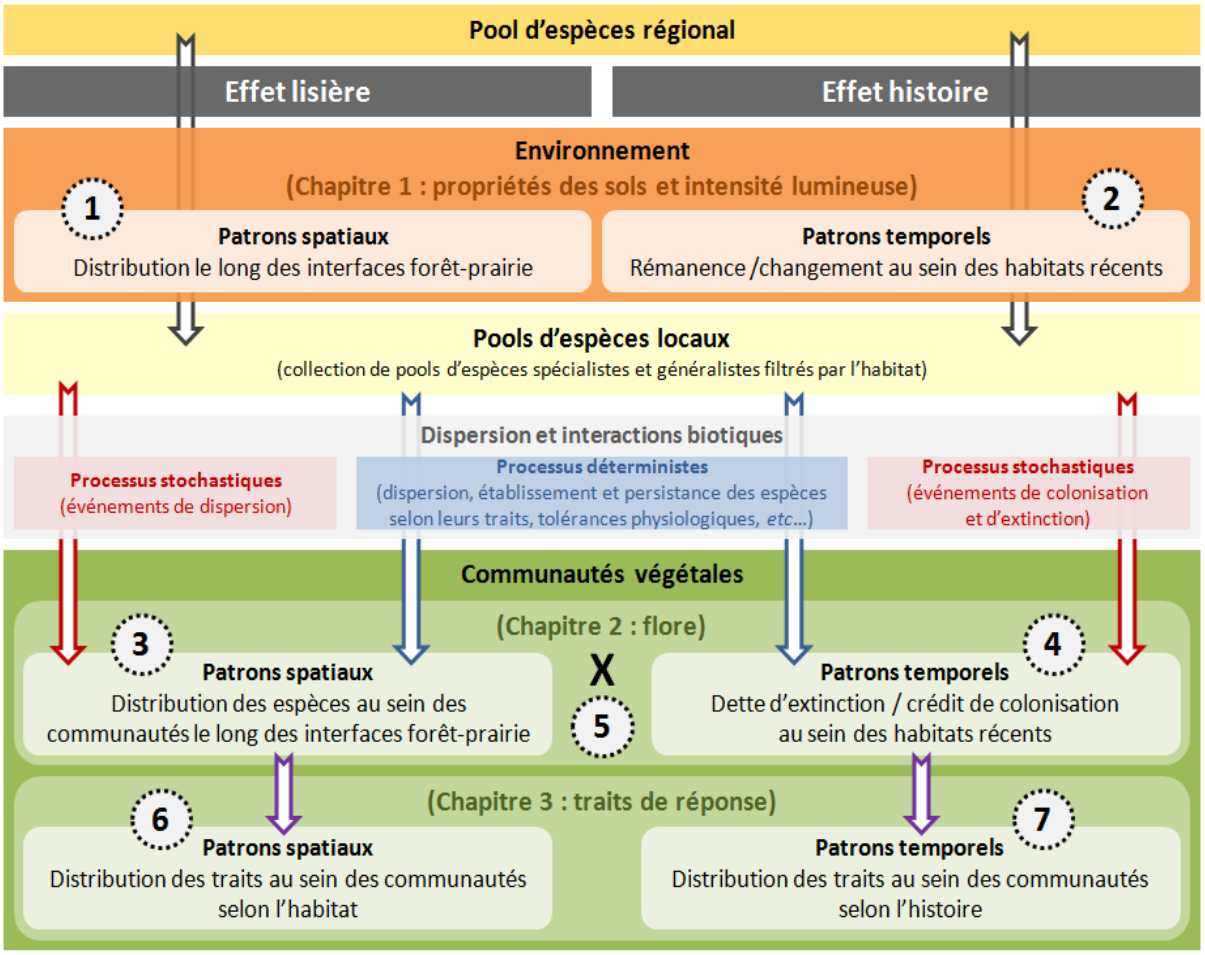


Figure 18. Organisation de la thèse selon les objectifs et problématiques. Les numéros correspondent aux objectifs détaillés dans le texte.

Chapitre 1

(1) Identifier les contrastes environnementaux principaux et les patrons de distribution des variables environnementales au sein des interfaces forêt-prairie

Nous faisons l'hypothèse de l'existence de gradients environnementaux entre forêt et prairie résultant (i) d'une disposition non aléatoire des occupations du sol (habitats) le long des versants par rapport à la topographie et à la texture des sols (concernant certains gradients de propriétés physico-chimiques des sols), (ii) de différences de formations végétales (concernant les gradients d'intensité lumineuse et de certaines propriétés de sols) et (iii) de différences de pratiques comme la fertilisation en prairie (concernant notamment les gradients de richesse en nutriments des sols).

(2) Evaluer l'héritage environnemental au sein des habitats récents (rémanence ou changement rapide des conditions environnementales)

Nous faisons l'hypothèse d'une rémanence particulièrement forte des conditions environnementales non directement influencées par les occupations du sol, telle que la texture des sols. Au contraire, un changement progressif de l'intensité lumineuse et des propriétés chimiques des sols (acidité, richesse en nutriments) est attendu en raison des changements de formations végétales et de pratiques de gestion, telle que la fertilisation, après changement d'occupation du sol.

Chapitre 2

(3) Identifier et caractériser la distribution des pools d'espèces spécialistes et généralistes au sein des communautés végétales le long des interfaces forêt-prairie

Nous faisons l'hypothèse de l'existence d'un effet lisière en forêt et en prairie en raison de la transgression possible d'espèces spécialistes des habitats adjacents, lesquelles devraient augmenter la richesse spécifique des communautés végétales de lisières. Si le long des interfaces forêt-prairie les espèces végétales répondent plus aux gradients d'intensité lumineuse qu'aux autres gradients, alors un plus fort effet lisière devrait être trouvé en prairie en raison des ombres projetées en lisière de prairie par les forêts adjacentes. Si les conditions environnementales sont trouvées intermédiaires au sein des lisières comparées à celles des cœurs de forêt et de prairie, alors un certain nombre d'espèces spécialistes de lisières peuvent s'ajouter au mélange d'espèces spécialistes des habitats.

(4) Evaluer l'effet du déplacement des lisières (afforestation et déforestation) sur la distribution des espèces dans les habitats récents (dette d'extinction et crédit de colonisation)

Nous faisons l'hypothèse de la présence d'une dette d'extinction au sein des communautés végétales lorsque la rémanence des conditions environnementales de l'habitat antérieur est forte. Toutefois, un changement rapide des conditions environnementales peut laisser une dette d'extinction au sein des habitats si les espèces en dette d'extinction ont de fortes

capacités de persistance ou si les espèces en crédit de colonisation ont de faibles capacités de dispersion. Si les espèces répondent plus fortement à l'intensité lumineuse qu'aux autres conditions environnementales, il est probable que les forêts récentes, mettant plusieurs décennies à former une canopée, présentent une plus forte dette d'extinction et/ou crédit de colonisation comparées aux prairies récentes, lesquelles sont issues d'une déforestation soudaine.

(5) Evaluer l'influence relative de l'effet lisière et de l'effet histoire sur la distribution des espèces au sein des communautés végétales le long d'interfaces forêt-prairie et déterminer s'il existe une interaction entre patrons spatiaux et patrons temporels au sein des habitats

Pour les raisons évoquées dans les objectifs précédents, nous faisons l'hypothèse que l'effet histoire devrait être plus fort que l'effet lisière en forêt et l'inverse en prairie. Au sein des lisières de prairies récentes, mais peut-être également au sein des lisières de forêts récentes, s'il existe un lien entre patrons spatiaux et patrons temporels de distribution des espèces, l'effet lisière pourrait interagir avec l'effet histoire et favoriser le maintien des espèces en dette d'extinction et/ou défavoriser l'arrivée des espèces en crédit de colonisation.

Chapitre 3

(6) Déterminer si les valeurs de traits des pools d'espèces peuvent expliquer la distribution des espèces au sein des communautés végétales le long des interfaces forêt-prairie

D'après le concept de communauté intégrée et l'approche fonctionnelle de l'assemblage des communautés, les espèces devraient présenter des valeurs de traits plus similaires au sein qu'entre les différents pools d'espèces locaux, notamment parmi les pools spécialistes. Ces différences de valeurs de traits entre pools d'espèces expliqueraient alors la proportion d'espèces de chaque pool trouvée au sein des communautés le long des interfaces forêt-prairie.

(7) Déterminer si les traits des espèces peuvent marquer la dette d'extinction et/ou le crédit de colonisation.

Si les différences de valeurs de traits entre pools d'espèces sont assez fortes, nous faisons l'hypothèse que les valeurs de traits moyennes au sein des communautés pourraient être utilisées comme des marqueurs de différences floristiques entre habitats et par conséquent de dette d'extinction et/ou crédit de colonisation entre habitats anciens et habitats récents.

Zone d'étude

1. Présentation (Parc Naturel Régional de Lorraine)

Le Parc Naturel Régional de Lorraine (PNRL) est un parc naturel régional français créé en 1974. Il est situé au sein de l'ancienne région administrative de la Lorraine dans le nord-est de la France (Figure 19). C'est un espace créé par des communes contigües souhaitant mettre en place un projet de conservation de leur patrimoine naturel et culturel partagé sur un territoire cohérent. Il est labellisé par l'Etat et soumis à une charte définissant le programme de conservation, d'étude et de développement à mettre en œuvre sur le territoire. La superficie du PNRL varie en fonction de l'intégration et/ou du départ de communes membres à chaque révision de la charte (tous les 12 ans). Suite à la révision de la charte du PNRL pour la période 2015-2027, cette superficie atteint près de 220 000 ha pour 191 communes réparties entre les départements de la Meuse, de la Meurthe-et-Moselle et de la Moselle. Une particularité du PNRL est d'être organisé en deux aires disjointes, une partie Ouest à cheval sur les trois départements (Meuse, Meurthe-et-Moselle et Moselle) et une partie Est localisée entièrement en Moselle.

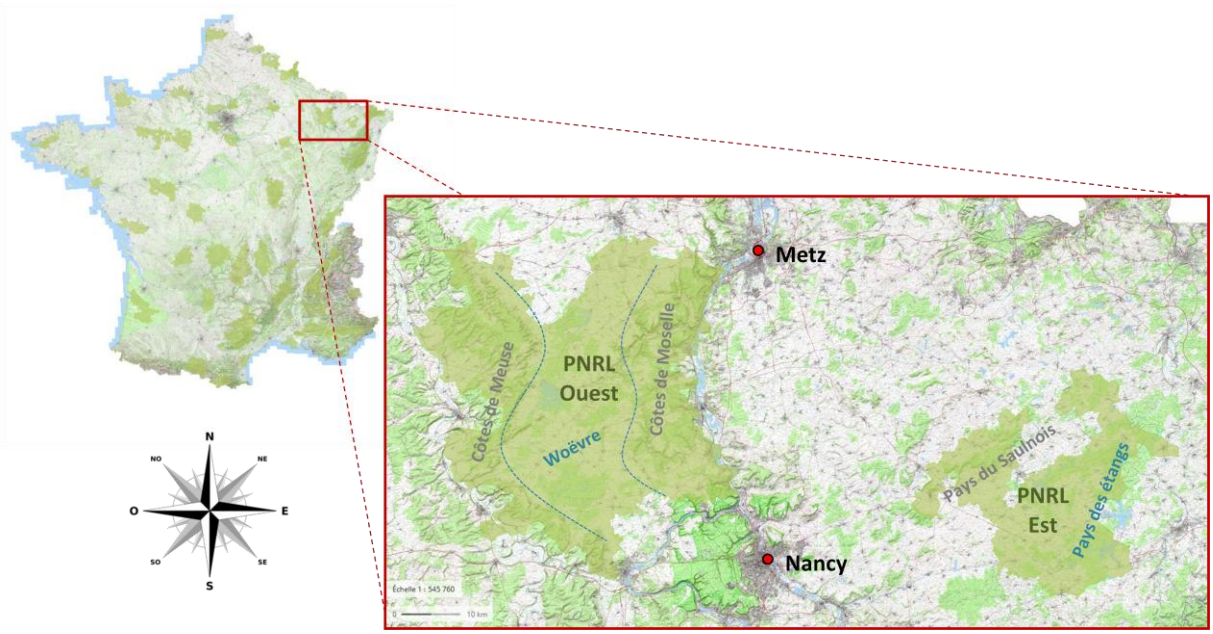


Figure 19. Localisation du Parc Naturel Régional de Lorraine et de ses principales régions naturelles en France. En bleu : plaines argileuses de la Woëvre et du Pays des Etangs étudiées dans cette thèse. Fonds de carte modifiés de https://www.geoportail.gouv.fr.

2. Contexte environnemental

2.1. Géologie et topographie

Le PNRL repose sur des terrains du Trias et du Jurassique formant la bordure externe du bassin sédimentaire parisien. D'est en ouest, des dépressions argileuses et des reliefs de côtes ou cuestas (de 169 m à 416 m d'altitude) alternent au sein du paysage sous forme de bandes

orientées nord-sud, induisant des dénivelés allant parfois jusqu'à 200 mètres. Dans la partie est du PNRL se trouve essentiellement les dépressions du Pays des étangs et du Saulnois reposant sur les marnes argileuses du Keuper (Roger 2007), auxquelles s'ajoute la côte de Bride et Koeking. La présence d'inclusions salifères, de gypse et d'anhydrite dans les sédiments du Trias permet parfois la résurgence de sources salées au sein de ces marnes argileuses notamment dans le secteur de la vallée de la Seille. Dans la partie ouest du PNRL se trouve la plaine argileuse de la Woëvre, reposant essentiellement sur les marnes argileuses du Callovien et les calcaires marneux du Bathonien (Chèvremont 2004; Donsimoni 2007). Cette plaine argileuse sépare les côtes calcaires du Bajocien à l'est (côtes de Moselle) et de l'Oxfordien à l'ouest (côtes de Meuse), et au-delà des côtes, les vallées de la Moselle et de la Meuse forment les pourtours de cette partie ouest. Dans l'ensemble du PNRL, les socles géologiques marneux ou calcaires sont fréquemment recouverts de formations superficielles quaternaires telles que des limons éoliens, des alluvions ou encore des colluvions. Les dépôts de limons éoliens occupent de grandes surfaces, notamment lorsque le relief est peu accidenté, et présentent des épaisseurs variables allant de quelques décimètres à plusieurs mètres (Le Tacon 1967). Les alluvions récentes déposées du quaternaire à aujourd'hui et les alluvions anciennes déposées à la période du Néogène recouvrent les grandes vallées et les bas de pente formant des terrasses autour du lit des rivières. Selon les occupations du sol actuelles et passées, des colluvions érodées et déposées du quaternaire à aujourd'hui peuvent également recouvrir plus ou moins fortement les bas de pente et thalwegs. En effet, en cas de couvert végétal restreint, limons de plateaux et argiles de décarbonatation peuvent s'éroder au sein de ces paysages collinéens et s'accumuler dans les thalwegs et bas de pente (Brubaker et al. 1993) (Figure 20). Les sols des thalwegs et bas de pente sont alors souvent plus riches en minéraux et nutriments quel que soit l'occupation du sol (Schimel et al. 1985; Hook & Burke 2000). En retour, les formations végétales et les choix d'occupation du sol ont été et sont encore parfois aujourd'hui influencés par la topographie et les propriétés des sols (Hook & Burke 2000; Solon et al. 2007).

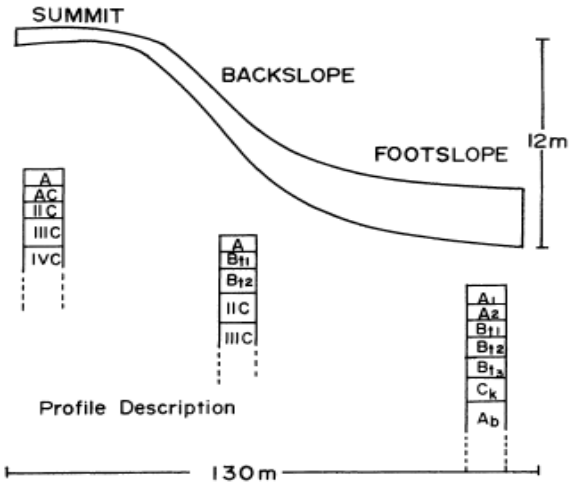


Figure 20. Topographie et profils de sols le long d'un flanc de colline steppique.
Tiré de Schimel et al. (1985).

2.2. Sols

Au sein du PNRL, les sols sont pour la plupart des sols bruns. Au sein des côtes et plateaux, sur socle calcaire, se trouvent principalement des sols bruns calciques, appelés calcosols ou calcisols (Baize & Girard 2009). Ces sols sont recouverts d'un mull calcique ou d'un mull eutrophe (Jabiol et al. 2007). Au sein des plaines argileuses, sur socle marneux ou marno-calcaire, ce sont des sols bruns d'origine organique, appelés brunisols (Baize & Girard 2009), qui sont le plus fréquemment rencontrés, lesquels peuvent être plus ou moins lessivés et décarbonatés. Lorsque la roche-mère est très riche en argiles (plus de 40 à 50%) et que les horizons supérieurs sont peu appauvris par le lessivage, les sols sont appelés pélosols et sont caractérisés par une faible perméabilité et une relative acidité, même sur roche-mère calcaire (Brethes 1976). En hiver, ces sols peuvent présenter une nappe perchée en raison de l'imperméabilité des argiles, tandis qu'en été, ces sols peuvent se dessécher fortement et former des fentes et crevasses en raison du retrait des argiles gonflantes. Au sein des plaines et dépressions argileuses du PNRL, les pélosols riches en nutriments mais saisonnièrement engorgés sont souvent recouverts de prairies de fauche (Mathis 2009) ou de forêts de type chênaie-charmaie (Brethes 1976). L'humus est alors de type mull eutrophe ayant pour caractéristique une décomposition rapide de la litière (Jabiol et al. 2007).

Lorsqu'ils sont surmontés par des placages de limons, les sols précédents sont plus acides, moins argileux et moins humides car plus battants (Brethes 1976). Nous pouvons alors distinguer (i) des sols bruns faiblement lessivés avec une épaisseur de limons de 20 à 40 cm surmontant les marnes argileuses, (ii) des sols bruns moyennement lessivés se développant sur des limons plus ou moins épais de 40 à 70 cm d'épaisseur, et (iii) des sols fortement lessivés ou luvisols se développant sur des limons d'épaisseur supérieure à 70 cm (Brethes 1976). Plus les sols sont lessivés, plus leur activité biologique décroît. Par conséquent, les humus passent d'eumull ou mull vrai de décomposition rapide à des humus de type mesomull, dysmull, oligomull, voire moder de décomposition beaucoup plus lente (Jabiol et al. 2007). En cas de présence permanente ou temporaire d'une nappe d'eau, ces sols bruns peuvent devenir hydromorphes et passer à des sols de type gleys à pseudo-gleys, caractérisés par une oxydo-réduction du fer.

2.3. Climat

Le climat de la Lorraine est de type semi-continental avec des influences atlantiques à l'ouest et des influences continentales à l'est (Frécaut 1983). Au sein du plateau lorrain, les moyennes annuelles de précipitation et de température sont respectivement de 714 mm et 10°C pour la période 1981-2000 (Météo France). Les précipitations s'étalent sur toute l'année, tandis que les écarts de température sont relativement grands entre hiver et été, en moyenne 1,2°C en janvier et 18,3°C en juillet au centre de la Lorraine à Nancy (Météo France). Dans l'ensemble de la Lorraine, l'élévation en altitude d'ouest en est et les vents dominants venant majoritairement de l'ouest déterminent une augmentation des précipitations annuelles, de 900 mm sur les contreforts vosgiens à parfois plus de 2000 mm sur les sommets des Vosges

(Frécaut 1983). De par leurs saillies au sein du paysage, les plateaux calcaires peuvent présenter localement des précipitations allant jusqu'à plus de 1000 mm (Donsimoni 2007). Par ailleurs, en raison de la forte infiltration des précipitations au sein des plateaux calcaires, des sources jaillissent au pied des côtes et alimentent un important réseau hydrographique au sein des plaines argileuses. Les prairies et forêts des thalwegs et bas de pente sont alors fréquemment inondées en hiver lorsque les sols sont engorgés par les remontées de nappes et par la stagnation des précipitations au sein des sols les plus argileux et les moins perméables.

3. Contexte paysager

3.1. Eléments cadres

Au sein du PNRL, les surfaces forestières sont plus étendues au sein des côtes calcaires qu'au sein des plaines argileuses. Contrairement aux grands massifs domaniaux nichées au sein des côtes calcaires, les plaines argileuses ne conservent aujourd'hui que quelques grands massifs domaniaux atteignant le millier d'hectares, alors que la plupart des autres surfaces boisées sont des forêts communales ou privées de quelque dizaines à quelques centaines d'hectares (Brethes 1976).

Concernant les surfaces agricoles, les grandes cultures (céréales, colza,...) dominent au sein des plateaux calcaires, tandis que des systèmes de type polyculture-élevage dominent au sein des plaines argileuses (Agreste Lorraine 2013). Néanmoins, au sein des plaines argileuses, les grandes cultures sont plus présentes dans la Woëvre à l'ouest du PNRL, qu'au sein du Saulnois et du Pays des étangs dans la partie Est où l'élevage domine plus fortement. Au sein du PNRL, les deux tiers des exploitations possèdent des bovins et 16% des ovins, et par conséquent, la surface agricole utile consacrée aux surfaces toujours en herbe, c'est-à-dire aux prairies permanentes de fauche et pâtures, s'élève à hauteur de 39% dans la partie Est et 24% dans la partie Ouest, soit 79% de la surface fourragère pour l'ensemble du PNRL (Agreste Lorraine 2014). Sur l'ensemble de la Lorraine, 46% de la surface toujours en herbe est exclusivement consacrée à la fauche, 21% est fauchée puis pâturée et 33% est exclusivement pâturée (Agreste Lorraine 2015). Deux tiers de ces surfaces sont au moins annuellement fertilisées et reçoivent en moyenne 63 kg/ha d'azote minéral, le plus souvent en une seule fois (Agreste Lorraine 2015). A la fertilisation azotée, peut s'ajouter des fertilisations dites de fond tel qu'un apport de phosphore et de potassium, lequel semble cependant beaucoup moins courant depuis le début des années 1980 (Huyghe 2009).

3.2. Occupation du sol

De 1997 à 2014, près de 200 000 ha d'occupations du sol ont été vectorisées au sein du PNRL, dont une majeure partie à la suite de la constitution d'Atlas communaux. Pour notre étude, les nombreuses occupations du sol distinguées par le PNRL ont été regroupées en 4 grandes occupations du sol : (i) cultures (regroupant terre cultivé et jachère), (ii) forêts (regroupant

forêt, boisement résineux, lisière, fruticée, peupleraie, aulnaie/saulaie, zone de régénération et boisements divers), (iii) prairies (regroupant prairie et pelouse) et (iv) autres (regroupant vigne, verger, friche, roselière, cariçaie, marais, étang, gravière, carrière, jardin, potager, zone urbanisée, réservoir industriel, lagune et espaces non définis).

Afin de nous permettre de sélectionner trois types d'interfaces forêt-prairie au sein du PNRL, ces 4 occupations du sol ont été croisées avec les occupations du sol des minutes des cartes d'Etat-Major levées aux alentours de 1830 en Lorraine et vectorisées selon une méthodologie développée par Favre et al. (2013). Pour ce croisement, les différentes occupations du sol de 1830 ont également été regroupées en 3 grandes occupations du sol : (i) cultures, (ii) forêts et (iii) prairies (regroupant prairie de fauche, prairie marécageuse, pâquis, pâture, chaume et pâturage de montagne).

Occupations du sol en 1830

Aux alentours de 1830, les forêts, prairies et cultures représentaient 93.3% de la surface du PNRL (Figure 21). Les cultures étaient dominantes occupant la moitié du territoire (50.5%), suivies des forêts occupant approximativement un tiers du territoire (33.1%). Les prairies en troisième position occupaient seulement 9.7% de la surface du PNRL en 1830. A cette époque, seul 6.7% de ce territoire très rural est alors occupé par les surfaces en eau, le bâti, les jardins, vergers, vignes et autres occupations du sol.

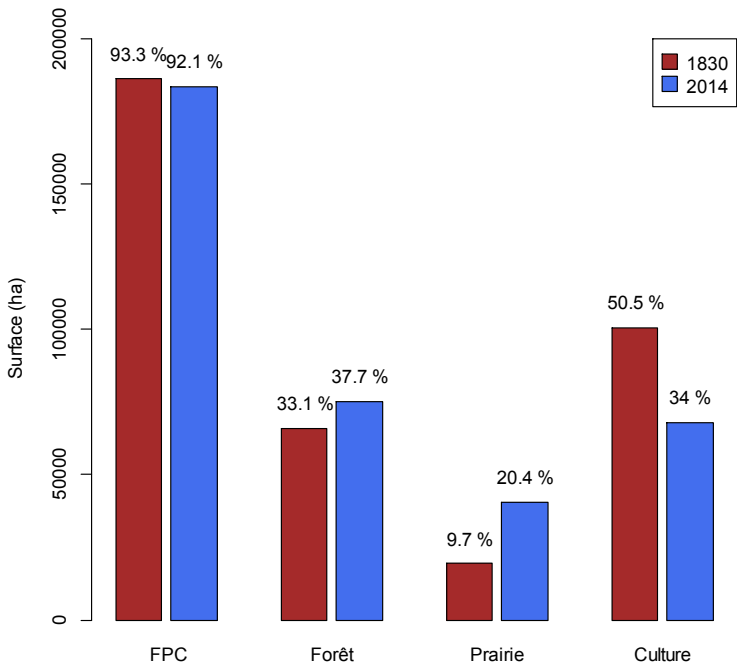


Figure 21. Surfaces et pourcentages du territoire du PNRL occupés par les forêts, prairies et cultures prises ensembles (FPC) et séparément.

Occupations du sol en 2014

Presque deux siècles plus tard, en 2014, les surfaces occupées par les forêts, prairies et cultures n'ont quasiment pas régressé et s'élèvent encore à 92.1% du territoire, soit un déficit net représentant à peine 1.2% du territoire (environ 2400 ha) (Figure 21). Ce très faible déficit s'explique en partie par la conversion d'autres occupations du sol en forêts, prairies ou cultures et ce à hauteur de 2,8% du territoire (Figure 22). Parmi les changements expliquant ce déficit, nous pouvons noter (i) l'abandon et la recolonisation par la forêt de nombreuses surfaces de vignes au sein des reliefs de côtes au début du XXème siècle suite aux ravages du phylloxera et à la création de voies ferroviaires qui ont facilité à terme les échanges avec des régions à forte vocation viticole, (ii) l'abandon de vergers et houblonnières suite aux exodes ruraux consécutifs à la révolution industrielle, ou encore (iii) l'abandon définitif de plusieurs villages pour un retour de la forêt suite aux destructions de la première guerre mondiale. Toutefois, entre 1830 et 2014, la plupart des échanges de terres ont eu lieu entre forêts, prairies et cultures, et représentent presque un quart du territoire (24,9%) (Figure 22).

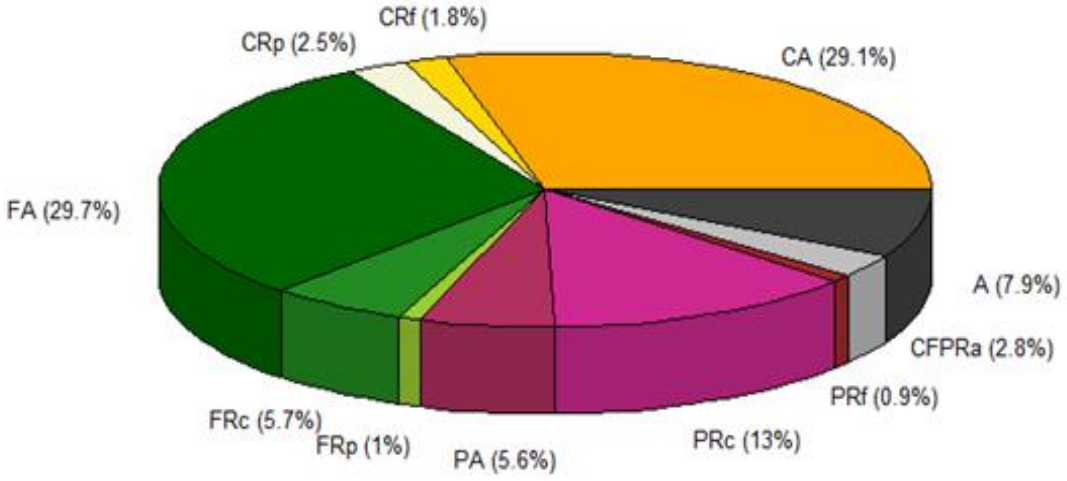


Figure 22. Surfaces des occupations du sol selon leur histoire au sein du PNRL (surface totale = 199522 ha). Les occupations du sol restées les mêmes depuis 1830 sont qualifiées d'anciennes et celles ayant subies un changement d'occupation du sol depuis 1830 sont qualifiées de récentes. Occupation du sol : CA (culture ancienne), CRf (culture récente sur forêt), CRp (culture récente sur prairie), FA (forêt ancienne), FRc (forêt récente sur culture), FRp (forêt récente sur prairie), PA (prairie ancienne), PRc (prairie récente sur culture), PRf (prairie récente sur forêt), CFPRa (culture, forêt et prairie récentes issues d'autres occupations du sol), A (autres occupations du sol).

Au sein du PNRL, les changements d'occupation du sol entre forêts, prairies et cultures les plus importants ont eu lieu suite à l'abandon d'anciennes surfaces cultivées, avec 13% du

territoire ayant servi à l'extension des surfaces de prairies et 5,7% délaissés en faveur d'un retour de la forêt (Figure 22). De ce fait, les surfaces cultivées qui occupaient la moitié du territoire du PNRL en 1830, n'en occupent aujourd'hui plus qu'un tiers (34%) (Figure 21). A l'inverse, les surfaces de forêts ont progressé de 33,1% en 1830 à 37,7% en 2014, et les surfaces de prairie ont plus que doublé en passant de 9,7% en 1830 à 20,4% en 2014 (Figure 21). De faibles conversions de surfaces de prairie (2,5%) et de forêt (1,8%) en surfaces cultivées contrebalancent légèrement ces échanges majoritaires. Entre 1830 et 2014, les échanges de terres entre forêts et prairies sont moins importants et le bilan fait état du passage d'environ 1% du territoire du PNRL de forêt à prairie et 1% concernant le changement inverse (Figure 22).

Encart. A notre connaissance, aucune synthèse ne relate aujourd'hui la progression des surfaces de prairies au cours des deux derniers siècles enFrance ou en Lorraine. Bien au contraire, une diminution importante des surfaces de prairies a été rapportée au cours des dernières décennies (Agreste 2015). Cette évolution reflète de grands changements de systèmes agricoles au cours du XIXème siècle, puis du XXème siècle. De la seconde moitié du XIXème siècle jusqu'aux années 1950-60, les surfaces de culture ont vraisemblablement régressées en raison de l'exode rural provoqué par la révolution industrielle et l'amélioration globale des rendements. Les surfaces ainsi libérées ont alors permis l'essor de l'élevage, notamment bovin, et l'extension des surfaces de prairie de fauche et de pâture. A la suite de la révolution verte des années 1950-60, l'accentuation de l'exode rural a alors vraisemblablement entraîné un déclin aussi bien de terres cultivées que des prairies. Au sein du PNRL, les surfaces de prairies ayant auparavant plus que doublées depuis 1830, date de leur minimum relevé (<10% du territoire), sont encore aujourd'hui bien supérieures à ce niveau, soit 20,4%. Cependant, certaines prairies permanentes ont peut-être subies de courtes phases de cultures et ne pourraient être classées aujourd'hui que comme prairies temporaires.

3.3. Distribution topographique des forêts, prairies et cultures

Au sein du PNRL, la distribution des forêts, prairies et cultures est principalement déterminée par la distance aux centres des villages et fermes isolées selon un modèle concentrique lié à l'essartage ancien, mais aussi et surtout à la topographie.

Jusqu'au XIXème siècle, les plateaux calcaires (côtes de Moselle et côtes de Meuse) étaient soit forestiers, soit voués aux cultures ou au pastoralisme, tandis que leurs flancs, notamment en exposition sud, étaient souvent le support de vignes et de vergers (Rochel 2016). Entre 1830 et 2014, l'exode rural est responsable de l'abandon progressif des cultures et du pastoralisme entraînant la recolonisation des plateaux et de leurs flancs abrupts par la forêt (Rochel 2016). Au sein de la Woëvre, du Saulnois et du Pays des Etangs, les reliefs sont plus modestes et forment des ondulations alternant interfluves et dépressions au sein de paysages collinéens d'altitudes modérées. D'hier à aujourd'hui, les sommets collinéens sont souvent laissés à la forêt, tandis que les pentes, mieux alimentées en eau et peu érodées en raison de leurs faibles dénivelés, sont principalement occupées par des cultures et parfois par des pâturages (Mathis

2009). Les bas de pente et les thalwegs, riches en nutriments mais souvent très humides, voire submergés une partie de l'année, sont souvent gérés en prairie de fauche (Mathis 2009).

Afin de vérifier ces informations peu chiffrées dans la littérature, nous avons entrepris l'étude de la distribution des forêts, prairies et cultures par classes topographiques (des thalwegs aux sommets de côtes et collines) en utilisant un indice de position topographique (TPI, voir détails dans la partie matériels et méthodes) (Jenness et al. 2013). Ces analyses nous ont permis de confirmer et de chiffrer les informations concernant la distribution topographique des occupations du sol retrouvées dans la littérature, mais également parfois d'identifier et préciser d'autres facteurs de changement d'occupation du sol.

Comme attendu, les forêts et cultures anciennes ont été majoritairement trouvées au sein des positions sommitales de plateaux (presque 50% des forêts anciennes, ainsi que 40% des cultures anciennes, respectivement, figure 23), alors que seul un quart des forêts et cultures anciennes ont été trouvées au sein des thalwegs et bas de pente. Au contraire, les prairies anciennes ont été préférentiellement trouvées au sein des thalwegs (presque 60%), voire quasi exclusivement trouvées au sein de basses positions topographiques en considérant les bas de pente et les fonds plats des grandes vallées (figure 23).

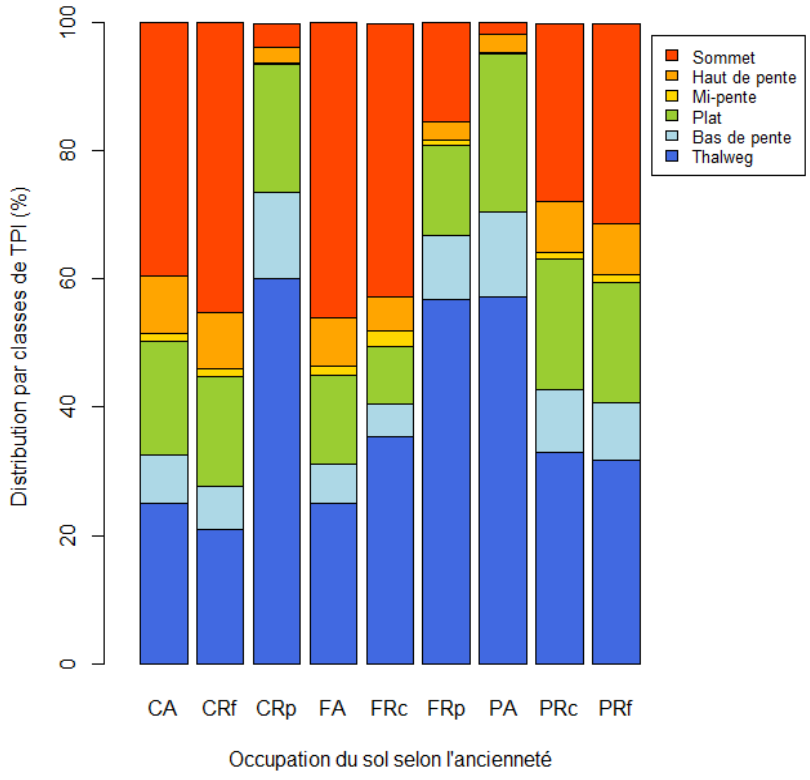


Figure 23. Distribution des forêts, prairies et cultures par classes de TPI selon leur histoire (ancien, récent + occupation du sol antérieure) au sein du PNRL. Occupation du sol : CA (culture ancienne), CRf (culture récente sur forêt), CRp (culture récente sur prairie), FA (forêt ancienne), FRc (forêt récente sur culture), FRp (forêt récente sur prairie), PA (prairie ancienne), PRc (prairie récente sur culture), PRf (prairie récente sur forêt).

Comme dit précédemment, entre 1830 et 2014, les prairies ont vraisemblablement fait l'objet d'une forte progression avant d'amorcer un déclin encore relativement modéré au cours des dernières décennies. Cette forte augmentation des prairies a surtout eu lieu au détriment des cultures, aussi bien au sein des plateaux, que des pentes et thalwegs, mais globalement en position topographique plus haute que pour les prairies déjà présentes en 1830 (Figure 23). De façon similaire, la progression des forêts s'est effectuée majoritairement au détriment des cultures, mais dans ce cas préférentiellement au sein des plateaux, avec presque 50% des forêts récentes sur cultures en position topographique sommitale (Figure 23). Cette progression s'accompagne souvent de la recolonisation forestière des flancs de coteaux, laquelle est moins visible ici en raison de la faible surface relative des pentes par rapport à la surface totale du territoire.

A l'inverse, les forêts et cultures récentes issues de prairie, cas de figure plus rares, sont préférentiellement trouvées au sein des thalwegs (> 60% des cas, figure 23), voire quasi exclusivement trouvées au sein des basses positions topographiques (thalwegs, bas de pente, fonds plats des grandes vallées) comme les prairies anciennes. Néanmoins, les forêts récentes sur prairie ont également progressé de manière non négligeable au sein des plateaux, vraisemblablement en raison de l'abandon du pâturage au sein des pelouses calcicoles.

4. Flore et végétation

4.1. Forêts

Au sein des côtes calcaires de Moselle et de Meuse, les forêts regroupent principalement des stations de hêtraies-chênaies calcicoles xérophiles (*Scillo-Carpinetum*) sur les sols les plus filtrants des plateaux et versants, à méso-hygrophiles sur les argiles de décarbonatation (Becker et al. 1980). Dans les fonds de vallons, la meilleure alimentation en eau et la plus grande profondeur des sols permettent le développement de frênaies-érablaies (*Aconito-Quercetum*) au sein des vallons étroits en raison d'un méso-climat plus froid lié à l'encaissement (Becker et al. 1980). Au sein des vallons plus larges, les conditions édaphiques et climatiques se rapprochent plus des plaines argileuses, ce qui permet la présence de hêtraies -chênaies-charmaies neutrophiles (*Poa chaixii-Carpinetum*) et d'aulnaies-frênaies (*Carici remotae-Fraxinetum*) dans les stations les plus humides. En effet, au sein des plaines argileuses, les pélosols, plus hydromorphes que les sols bruns des plateaux calcaires, sont dominés par le chêne pédonculé associé au charme et parfois à l'orme champêtre et aux érables. En bord de ruisseau, la chênaie fait alors parfois place à l'aulnaie-frênaie. Néanmoins, lorsque les pélosols des plaines argileuses sont recouverts d'un placage de limons d'épaisseur suffisante, les sols alors mieux drainés et plus ou moins lessivés favorisent l'installation de la hêtraie-chênaie acidicline, voire acidiphile (*Fago-Quercetum*) (Brethes 1976).

Les communautés végétales des plateaux calcaires sont alors principalement composées d'espèces calcaricoles et calcicoles, inféodées aux sols filtrants, secs à très secs, et plus ou moins décarbonatés des horizons de surface aux horizons profonds (Brethes 1976). A

l'inverse, au sein des plaines argileuses, ce sont des espèces hygrophiles des sols lourds et des espèces ayant leur optimum écologique sur mull mésotrophe qui dominent. Sur l'ensemble du territoire, des espèces à large amplitude écologique peuvent compléter les cortèges floristiques, notamment des espèces ayant leur optimum sur mull eutrophe inféodées aux sols riches en nutriments, et des espèces méso-neutrophiles inféodées aux sols légèrement moins riches. Dans les bas de pente et fonds de vallons, des espèces nitrophiles peuvent également s'ajouter aux cortèges floristiques lorsque les sols sont riches en nutriments et bien alimentés en eau. Enfin, lorsque les limons sont épais, des espèces acidiphiles à optimum sur mull acide, voir sur moder, peuvent s'installer au sein de stations plus acidiclines.

4.2. Prairies

Suite au déboisement des hêtraies-chênaies calcicoles sur les pentes et plateaux calcaires et la gestion du milieu par le pastoralisme, les milieux ainsi ouverts forment des pelouses calcicoles dominées par des espèces appartenant au groupe écologique éponyme (voir Pautz 1999). Au sein des plaines argileuses, des prairies de fauche et des pâturages mésophiles à hygrophiles occupent les surfaces toujours en herbe dans les zones plus ou moins humides et inondables (Sélinger-Looten 2000; Vecrin 2003). Les communautés végétales prairiales mobilisent principalement des groupes écologiques d'après la topographie locale et l'hydromorphie des sols, mais aussi selon la richesse en nutriments des sols qui est principalement dépendante des pratiques agricoles et notamment de la fertilisation. Ainsi, les prairies alluviales de fauche sont principalement distinguées selon leur niveau hydrique, allant décroissant des prairies de fauche mésophiles à colchique et fétuque des prés (*Colchico-Festucetum pratensis*), aux prairies de fauche méso-hygrophile à séneçon aquatique et brome rameux (*Senecioni-Brometum racemosi*), puis aux prairies de fauche hygrophiles à Oenanthe fistuleuse et Gratiole officinale (*Gratiolo-Oenanthetum fistulosae*). Lorsque les apports de fertilisants sont encore faibles ou absents, des prairies humides oligotrophes dites "molinaies" recouvrent encore parfois les sols les moins riches.

4.3. Lisières

Au sein des interfaces forêt-prairie, les lisières possèdent des végétations intercalaires plus ou moins développées. Au sein du PNRL, les manteaux arborescents externes aux forêts (*Corylo-Populion*) sont principalement constitués d'essences pionnières et nomades telles que l'érable champêtre (*Acer campestre*), le frêne (*Fraxinus excelsior*) ou encore le peuplier tremble (*Populus tremula)* (Rameau et al. 1989). Les fourrés ou manteaux arbustifs, comprennent soit des groupements arbustifs subatlantiques collinéens de l'alliance du *Rosion micranthae* (Rameau et al. 1989) dominés par des espèces mésoxérophiles et calcicoles, notamment au sein des côtes calcaires, soit des groupements arbustifs subatlantiques et médioeuropéens du *Rubo-Prunion spinosae* dominés par des espèces plus mésophiles et neutrocalcicoles à acidiclines, lesquels sont majoritaires au sein des plaines argileuses. Au sein des côtes

calcaires, les ourlets préforestiers accueillent des espèces calcicoles à neutrophiles, parfois xérophiles du *Geranion sanguinei*, mais la plupart du temps plutôt mésophiles du *Trifolion medii* (Rameau et al. 1989). Au sein des plaines argileuses, les ourlets comprennent de nombreux éléments basiques à neutres du *Fragarion vescae*.

A côté de cela, au sein des lisières forestières les plus humides, des éléments de l'*Alno-Padion* (Rameau et al. 1989) tel que l'aulne (*Alnus glutinosa*) et le frêne (*Fraxinus excelsior*) peuvent dominer la lisière forestière, surtout en cas de présence d'un fossé bordier. Dans ce cas, une phase pionnière transitoire de type mégaphorbiaie collinéenne subatlantique, mésotrophe à eutrophe (*Thalictro-Filipendulion ulmariae,* Rameau et al. 1989) occupe alors le plus souvent la lisière de prairie adjacente.

Méthodologie générale

1. Sélection des interfaces forêt-prairie (sites d'étude)

Dans cette thèse, l'objectif principal a été d'étudier les effets de l'habitat (forêt, prairie) sur l'hétérogénéité des conditions environnementales et sur l'assemblage des communautés végétales. Au sein des interfaces forêt-prairie, nous avons vu en introduction que les effets de l'habitat peuvent se traduire sous forme de patrons spatiaux, en raison d'un effet lisière, mais aussi sous forme de patrons temporels, en raison d'un effet histoire. Afin d'étudier les liens environnementaux et floristiques entre effet lisière et effet histoire, nous nous sommes intéressés aux interfaces forêt-prairie et particulièrement aux interfaces ayant subies un déplacement de leurs lisières par afforestation ou déforestation au cours des deux derniers siècles. Par conséquent, trois types d'interfaces forêt-prairie ont été sélectionnés dans cette thèse : (i) des interfaces forêt-prairie **stables** dans l'espace et dans le temps depuis 1830, (ii) des interfaces forêt-prairie issues d'un déplacement de lisière suite à une processus d'**afforestation**, et (iii) des interfaces forêt-prairie issues d'un déplacement de lisière suite à un processus de **déforestation**.

Données historiques

Au sein du PNRL, le croisement des minutes de la carte d'Etat-Major, levées aux alentours de 1830, avec les cartes d'occupations du sol les plus récentes, vectorisées entre 1997 à 2014, nous a permis de localiser les quatre histoires d'habitat nécessaires à la sélection des trois types d'interfaces forêt-prairie. Lorsque les interfaces forêt-prairie sont stables depuis 1830, les deux habitats sont anciens et leurs lisières respectives sont anciennes. Au contraire, lorsque les interfaces forêt-prairie sont issues d'afforestation ou de déforestation, seul un des deux habitats est ancien et présente une lisière ancienne, tandis que l'autre habitat est récent et présente une lisière récente. Les interfaces forêt-prairie sont alors composées de quatre histoires d'habitat (forêt ancienne, forêt récente, prairie ancienne, prairie récente), issues de la combinaison entre deux habitats (forêt, prairie) et deux histoires (ancien, récent).

Présélection sous SIG

Au sein des interfaces forêt-prairie, en plus des effets intrinsèquement induits par les habitats, peuvent s'ajouter des effets extrinsèques, liés à des facteurs spatiaux modulant les effets habitat (nature de l'interface, surface et forme des patchs d'habitat) ou à des facteurs environnementaux indépendants des occupations du sol actuelles (géologie, topographie, *etc*...), lesquels sont bien souvent hérités d'une disposition non aléatoire des occupations du sols au sein des paysages. En premier lieu, notre but a été d'éviter l'influence de facteurs extrinsèques parmi les effets lisière et les effets histoire étudiés. Par conséquent, les 3 types d'interfaces forêt-prairie ont été présélectionnés sous SIG d'après un ensemble de critères spatiaux et environnementaux permettant d'homogénéiser le jeu de données (Tableau 2). Seuls les filtres environnementaux intrinsèques, c'est-à-dire les facteurs environnementaux liés aux habitats (intensité lumineuse, propriétés des sols, *etc*...) ont été conservés. Le climat, relativement homogène au sein du PNRL, n'a pas été retenu comme critère de sélection.

Tableau 2. Critères environnementaux utilisés pour la sélection des interfaces forêt-prairie.

Critère	Caractéristiques	Intérêt
Interface	Sélection des forêts et prairies se jouxtant ou situées à moins de 10 m l'une de l'autre (en raison des approximations cartographiques)	Identifier et maximiser le nombre potentiel de sites (interfaces forêt-prairie)
Surface	Sélection des forêts et prairies de surface ≥ 1 ha	Garantir une zone de cœur d'habitat hors effet lisière
Géologie	Sélection des interfaces uniquement sur marnes argileuses (Wöevre, Pays des étangs), en excluant les contextes géologiques particuliers telles que les zones salinifères (Saulnois)	Eviter les substratums trop calcaires et trop acides et autres particularités géologiques
Topographie	Sélection des interfaces situées en position de bas de pente et thalweg par utilisation d'un indice de position topographique (TPI)	Limiter l'effet extrinsèque de la topographie
Hygrophilie	Sélection de prairies méso-hygrophiles à mésophiles (excluant les habitats trop humides et trop secs) à partir des données du PNRL	Eviter les milieux extrêmes et optimiser le nombre potentiels de sites
Gestion	Sélection de prairies de fauche (excluant les pâturages) et de forêts matures (excluant les régénérations) par photo-interprétation	Limiter les effets extrinsèques liés à la gestion et/ou à la perturbation intra-habitat

Sélection sur le terrain

Afin de limiter l'influence de possibles facteurs extrinsèques non directement liés à l'effet lisière ou à l'effet histoire, nous avons réduit l'hétérogénéité des lisières étudiées en sélectionnant les interfaces forêt-prairie selon leur origine, leur stabilité temporelle et spatiale et leur physionomie. Quel que soit le type d'interface (stable, afforestation, déforestation), seules ont été retenues les interfaces (i) anthropogéniques, (ii) contraintes par la fauche, (iii) intensivement gérées, mais (iv) structurées verticalement par une strate arborée, arbustive et herbacée en lisière de forêt (Figure 24).

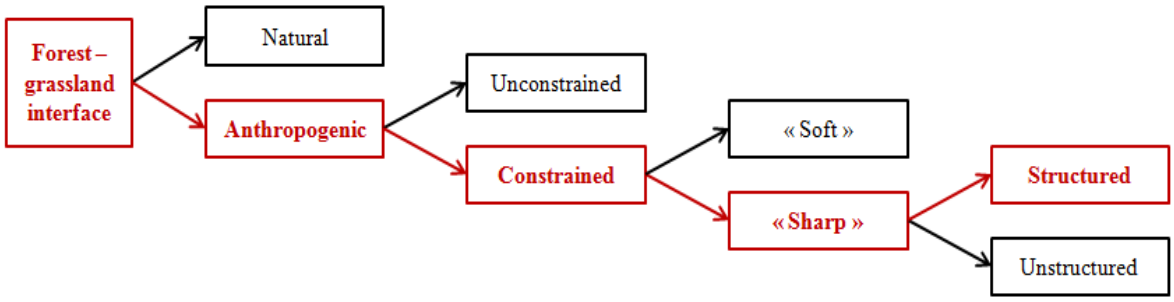


Figure 24. Clé dichotomique des interfaces entre milieux fermés (forêts) et milieux ouverts (cultures, pelouses, prairies...).

Au sein de chaque habitat, toutes hétérogénéités micro-topographiques (bosses ou creux), quel que soit leur origine (drains, mardelles, artéfacts de guerre, *etc*...) ont également été soigneusement évitées. De même, toutes perturbations récentes au sein des habitats (chablis et exploitation en forêt, traces de pâturage en prairie) et toutes interférences entre forêt et prairie (passage d'un ruisseau, d'une route ou d'un chemin) ont aussi été évitées. Par ailleurs, afin d'éviter l'auto-corrélation spatiale dans nos analyses, seules les interfaces dont les habitats appartiennent à des parcelles (de forêt ou de prairie) distinctes et espacées au minimum de plusieurs centaines de mètres, ont été retenues. Chaque interface forêt-prairie correspond ainsi à un site particulier. Après vérification sur le terrain, tous les sites non conformes aux critères énoncés ont été exclus. Au final, sur 113 interfaces forêt-prairie présélectionnées à partir d'un SIG, seules 22 interfaces ont été retenues, dont 11 au sein de la partie ouest du PNRL (4 interfaces stables, 4 issues d'afforestation et 3 issues d'afforestation) et les 11 autres dans le partie est (4 interfaces stables, 3 issues d'afforestation et 4 issues de déforestation).

Les 22 interfaces forêt-prairie que nous avons sélectionnées : (i) possèdent toutes des habitats de surface au moins égale à 1 ha, (ii) sont situées exclusivement au sein des plaines marno-argileuses de la Woëvre et du Pays des étangs, lesquelles sont parfois surmontées de placages de limons, (iii) sont positionnées au sein des thalwegs et bas de pente, mais dans des situations méso-hydriques (ni trop humides, ni trop sèches), et (iv) sont exemptes de toutes hétérogénéités micro-topographiques et perturbations récentes.

2. Design d'étude

Chaque interface se compose d'un transect de 6 quadrats (*plots*), lesquels ont été positionnés dans chaque habitat à trois distances de plus en plus éloignées de la limite forêt-prairie et désignées comme position : lisière (*edge*), périphérie (*periphery*) et cœur (*core*) (Figure 25). Chaque quadrat a été matérialisé par une surface rectangulaire de 2 x 50 m (100 m²), laquelle est orientée parallèlement à la limite forêt-prairie. La limite forêt-prairie a été définie selon trois critères : (i) la ligne externe courant tangentiellement aux troncs des arbres de la strate arborée, (ii) la limite externe des arbustes lorsque les troncs d'arbres étaient espacées de plus de 10 mètres les uns des autres, et (iii) la limite de fauche des prairies lorsque les critères précédents n'étaient pas utilisables. Les quadrats de lisières de forêt et de lisières de prairie ont alors été disposés de part et d'autre de la limite forêt-prairie de façon adjacente. En cas de présence d'un fossé (15 des 22 sites retenus), les quadrats de lisières ont été légèrement décalées au sein de chaque habitat de manière à éviter cette hétérogénéité. En conséquence, les lisières de forêts et prairies étaient espacées en moyenne de 1,7 m, c'est-à-dire 3,7 m du centre d'un quadrat de lisière à l'autre. Afin d'éviter de multiples effets lisières, notamment parmi les parcelles prairiales ayant parfois de faibles largeurs, les quadrats de périphérie et cœur de prairie ont été placés plus proches de la limite forêt-prairie (5 m et 25 m, respectivement) que ceux de périphérie et cœur de forêt (15 m et 50 m, respectivement). Ce choix de design asymétrique permet non seulement de garantir une zone de cœur aussi bien en prairie qu'en forêt, mais également de mieux prendre en compte les effets lisières, lesquels, concernant la composition des communautés végétales, ont en moyenne une profondeur

d'effet deux fois plus faible en prairie (Łuczaj & Sadowska 1997; Dutoit et al. 2007; Gieselman et al. 2013) qu'en forêt (Murcia 1995; Harper et al. 2005). De même, concernant les conditions environnementales, la profondeur d'effet lisière est en moyenne inférieure à 50 m en forêt et inférieure à 25 m en prairie (Schmidt et al. 2017).

Les 22 interfaces forêt-prairie étudiées dans cette thèse comprennent au total 132 quadrats répartis entre les interfaces stables (8 sites, 48 quadrats), les interfaces issues d'afforestation (7 sites, 42 quadrats) et les interfaces issues de déforestation (7 sites, 42 quadrats) (Figure 25).

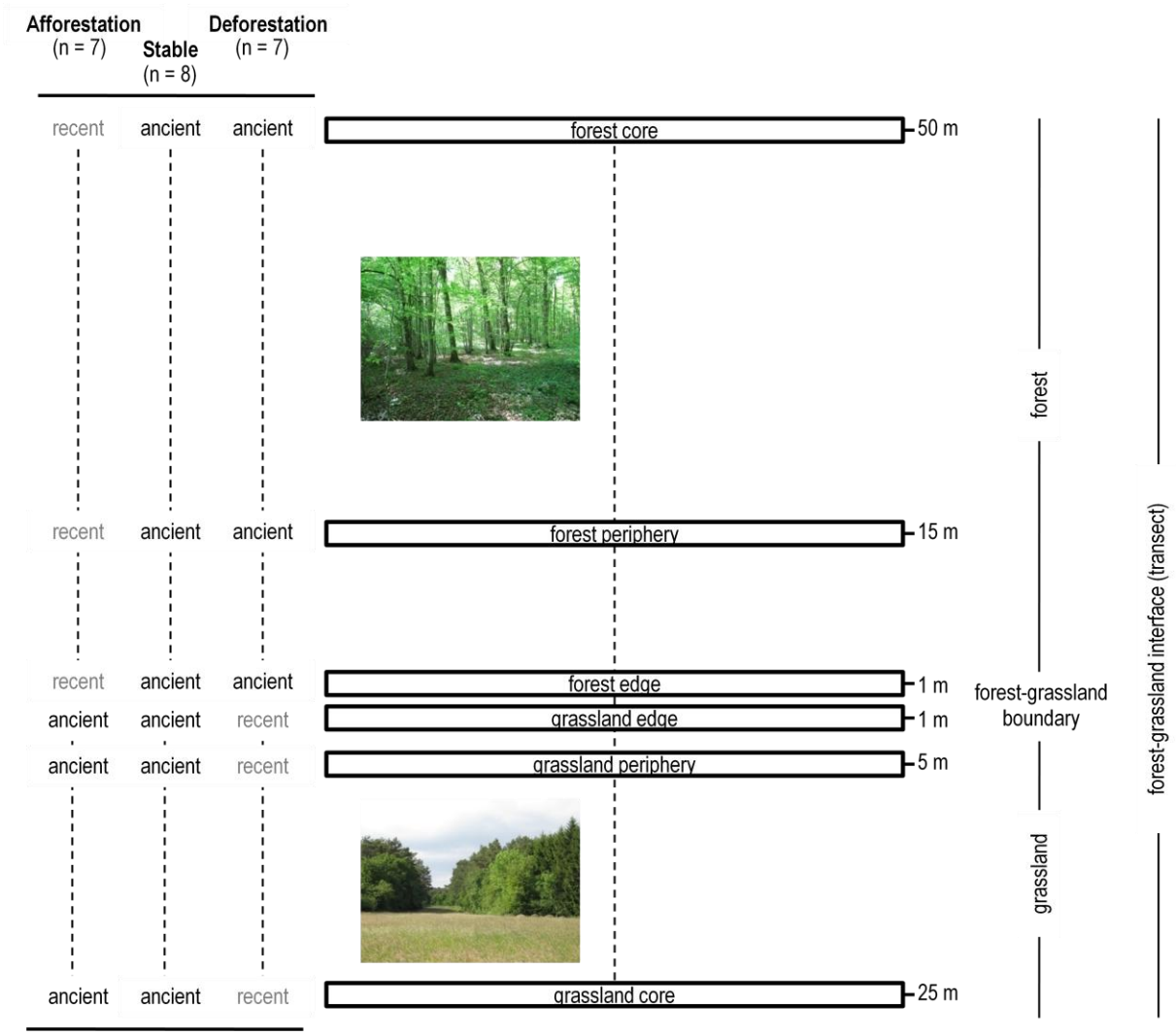


Figure 25. Design d'étude des interfaces forêt-prairie. Les positions des relevés (distance en mètres à la limite forêt-prairie) sont indiquées sur la droite. L'histoire de l'habitat (ancien ou récent) est indiquée pour chaque position selon le type d'interface sur la gauche de la figure. Toutes les distances sont représentées toutes proportions gardées par rapport au design d'étude mis en place *in situ*.

3. Données spatiales, temporelles et environnementales (table R)

3.1. Données spatiales

L'orientation de chaque interface a été mesurée *in situ* à l'aide d'une boussole et nous a permis de calculer un indice d'orientation de chaque habitat par rapport au sud (de 0° = orientation au nord à 180° = orientation au sud, voir Chabrerie et al. 2013). La position topographique a été déterminée selon six classes d'altitude croissante (thalweg, bas de pente, mi-pente, plat, bas de pente, sommet), d'abord à grande échelle d'après un indice de position topographique (TPI) (Jenness et al. 2013) pour la présélection des interfaces et ensuite (ii) par évaluation directe *in situ* pour déterminer plus finement la position des quadrats au sein des versants. En complément, le dénivelé de chaque position par rapport à la limite forêt-prairie (en mètres) a été calculé à partir de pentes mesurées *in situ* avec un clinomètre Suunto®.

3.2. Données temporelles

Par le croisement sous SIG entre occupations du sol de 1830 et occupations du sol de 2014, deux types de données historiques ont été obtenues : le type d'interface (afforestation, stable ou déforestation) et l'histoire de l'habitat (ancien ou récent). La consultation de photographies historiques disponibles selon un pas de temps décennal depuis les années 1930 (www.geoportail.fr), nous a permis la confirmation du maintien ou du changement de chaque habitat et le classement par classes d'âges d'une partie des habitats récents. Au sein de nos interaces forêt-prairie, tous les habitats récents ont au minimum 50 ans et au maximum 184 ans (limite théorique 1830-2014).

3.3. Données environnementales

3.3.1. Propriétés de sols

Pour chacun des 132 quadrats, trois échantillons de sols ont été collectés sur une profondeur de 0 à 4,5 cm avec un cylindre métallique de 250 cm^3 de volume, un au centre et un à chaque extrémité du quadrat. Les trois échantillons ont ensuite été mélangés, puis homogénéisés et séchés à l'air libre pendant trois mois avant d'être tamisés à 2 mm pour séparer la terre fine des racines, cailloux et autres débris. Préalablement à la collecte des échantillons, les parties aériennes des plantes ont été coupées aussi bien en forêt qu'en prairie et la couche de litière a été retirée en forêt après caractérisation des humus (d'après Jabiol et al. 2007). Pour chacun des 132 échantillons de terre fine, 17 propriétés des sols ont été mesurées par le laboratoire d'analyses des sols de l'INRA (LAS, Arras, France) et/ou calculées à partir des analyses de terre fine (Tableau 3). Pour plus de détails concernant les analyses de sol, voir le matériel et méthode du chapitre 1.

Tableau 3. Propriétés des sols analysées.

Propriétés des sols	Unités
Teneur en argiles	g/kg
Teneur en limons	g/kg
Teneur en sables	g/kg
pH	-
Carbone organique total / Azote total	-
Carbone organique total	g/kg
Azote total	g/kg
Phosphore assimilable	g/kg
Capacité d'échange cationique	$cmol^+/kg$
Sodium échangeable	$cmol^+/kg$
Potassium échangeable	$cmol^+/kg$
Calcium échangeable	$cmol^+/kg$
Magnésium échangeable	$cmol^+/kg$
Fer échangeable	$cmol^+/kg$
Manganèse échangeable	$cmol^+/kg$
Aluminium échangeable	$cmol^+/kg$
Desnité apparente	g/cm^3

3.3.2. Intensité lumineuse

Contrairement aux propriétés des sols, seules 7 interfaces parmi les 22 étudiées (2 stables, 3 issues d'afforestation et 2 issues de déforestation) ont servi à l'acquisition de données concernant l'intensité lumineuse, soit 42 quadrats. Afin de mettre en lien intensité lumineuse et traits de réponse des espèces au sein des communautés, l'intensité lumineuse a été mesurée sous forme de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) avec un appareil SunScan®. Pour chaque quadrat, 12 mesures instantanées (prises aux alentours de 12h) ont été effectuées à 1,30 m au-dessus du sol (PAR130) afin de calculer l'intensité lumineuse moyenne arrivant au sein de la strate herbacée, et 12 autres mesures ont été effectuées au niveau du sol (PAR0) afin de calculer l'intensité lumineuse moyenne sous la strate herbacée. Le ratio entre PAR0 et PAR130 a également été calculé afin d'évaluer la filtration de l'intensité lumineuse par la strate herbacée, c'est-à-dire afin d'obtenir un *proxy* de la densité du couvert herbacé (*Herb cover density*).

4. Données floristiques (table L)

Pour l'ensemble des 132 quadrats, des relevés floristiques ont été réalisés de mai à juin 2014, c'est-à-dire avant la première fauche de l'année au sein des prairies. Dans chaque quadrat, toutes les espèces ligneuses inférieures à 1 m de hauteur et toutes les espèces vasculaires herbacées quelle que soit leur hauteur ont été inventoriées. Pour toutes les espèces rencontrées, un coefficient d'abondance-dominance a été noté en utilisant l'échelle de Braun-Blanquet : 'r' lorsqu'un seul individu était présent, '+' pour quelques individus présents (<10 individus), '1' pour des individus nombreux mais non couvrant (>10 individus, mais couvrant

moins de 5 % de la surface du quadrat), '2' pour les espèces couvrant 5 à 25 % de la surface du quadrat, '3' pour les espèces couvrant 25 à 50 %, '4' pour les espèces couvrant 50 à 75 %, et '5' pour les espèces couvrant 75 à 100 %. Bien que les ligneux supérieurs à 1 m de hauteur ont aussi été enregistrés, ils n'ont pas été utilisés dans les analyses floristiques (richesse et composition des communautés) car systématiquement absents des prairies en raison des contraintes exercées par la fauche. Néanmoins, en plus de celui de la strate herbacée, le pourcentage de couverture des strates arborée et arbustive a été estimé afin d'être utilisé comme variable environnementale.

5. Données individus, espèces et communautés (tables Qi, Qe et Qc)

5.1. Valeurs bio-indicatrices

Afin d'identifier la réponse écologique des communautés végétales aux gradients environnementaux spatiaux et temporels, nous avons utilisés des valeurs bio-indicatrices moyennes pondérées aux communautés (CWMIV pour *Community-Weighted Mean Indicator Values*). Les valeurs bio-indicatrices d'Ellenberg pour la lumière (L), la température (T), l'humidité du sol (F), la réaction ou acidité du sol (R) et l'azote ou richesse en nutriment du sol (N) ont alors d'abord été recueillies pour chaque espèce (Ellenberg et al. 1992). En raison de la position géographique et du climat semi-continental de notre zone d'étude, les valeurs bio-indicatrices d'Ellenberg, calibrées pour l'Europe centrale, sont probablement les mieux adaptées pour caractériser les communautés rencontrées. Pour les quatre premières variables (L, T, F et R), seules 10 espèces parmi les 301 espèces relevées au sein de la strate herbacée (soit 3,3%) avaient des valeurs bio-indicatrices absentes et seules 12 espèces (soit 4%) avaient des valeurs bio-indicatrices absentes concernant l'azote du sol (N).

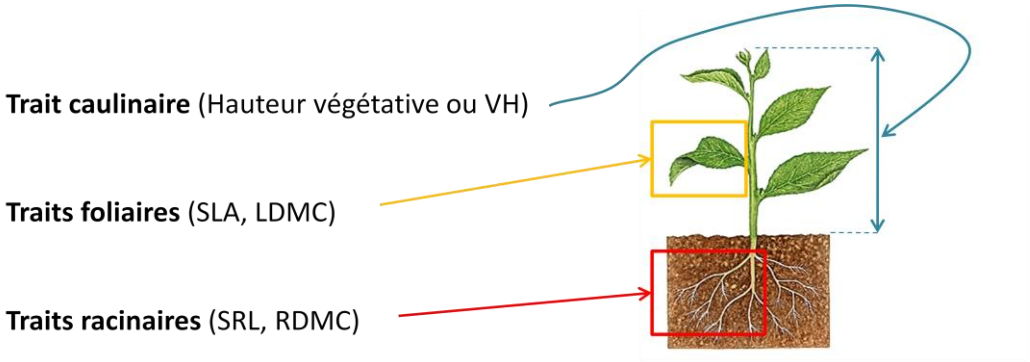
5.2. Traits fonctionnels

Afin d'identifier la réponse fonctionnelle des communautés végétales aux gradients environnementaux spatiaux et temporels, nous avons utilisés des valeurs moyennes de traits pondérées aux communautés (CWM trait, Garnier et al. 2004). Comme pour les mesures d'intensité lumineuse (PAR), seules 7 interfaces (2 stables, 3 issues d'afforestation et 3 issues de déforestation), soit 42 relevés, ont servi au calcul des moyennes pondérées de traits après mesure des valeurs propres à cinq traits (3 traits aériens et deux traits racinaires). Pour les traits aériens, au moins 8 espèces ont été utilisées pour le calcul des valeurs moyennes de traits pondérées aux communautés, lesquelles représentent en moyenne 63,7% du recouvrement herbacé.

5.2.1. Traits aériens

Parmi les cinq traits choisis, trois traits aériens - la hauteur végétative (VH), la surface foliaire spécifique (SLA) et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) - ont été sélectionnés et

mesurés car étant reconnus pour décrire deux des trois axes fondamentaux de variation dans les plantes, c'est-à-dire la gestion des ressources (SLA et LDMC) et la capacité compétitive (VH) (Westoby 1998). La SLA et la LDMC ont toutes deux été mesurées afin d'identifier la présence de compromis de gestion des ressources entre communautés lié au spectre économique foliaire (Wright et al. 2004). Pour ces trois traits aériens, 10 individus matures ont été échantillonnés par espèce et par relevé. La hauteur végétative a été mesurée directement du collet à l'extrémité de la plus haute feuille. Pour la SLA, c'est-à-dire le ratio entre surface foliaire et masse foliaire sèche et pour la LDMC, c'est-à-dire le ratio entre masse foliaire sèche et masse foliaire saturée en eau, une feuille mature a été prélevée sur chaque individu, pesée à saturation en eau, mesurée, puis pesée sèche après passage à l'étuve (Garnier et al. 2001). Pour plus de détails sur les prélèvements et mesures, se référer aux matériels et méthodes du troisième chapitre. Pour ces trois traits, les mesures ont été effectuées au niveau des individus et regroupées en trois niveaux hiérarchiques avec au total 4243 individus, 66 espèces et 42 relevés ou communautés mesurés (Figure 26).



Niveau hiérarchique	Traits	Objets d'étude
Individu	VH, SLA, LDMC	4243 individus
Espèce	VH, SLA, LDMC	66 espèces
Communauté	VH, SLA, LDMC, SRL, RDMC	42 relevés

Figure 26. Nombre d'échantillons utilisés pour les analyses de traits par niveau hiérarchique.

5.2.2. Traits racinaires

Deux traits racinaires, la longueur racinaire spécifique (SRL) et la teneur en matière sèche des racines (RDMC) ont également été sélectionnés. La SRL et la RDMC ont été mesurées afin d'identifier la présence de compromis de gestion des ressources lié au syndrome économique racinaire (Bardgett et al. 2014). Les mesures de traits racinaires nous ont également permis d'identifier de possibles allocations de ressources entre traits aériens et traits souterrains. Cependant, en raison de l'impossibilité de distinguer les systèmes racinaires par espèces à partir de prélèvements de sols *in situ*, les traits racinaires ont uniquement été mesurés et analysés au niveau des communautés, soit 42 relevés (Figure 26).

6. Analyses de données

6.1. Identification des pools locaux (espèces spécialistes et généralistes)

Afin de mieux comprendre la distribution des espèces au sein des communautés végétales, nous avons entrepris la distinction de pools d'espèces spécialistes et généralistes au sein des interfaces forêt-prairie. Parmi les indices de spécialisation des espèces capables de classer les espèces en pools d'espèces spécialistes et généralistes, nous pouvons trouver : (i) un indice θ basé sur la cooccurrence entre espèces (Fridley et al. 2007), particulièrement utile pour identifier des espèces spécialistes à partir de pools d'espèces régionaux, mais ne tenant pas compte des habitats, (ii) un indice de spécialisation des espèces nommé SSI pour *Species Specialization Index* (Julliard et al. 2006), utile lorsque les données concernent plusieurs habitats, mais non adapté aux gradients entre habitats, et (iii) des indices utilisant la fréquence des espèces (test exact de Fischer, test de Chi²) ou combinant la fréquence et l'abondance relative des espèces comme l'indice Indval (Dufrêne & Legendre 1997) ou le phi coefficient d'association (De Cáceres & Legendre 2009), lesquels sont capables de déterminer plus finement la spécialisation des espèces le long de gradients entre habitats. Une généralisation du phi coefficient d'association nommée point-biserial coefficient, est de plus capable d'affiner l'appartenance des espèces aux pools en utilisation les données d'abondance des espèces (De Cáceres & Legendre 2009).

Dans cette thèse, afin de distinguer des espèces spécialistes de forêt, de lisière et de prairie, nous avons groupés par paires les 6 quadrats de chaque interface afin de constituer 3 pools primaires : forêt (cœur de forêt + périphérie de forêt), lisière (lisière de forêt + lisière de prairie et prairie) et prairie (périphérie de prairie + cœur de prairie). Nous avons ensuite utilisé le point-biserial coefficient pour comparer l'abondance des espèces entre un pool et les deux autres afin de donner une valeur d'association négative ou positive (bornée entre -1 et 1) à chaque espèce pour chaque pool (De Cáceres & Legendre 2009). La significativité de l'association entre une espèce et un pool est alors donnée par un test de permutation. Les espèces positivement et significativement associées à un pool sont considérées comme spécialistes de forêt, lisière ou prairie, tandis que les autres espèces peuvent soit être généralistes, soit trop peu fréquentes pour être associées à un pool (voir l'appendice S3 du chapitre 2 pour plus de détails). Afin d'éviter de potentiels biais liés à la dette d'extinction ou au crédit de colonisation d'espèces dans les habitats récents, seules les interfaces forêt-prairie stables dans le temps (8 sites, 48 relevés) ont été utilisées pour l'identification des pools d'espèces au sein des interfaces forêt-prairie.

Deux classifications complémentaires ont été utilisées pour distinguer d'abord 3 pools d'espèces primaires, puis 6 pools d'espèces secondaires (Tableau 4). La première classification, utilisant le point-biserial coefficient, a permis de distinguer des pools d'espèces spécialistes entre groupes uniques (forêt, lisière, prairie). La seconde, utilisant une extension du point-biserial coefficient (De Cáceres & Legendre 2009), a permis de distinguer des pools d'espèces spécialistes à partir des groupes uniques et de leurs combinaisons (forêt, lisière, prairie, forêt + lisière, forêt + prairie, lisière + prairie). La seconde classification a ainsi permis de caractériser plus finement les préférences des espèces le long des interfaces (De

Cáceres et al. 2010) en permettant la séparation des pools d'espèces primaires (espèces spécialistes de forêt, espèces spécialistes de lisière, espèces spécialistes de prairie) en pools d'espèces secondaires (espèces spécialistes strictes de forêt, espèces spécialistes transgressives de forêt, espèces spécialistes de lisière, espèces spécialistes transgressives de prairie, espèces spécialistes strictes de prairie). Les espèces spécialistes strictes d'un habitat sont alors restreintes au cœur et à la périphérie de cet habitat, tandis que les espèces spécialistes transgressives sont aussi fréquemment trouvées au cœur et à la périphérie de l'habitat qu'au sein des lisières. Quelle que soit la classification utilisée, les espèces généralistes ont été définies comme celles non significativement associées à un pool d'espèces spécialistes mais ayant une fréquence d'occurrence supérieure à la fréquence minimale observée parmi les espèces spécialistes.

Tableau 4. Positions le long des interfaces utilisées pour la définition des pools d'espèces.

Espèces/Position	FC	FP	FE	GE	GP	GC
Distance à la limite forêt-prairie (m)	-50	-15	-1	1	5	25
Groupes uniques						
Spécialistes de forêt						
Spécialistes de lisière						
Spécialistes de prairie						
Généralistes						
Groupes uniques + combinaisons						
Spécialistes strictes de forêt						
Spécialistes transgressives de forêt						
Spécialistes strictes de lisière						
Spécialistes transgressives de prairie						
Spécialistes strictes de prairie						
Généralistes						

6.2. Tables de données

Les données utilisées dans cette thèse ont été regroupées au sein de trois tables :

- Une table R composée de variables spatiales (site, position), temporelles (type d'interface, histoire de l'habitat) et environnementales (propriétés des sols, intensité lumineuse, *etc*...) décrivant les relevés.

- De tables Q composées de variables bio-indicatrices (L, T, F, R et N), de traits aériens (hauteur végétative, SLA, LDMC) et de traits racinaires (SRL, RDMC) décrivant les individus (Qi), les espèces (Qe) et/ou les communautés (Qc).

- Une table L qui détaille la composition en espèces des communautés et qui permet de faire le lien entre la description des relevés (table R) et les valeurs bio-indicatrices et/ou les traits au niveau individu, espèce ou communauté (tables Q).

6.3. Modèles

Afin d'étudier l'effet lisière et l'effet histoire sur les conditions environnementales et la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales le long des interfaces forêt-prairie, nous avons relié les tables R, L et Q entre elles en utilisant des modèles linéaires simples (LMs) et des modèles linéaires mixtes (LMMs).

Lorsque les variables réponses étaient nombreuses, comme dans le cas des propriétés des sols (17 variables), de la composition des communautés (301 espèces) ou de la composition en termes de trait (5 traits), des analyses multivariées (RDA, CCA) ont permis de résumer l'information et d'identifier des variables réponses synthétiques testables par les modèles. Par ailleurs, dans l'ensemble de nos analyses, l'auto-corrélation spatiale entre les six relevés d'une même interface forêt-prairie a été prise en compte soit (i) en intégrant le site (facteur à 22 niveaux) comme contrainte dans les analyses multivariées (RDA, CCA), soit (ii) en intégrant le site comme effet aléatoire dans les modèles linéaires mixtes.

Modèles linéaires :

Y (variable réponse) ~ X (variable d'intérêt) + Ɛ
Y (variable réponse) ~ X (variable d'intérêt) + X (covariable) + Ɛ

Modèles linéaires mixtes :

Y (variable réponse) ~ X (variable d'intérêt) + effet aléatoire (site) + Ɛ
Y (variable réponse) ~ X (variable d'intérêt) + X (covariable) + effet aléatoire (site) + Ɛ

Variables d'intérêt (X)

Quel que soit le chapitre et l'objet d'étude, deux variables d'intérêt (variables explicatives) ont été utilisées dans les modèles : (i) une variable spatiale permettant d'évaluer l'effet lisière et (ii) une variable temporelle permettant d'évaluer l'effet histoire (Figure 27). Comme variable spatiale, nous avons utilisé la position des relevés le long des interfaces forêt-prairie, laquelle est un facteur ordonné à 6 niveaux (cœur de forêt, périphérie de forêt, lisière de forêt, lisière de prairie, périphérie de prairie, cœur de prairie). Comme variable temporelle, nous avons utilisé soit le type d'interface, c'est-à-dire un facteur à 3 niveaux (afforestation, stable, déforestation), soit l'histoire de l'habitat, un facteur à 4 niveaux (forêt ancienne, forêt récente, prairie récente, prairie ancienne).

Covariables (X)

Afin de dissocier d'une part les effets lisière et histoire intrinsèquement induits par l'habitat et d'autre part les effets liés à des différences environnementales préexistantes, des covariables environnementales ont parfois été ajoutées dans les modèles. Ainsi, dans le premier chapitre

évaluant les effets lisière et histoire sur les propriétés des sols, la position topographique et la texture du sol ont été ajoutées comme covariables aux modèles afin d'ajuster les valeurs de 14 autres propriétés physico-chimiques du sol par l'utilisation des moyennes des moindres carrés (*lsmeans*).

De même, dans le troisième chapitre ayant pour but d'évaluer si les valeurs de traits pondérées aux communautés peuvent être utilisées comme marqueurs de différences floristiques, des covariables environnementales liées à l'intensité lumineuse et aux propriétés des sols ont été ajoutées dans les modèles afin de contrôler l'influence de l'environnement sur les valeurs de traits au sein des pools d'espèces et des communautés végétales, et ainsi de dissocier les variations de valeurs de traits au sein communautés dues aux effets de l'environnement de celles uniquement dues aux différences floristiques.

Variables réponse (Y)

Conformément aux objectifs annoncés, trois types de variables réponse ont été utilisées dans les modèles pour évaluer l'influence de l'effet lisière et de l'effet histoire (Figure 27) sur (i) les conditions environnementales, (ii) la flore, c'est-à-dire la structure taxonomique des communautés végétales, et (iii) les traits de réponse, c'est-à-dire la structure fonctionnelle des communautés.

Au sein du premier chapitre, nous avons évalué l'influence de l'effet lisière et l'effet histoire sur les conditions environnementales des interfaces forêt-prairie (propriétés des sols et intensité lumineuse). Dans ce chapitre, l'effet lisière a été évalué au sein de chaque habitat en comparant uniquement les cœurs et lisières d'habitats anciens (60 relevés pour les propriétés des sols et 28 relevés pour l'intensité lumineuse, respectivement), tandis que l'effet histoire a été évalué en comparant uniquement les cœurs et périphéries entre habitats anciens et habitats récents (88 relevés pour les propriétés des sols et 28 relevés pour l'intensité lumineuse, respectivement).

Au sein du second chapitre, nous avons étudié l'influence de l'effet lisière et de l'effet histoire sur la richesse et la composition taxonomique des communautés végétales. Dans ce chapitre, effet lisière et effet histoire ont été évalués conjointement à partir de l'ensemble des interfaces forêt-prairie (22 interfaces, 132 relevés). Cette étude conjointe nous a notamment permis d'évaluer l'influence relative et les potentiels effets interactifs de la distance à la lisière et des changements d'occupation du sol (c'est-à-dire du déplacement de lisière après afforestation et déforestation) au sein de chaque habitat.

Enfin, au sein du troisième chapitre, nous avons relié (i) les différences de traits entre pools d'espèces préalablement identifiées le long des interfaces forêt-prairie et (ii) les valeurs de traits moyens pondérés aux communautés de chaque histoire d'habitat (forêts anciennes, forêts récentes, prairies récentes et prairies anciennes). Dans ce chapitre, seul 7 interfaces (42 relevés) ont été utilisées. Une analyse de redondance a tout d'abord permis d'identifier les syndromes de traits dominants au sein des communautés végétales de chaque habitat et de

chaque histoire de l'habitat. Des modèles prenant les valeurs de traits comme variables réponses nous ont ensuite permis de distinguer les différences de valeurs de traits entre communautés liées à l'environnement (modèles sans covariables environnementales) de celles uniquement liées aux différences floristiques (modèles intégrant des covariables environnementales) (Figure 27).

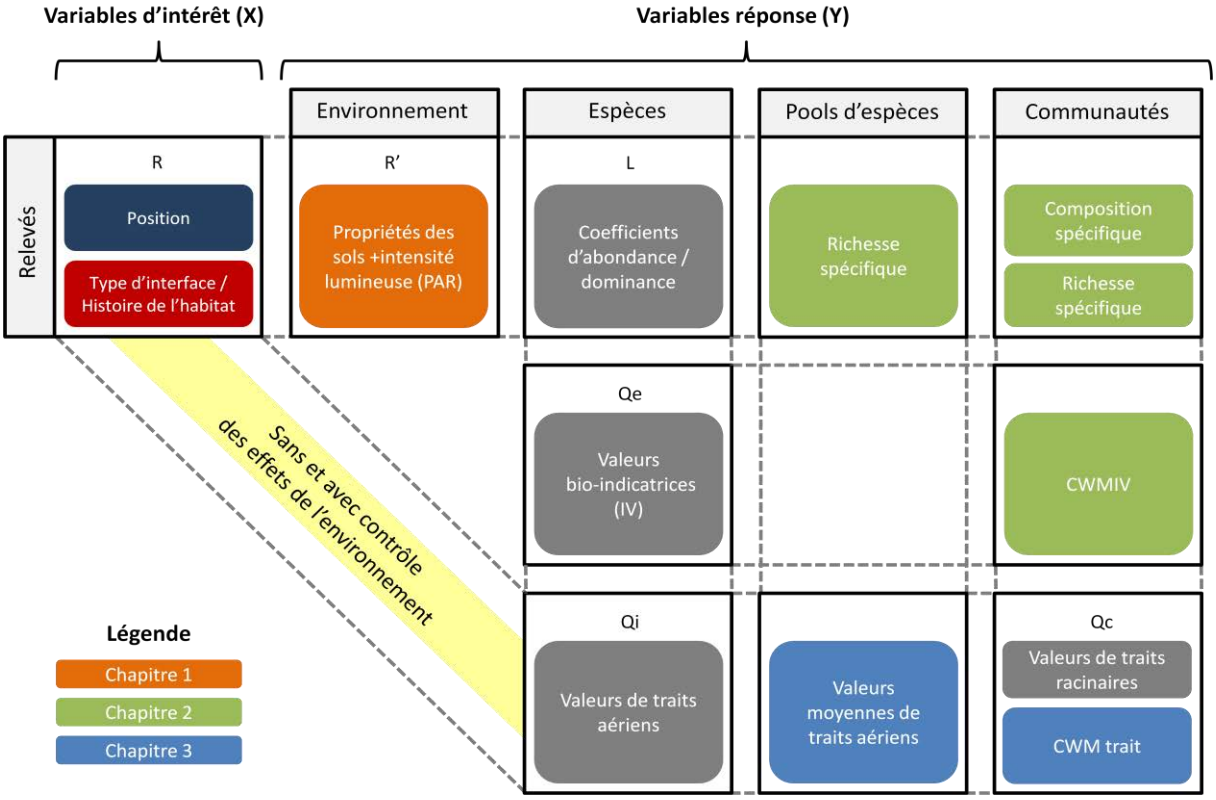


Figure 27. Relations entre tables de données et variables utilisées dans les modèles pour chacun des trois chapitres.

Chapitre 1 (environnement)

En bref

Contenu et objet(s) d'étude(s) : 1 article + 1 complément

- **1 article** traitant de l'effet lisière et de l'effet histoire sur 17 **propriétés des sols** (teneurs en argiles, limons et sables, pH, C/N, C, N, P, CEC, Na, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Al, densité apparente).

- **1 complément** traitant de l'effet lisière, de l'effet histoire et de leur interaction sur l'**intensité lumineuse** (PAR) + recouvrement des strates arborée, arbustive et herbacée.

Design d'étude :

- **132 relevés** inclus dans **22 interfaces forêt-prairie** (8 interfaces stables, 7 interfaces issues d'afforestation et 7 interfaces issues de déforestation) pour les **propriétés des sols.**

- **42 relevés** parmi les précédents inclus dans **7 interfaces forêt-prairie** (2 interfaces stables, 3 interfaces issues d'afforestation et 3 interfaces issues de déforestation) pour l'intensité **lumineuse** et le recouvrement des strates arborée, arbustive et herbacée.

Résultats marquants :

- **Effet lisière en forêt** (acidité des sols), **en prairie** (intensité lumineuse, richesse en nutriments des sols) ou **dans les deux habitats** (teneurs en argiles et limons).

- **Rémanence** de l'**intensité lumineuse,** mais **changement rapide** des **propriétés des sols** (sauf texture des sols) **en forêt récente.**

- **Rémanence** de l'**intensité lumineuse** et de **certaines propriétés des sols** (texture, densité apparente et teneurs en C, N, Na) et **changement rapide** des **autres propriétés des sols** (notamment pH, K, C/N, P) **en prairie récente.**

- **Interaction** entre **effet lisière** et **effet histoire** sur l'**intensité lumineuse en lisière et périphérie de prairie.**

Article 1

Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change[1]

BURST, M., CHAUCHARD, S., DUPOUEY, J-L., AMIAUD, B.

[1] In preparation for submission to *Agriculture Ecosystems and Environment*

Abstract

Faced with the many environmental challenges of the 21st century, a better understanding of soil properties can provide solutions to global changes (e.g. carbon storage, water purification, etc.). However, patterns of distribution of soil properties within habitats remain poorly understood. Only average values by habitats are now often used to estimate soil properties and ecosystem services at large scales. We studied 22 forest-grassland interfaces in the Lorraine natural regional park (France) in order to evaluate the influence of land use and possible edge effects (i.e. spatial patterns) on 17 topsoil properties. In addition, different habitat histories, relating to afforestation and deforestation processes in the interfaces, were used to assess the influence of land-use changes (i.e. temporal patterns: legacy of former land uses and changes). The topography, despite the small elevation differences encountered within the interfaces, and the texture, coarser in forest and finer in grassland, showed a strong effect on soil physical and chemical properties. By controlling the effects of topography and texture, we have identified two main soil property gradients: soil acidity and soil nutrients. The soil acidity gradient was mainly due to an increase in the pH and Ca values from the forest core to forest edge, while the soil nutrient gradient was due to an increase in C, N, P and Na and decrease in bulk density from grassland edge to grassland core. Among soil nutrients, only K showed an edge effect in forest. Following the afforestation of grasslands, the properties of topsoils of recent forests have changed rapidly and have been found to be closer to those of the ancient forests than those of the ancient grasslands in less than two centuries. This is probably due to the rapid decomposition of the litter and renewal of the humus within the mull forest topsoils. In deforestation, we observed a legacy of Na, C, N and bulk density values from ancient forests, reflecting a slow accumulation of Na and organic matter over time in recent grasslands. The longer accumulation time, but also the higher soil moisture of the ancient grasslands can explain these results. Contrariwise, K, P and the C/N ratio have changed rapidly in recent grasslands, because they were strongly influenced by grassland fertilization. Thus, both land use and land-use change effects are important to consider in broad-scale assessments of soil properties due to variation in soil properties within habitats caused by edge effects and post-disturbance time.

Keywords

soil properties; forest; grassland; land-use change; afforestation; deforestation

1. Introduction

Five soil-forming factors, i.e. climate, geology, topography, land use and time, have been identified as the source of the heterogeneity of soils in current landscapes (Jenny, 1994). The effects of climate and geology on soils are relatively well known and affect soil properties mainly at the regional and continental scales (Kosmas et al., 1993; Ponge et al., 2011).

However, at the local scale of a hillslope or a small catchment, the land-use and the topography are generally the dominant factors affecting soils (Wang et al., 2001).

Differences in vegetation and management practices between forests and grasslands, i.e. land-use influence (both plant and animal influences including human influences), may be intrinsically responsible for differences in soil properties (Jenny, 1994). Vegetation physiognomy and management practices, linked to land use, influence the physical, chemical and biological properties: indeed they influence the processes of erosion and leaching, but also oxidation and mineralization, and consequently modify the transport and redistribution of soil particles (e.g. soil texture) and elements (Wang et al., 2001). Indeed, differences in tree, shrub and herb cover and in taxonomic and functional compositions between forests and grasslands may be the source of different 'plant-soil feedbacks' (Ehrenfeld et al., 2005; Harrison and Bardgett, 2010). The species turn-over observed in plant communities along the interfaces (Burst et al., 2017) both induces and reflects edge effects on soil properties. In addition, agricultural management practices, such as mineral fertilization and manuring in grasslands, may result in a higher nutrient richness relative to forests (Chantigny, 2003). By spillover, these fertilizer applications can also induce edge effects on soil properties within the forest edges adjacent to the grasslands (Piessens et al., 2006). Nevertheless, the effects of land uses on soil properties remains poorly understood. To study properly land-use effects on soil properties, all others soil-forming factors (climate, geology, topography and time) and environment should be equal (Motzkin et al., 1996). It is indeed difficult to attribute the organic and mineral element accumulations in soils to a land use effect, since these elements can either move downslope or be fixed in situ (Schimel et al., 1985). Moreover, most of soil physical and chemical properties can also be intrinsically influenced by soil texture (Hassink, 1997; Laganière et al., 2010).

Indeed, following the catena concept (Hook and Burke, 2000), the topography is responsible to erosion, leaching and redistribution of particles and elements along a hillslope (Seibert et al., 2007). Strong relationships between topography, soil properties and vegetation composition due to these processes have been observed (Binkley and Fisher, 2013; Solon et al., 2007). The non-random spatial distribution of soil properties and more specifically of their agronomics properties plays an important role in the spatial distribution of land use. According to Jenny (1994), low topographic position, poor water permeability and a high-water table are said to be favored for the implantation of grasslands, whereas the rolling lands with good drainage are conducive for forests. Within thalwegs and valleys, soils are better supplied with water and more nutrient-rich than in slopes and uplands (Brubaker et al., 1993; Hook and Burke, 2000), which explains the topographically decreasing distribution from forests to crops and then to grasslands within the hilly territories. In the case of thalwegs and footslopes, and in crop absence, forests, which are reserved for the less nutrient-rich and drier soils of footslopes, can be directly adjacent to the grasslands occupying the nutrient-rich and wetter soils of thalwegs. In this case, gradients of texture, soil moisture and nutrient richness are then expected along the forest-grassland interfaces.

Furthermore, land-use changes (e.g. deforestation and afforestation) may blur the influence of current land use by reducing differences in soil properties between forests and grasslands.

Indeed, in the case of afforestation of ancient grasslands, topsoil properties of recent forests should gradually tend towards those of the ancient forests (Li et al., 2012; Wang et al., 2001) and display intermediate values between those of ancient grasslands and ancient forests. Similarly, in the case of deforestation of ancient forests, soil properties of recent grasslands should have intermediate values between those of ancient forests and ancient grasslands. Thus, depending on the resilience time of the former soil properties after land-use change, a time lag between the current land use and its soil properties can be encountered (de la Peña et al., 2016). With the acceleration of land-use changes in the last decades (Alstad et al., 2016), it is becoming urgent to understand the effects of these changes on soil properties.

In an homogenous context for three soil-forming factors i.e. climate, geology and topography (i) we studied the soil property gradients along forest-grassland interfaces induced by land use through edge effects, and (ii) we tested whether, following land-use change (recent forest established on former grassland and recent grassland on former forest), the soil properties remained closer to those of the former land use or if they became rapidly similar to those of ancients habitats of the new land use.

Our specific research questions were as follows:

1. How are soil physical and chemical properties distributed along forest-grassland interfaces? Is there a land use and/or distance-to-edge effect on soil properties?

2. To what extent soil properties are affected by land-use changes (afforestation and deforestation)?

2. Materials and Methods

2.1. Study area and site selection

The study was conducted in the Lorraine regional natural park (PNRL) in north-eastern France (48°54'N, 6°03'E; 215-277 m a.s.l.). The climate is semi-continental with annual rainfall and temperature averaging 714 mm and 10°C for the period of 1981-2000, respectively. The geological substrate is mainly a clayey marl from the Oxford Clay formation in the western area and the Keuper formation in the eastern area. All soils studied here are brown soils (Baize and Girard, 2009).

The availability of ancient and recent large-scale vectorized land-use maps in the Lorraine region made it possible to preselect forest-grassland interfaces in an initial study area of nearly 2,000 km². Land-use changes were characterized by comparing the land use on French Etat-Major maps (established between 1826 and 1831) and the current land-use map (established between 1997 and 2014) using a geographic information system (ArcGIS®, v.10.2, ESRI, France). Areas where land use had not changed since 1826-1831 were categorized as ancient, and areas where land use was different were qualified as recent. For each preselected interface, series of old aerial photographs (spaced apart up to ten years

maximum between 1931 and 2014, http://www.geoportail.gouv.fr) were photo-interpreted to confirm the origin and the maintenance of forest and grassland over time.

To avoid confounding factors other than the land-use and land-use change effects, the interfaces were then selected according to several environmental criteria: homogeneity of topographic positions (thalwegs and footslopes) among interfaces based on the calculation of a topographic position index (TPI) at a scale of 250 m (Land Facet Corridor Designer, v.1.2.884, http://www.jennessent.com), minimum area of both adjacent land uses (≥ 1 ha) to ensure to have a core area, linearity of the edge to avoid multiple edge effect, no intersection by a path or stream, absence of war disturbances (e.g. trenches), and finally mature deciduous forests without recent logging and meso-hygrophilous meadow grasslands without apparent grazing. The choice to select sites among thalwegs and footslopes was due to the nearly exclusive distribution of ancient grasslands in these topographic conditions (over 70% of the ancient grassland area in thalwegs or footslopes according to the TPI). With GIS, 113 forest-grassland interfaces were preselected, and after field surveys, the interfaces that did not exactly comply with the above criteria were discarded. Ultimately, 22 forest-grassland interfaces were retained for our study (11 in the eastern area and 11 in the western area).

2.2. Study design

Three types of interfaces with different land-use history were sampled: (i) stable interface, i.e. ancient edge with ancient forest (AF) adjacent to ancient grassland (AG) (8 sites); (ii) unstable interface linked to an afforestation process, i.e. recent edge with recent forest (RF) adjacent to ancient grassland (AG) (7 sites); and (iii) unstable interface linked to a deforestation process, i.e. recent edge with ancient forest (AF) adjacent to recent grassland (RG) (7 sites). Therefore, four land-use histories (AF, AG, RF, RG) combining two histories (ancient, recent) and two land uses (forest, grassland) were sampled. Each interface included a transect of six plots that were positioned in each land use at three increasing distances from the forest-grassland boundary, referred to as the plot position: edge, periphery and core (Appendix A). Each plot had an area of 2 m x 50 m (100 m²) and was oriented parallel to the forest-grassland boundary. To avoid multiple edge effects in grasslands and because the depth of influence of the edge effect is recognized in the literature as being lower for grasslands (Gieselman et al., 2013; Łuczaj and Sadowska, 1997) than forests (Harper et al., 2005; Murcia, 1995), plots were placed closer to the boundary at grassland peripheries and cores (5 m and 25 m, respectively) than at forest peripheries and cores (15 m and 50 m). The sample comprised a total of 132 plots in 22 forest-grassland interfaces. For more details on the study design, please refer to Burst et al. (2017).

2.3. Soil sampling and soil analyses

For each plot, three soil samples, excluding litter, were collected to a depth of 4.5 cm with a steel cylinder of 250 cm^3 volume (8.4 cm in diameter, and 4.5 cm in height), one at the center

and one at each end of the plot. Samples were bulked, homogenized and air-dried. Samples were then sieved to 2 mm to remove roots, pebbles and other debris. The humus types were mainly mulls (from dysmull to eumull), except two plots characterized as eumoder type (Jabiol et al., 2007).

For each of the 132 fine soil samples, the following soil properties were measured: (i) the particle size distribution in three fractions i.e. clays (0-2 µm), silts (2-50 µm) and sands (50-2000 µm) using the pipette method without decarbonization, (ii) the bulk density based on humidity measurement made on 30 g of fine soil that have been dried in an oven (105°C, 48h), extrapolated to the total 750 cm^3 soil sample, (iii) the total organic carbon (C) and the total nitrogen (N) using a dry combustion, (iv) the available phosphorus (P) using the Duchaufour method (Duchaufour and Bonneau, 1959), (v) the cation exchange capacity (CEC) and the exchangeable cations (Ca, Mg, Na, K, Fe, Mn and Al) using the cobaltihexamin method and (vi) the soil pH in water. By adding the C/N ratio, a total of 17 soil properties were used in subsequent analyses (see appendix B).

2.4. Topographic data collection

Within each site, two complementary topographical information were collected for each plot: (i) the topographic position in the slope was noted as an ordered factor (4 levels: thalweg = 1, footslope = 2, mid-slope = 3 and upper slope = 4) and for each land use, (ii) the difference in elevation with the edge plot was calculated from the slope measured at each plot with a Suunto® clinometer in two directions (upslope and downslope). The mean and maximum elevation differences between two positions in a forest-grassland interface (75 m long) were 1.7 m and 4.3 m, respectively. The topographic position of the plots along the forest-grassland interfaces and their differences in elevation with the edge plots can be found in appendices (Appendix C).

2.5. Data analysis

To identify the main soil properties gradients along the forest-grassland interfaces, a principal component analysis (PCA) was performed on the 17 soil properties. Due to the major influence of topography and texture on most physical and chemical soil properties, a partial PCA was then performed by partialling out the effects of these two variables (topography as an ordered factor with four levels: thalweg, footslope, mid-slope and upper slope; and texture as the soil clay content).

To examine how land use and land-use change influenced soil properties along the forest-grassland interfaces, three linear mixed models (LMMs) were built. A first model applied to the first two axes of the partial PCA included: the position along the forest-grassland interfaces (6 levels: forest core, forest periphery, forest edge, grassland edge, grassland periphery and grassland core) and the interaction of the history (2 levels: ancient and recent) with the position as fixed effects. A second model applied to the three soil textural properties

included: the position, the interaction of the history with the position and the covariate topography as fixed effects. This second model allowed us to check whether the land use can have an effect on soil texture, despite the strong influence of topography on the particle size distribution along the slopes. Finally, a third model applied to the 14 other soil chemical properties included: the position, the interaction of the history with the position and the covariates topography and clay content, as fixed effects. In addition to the first model, this third model allowed us to evaluate the influence of land-use on the soil physical and chemical properties by limiting the effects associated with the non-random distribution of land uses along the slopes. For the three LMMs, the site (22 levels) nested in the area (2 levels: east and west) was used as random effect.

For each of the first two partial PCA axes and for each soil property, the goodness-of-fit of LMMs (R^2) was calculated to determine (i) the marginal r^2 (i.e. variance explained by fixed effects only) and (ii) the conditional r^2 (i.e. variance explained by both fixed and random effects) (Nakagawa and Schielzeth, 2013). The inverse of the ratio between marginal r^2 and conditional r^2 ratio was also calculated in percentage to determine the site effect only. To determine the statistical significance of fixed effects of LMMs on the first two PCA axes and on each soil properties, type-III analysis of variance were performed.

Prior to determine the land use, edge and land-use change effects on the first two partial PCA axes and on each soil properties, (i) the values of three soil textural properties were averaged around the levels of the covariate topography by least squares means for each land-use history in each plot position, and (ii) in the same way, the values of the other 14 soil properties were averaged around the levels of covariates topography and soil, in order to limit in both cases, factors not directly induced by the land use. Then, contrast analyses (see details below) were performed from the interaction of the history with the position (12 levels) using the first two partial PCA axes and previously averaged values. The p-values associated with contrast analyses have been adjusted by controlling the false discovery rate (Benjamini and Hochberg, 1995).

Firstly, to properly test the land use effect, and notably avoid any confounding effects linked to land-use change, only samples from ancient land uses (15 samples of ancient forest cores vs. 15 samples of ancient grassland cores, AFC-AGC) were compared. Secondly, the ancient forest cores (15 samples) vs. ancient forest edges (15 samples) and the ancient grassland cores (15 samples) vs. the ancient grassland edges (15 samples) were compared to test the edge effects in both land uses (AFC-AFE and AGC-AGE, respectively). Thirdly, the cores and peripheries of each land-use having the same history were grouped to test the land-use change effect. The edges of the two land uses were excluded from these groups because of their close physical proximity. Were tested as land-use change effect in forest: the recent forest cores and peripheries (14 samples) vs. the ancient forest cores and peripheries (30 samples) (RFCP-AFCP), then the recent forest cores and peripheries (14 samples) vs. ancient grassland cores and peripheries (30 samples) (RFCP-AGCP), i.e. the similarity of soil properties between recent forests and ancient forests, then between the same recent forests and their former land use. Similarly, were tested as land-use change effect in grassland: the recent grassland cores and peripheries (14 samples) vs. the ancient grassland cores and peripheries (30 samples)

(RGCP-AGCP), then the recent grassland cores and peripheries (14 samples) vs. the ancient forest cores and peripheries (30 samples) (RGCP-AFCP).

Statistical analyses were carried out with R 3.2.3 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT) and the following packages were used: *vegan* for the PCA, *nlme* for the LMMs, *piecewiseSEM* to calculate the r-squared assessing the quality of model, *car* for the analysis of variance and *lsmeans* for the least squared means and the contrast analyses.

3. Results

3.1. Main soil properties gradients along the forest-grassland interfaces

For all the sites, the texture was clayey-silty with less than 10% of sands on average. But, the first PCA axis (44.7 % of the total variation) showed a gradient from coarser textured soils (high silt and to a lesser extent sand contents) to soils of finer texture (high soil clay content) (Appendix D1a, b). The second PCA axis (15.4 % of the total variation) showed a gradient from acid soils (high amount of Fe and Al) to alkaline soils (high pH). After controlling for topography and soil clay content (Figure 1a), the first partial PCA axis (28.2 % of the total variation) showed a gradient from acid soils to alkaline soils, which corresponds to different humus found in the forest plots (Figure 1a). The second partial PCA axis (19% of the total variation) showed a K-N gradient linked to a soil nutrient gradient. The first two partial PCA axes both reflected a forest-grassland gradient (Figure 1b). Regarding the LMMs, the topography showed a significant influence (p-value $\leq$ 0.05) on the three texture variables (clay, silt and sand) (Appendix D2), but only on sodium among the 14 other soil physical and chemical properties (Table 1). On the contrary, the soil clay content showed a significant influence on most of the 14 soil properties, except on Al and Fe.

3.2. Texture

From ancient forest cores to ancient grassland cores, textural properties showed linear gradients, increasing for the clay content and decreasing for the silt content (Appendix D4). Significant land-use effect were found between forest and grassland and significant edge effects were found in both land uses (Appendix D3). Moreover, both recent land uses have shown intermediate values of clays and silts contents between those that have been found within the two ancient land uses (Appendix D4). Land-use changes also had significant effects, but with relatively smaller differences between recent land uses and their former land uses compared to their current land uses (Appendix D3 & D4). The goodness-of-fit of models was very high (r^2 >0.8), but a strong site effect was highlighted on the three soil textural properties (90%, 64% and 62% of the variance explained by the site effect for sand, silt and clay content, respectively, according to the inverse of the ratio between the marginal r^2 and the conditional r^2).

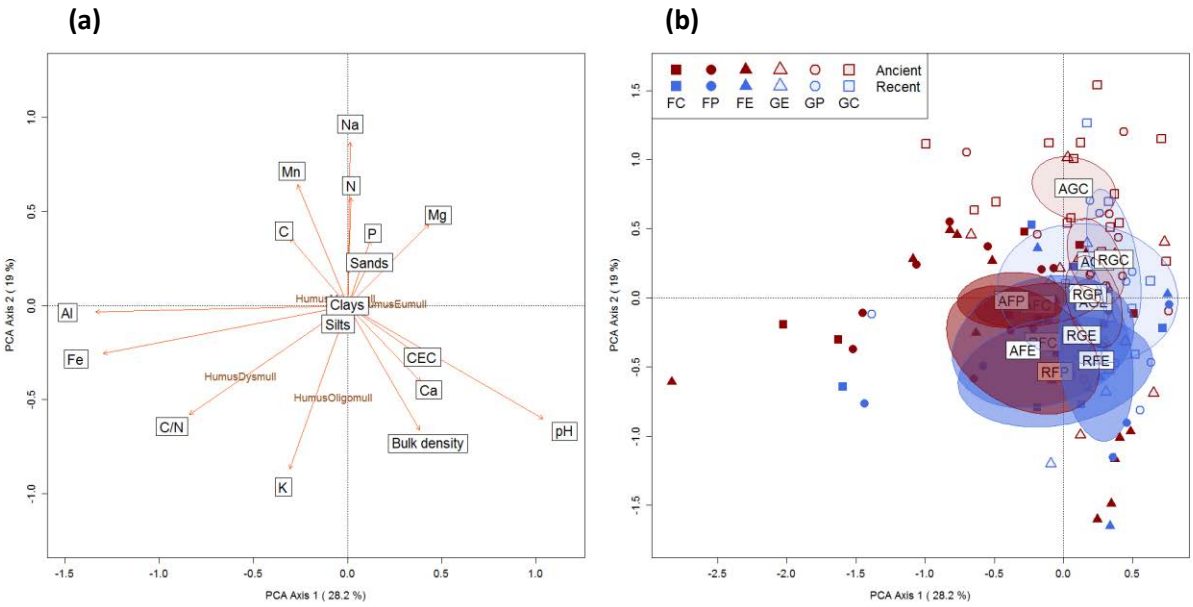


Fig. 1. Partial principal component analysis of 17 soil properties. The effects of topography (factor with 4 levels) and texture i.e. soil clay content (g/kg) were partialled out before PCA. Soil properties and humus types are shown in figure 1a. Plots are shown in figure 1b and the dispersion ellipses are drawn for the interaction of the history with the position (12 levels) using a confidence interval of 0.95. Ellipses labels are the combination of history and plot position. History: A (ancient) and R (recent). Plot position: FC (forest core), FP (forest periphery), FE (forest edge), GE (grassland edge), GP (grassland periphery) and GC (grassland core).

3.3. Soil acidity and soil nutrients

The first two partial PCA axes were significantly influenced by the plot position along the forest-grassland interface (Appendix E1), but only the second axis (soil nutrient gradient) was also significantly influenced by the interaction of the history with the plot position. Among the soil properties participating in the first partial PCA axis (acid to alkaline soils gradient), the soil Al and Fe contents were negatively correlated (Pearson's r = -0.89 and -0.87, respectively) and the pH and the soil Ca content were positively correlated (Pearson's r = 0.69 and 0.26). Concerning the second partial PCA axis (nutrient-poor to nutrient-rich gradient), the K content, the bulk density and the C/N ratio were negatively correlated (Pearson's r = -0.58, -0.44 and -0.39) and the soil Na, N, P and C content were positively correlated (Pearson's r = 0.58, 0.38, 0.24 and 0.23). Taking both fixed and random effects, the goodness-of-fit of models was very high for most soil properties ($r^2 \geq 0.5$) (Table 1). Only the goodness-of-fit for the amounts of Al and Fe was lower ($r^2 = 0.39$ and 0.36, respectively).

3.3.1. Soil acidity

Soil properties related to soil acidity gradient showed a significant position effect (Table 1), but no significant effect of the interaction of the history with the plot position. The soil Al and

Table 1. Goodness-of-fit of linear mixed models (LMMs) and analysis of variance of fixed effects for 14 soil properties.

	LMM goodness-of-fit		Position		History:Position		Topography		Texture	
	Marginal r^2	Conditional r^2	chi^2	p-value	chi^2	p-value	chi^2	p-value	chi^2	p-value
Soil acidity gradient										
Al	0.18	0.39	11.5	*	9.3	ns	2.1	ns	0.8	ns
Fe	0.14	0.36	12.3	*	8.4	ns	4.1	ns	1.0	ns
Ca	0.61	0.82	13.3	*	2.8	ns	2.4	ns	101.7	***
pH	0.26	0.50	15.6	**	3.9	ns	3.5	ns	10.3	**
Soil nutrient gradient										
K	0.50	0.57	79.2	***	8.2	ns	2.9	ns	25.5	***
C/N	0.61	0.79	134.7	***	13.6	*	1.2	ns	6.7	**
Bulk density	0.50	0.62	10.5	.	19.6	**	7.0	.	22.1	***
C	0.64	0.73	10.0	.	14.4	*	2.0	ns	68.7	***
P	0.25	0.76	35.2	***	6.3	ns	0.7	ns	7.2	**
N	0.78	0.82	45.7	***	13.4	*	3.0	ns	109.6	***
Na	0.71	0.81	89.3	***	32.9	***	12.8	**	16.3	***
Other soil properties										
CEC	0.79	0.88	16.8	**	3.9	ns	3.4	ns	192.2	***
Mg	0.19	0.91	1.5	ns	2.5	ns	7.7	.	54.4	***
Mn	0.13	0.65	4.5	ns	6.5	ns	7.5	.	5.6	*

Marginal r^2: fixed effects only. Conditional r^2: fixed and random (site) effects. *** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$, * $0.01 \leq P < 0.05$ and '.' $0.05 \leq P < 0.1$.

Table 2. Contrast analyses of the land use, edge and land-use change effects for 14 soil properties. The contrasts were performed from the interaction of the history with the position (12 levels), which was one of the fixed effects of linear mixed model. Number of plots in each contrast part is indicated by the 'samples' line.

	Land use effect	Edge effect		Land-use change effect			
		Forest	Grassland	Recent forest		Recent grassland	
				Legacy	Change	Legacy	Change
	AFC-AGC	AFC-AFE	AGC-AGE	RFCP-AFCP	RFCP-AGCP	RGCP-AGCP	RGCP-AFCP
samples	15-15	15-15	15-15	14-30	14-30	14-30	14-30
Soil acidity gradient							
Al	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Fe	.	ns	ns	ns	ns	ns	*
Ca	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
pH	ns	.	ns	ns	ns	ns	*
Soil nutrient gradient							
K	**	**	.	ns	***	ns	**
C/N	***	ns	**	.	***	ns	***
Bulk density	.	ns	**	ns	**	**	ns
C	*	ns	***	ns	*	.	ns
P	*	ns	*	.	***	ns	*
N	***	ns	***	ns	***	*	ns
Na	***	ns	***	ns	***	***	.
Other soil properties							
CEC	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Mg	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Mn	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Planned contrasts. Land use effect: ancient forest core vs. ancient grassland core (AFC-AGC). Edge effect: ancient forest core vs. ancient forest edge (AFC-AFE) and ancient grassland core vs. ancient grassland edge (AGC-AGE). Land-use change effect: recent forest core and periphery vs. ancient forest core and periphery (RFCP-AFCP), recent forest core and periphery vs. ancient grassland core and periphery (RFCP-AGCP), recent grassland core and periphery vs. ancient grassland core and periphery (RGCP-AGCP) and recent grassland core and periphery vs. ancient forest core and periphery (RGCP-AFCP). *** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$, * $0.01 \leq P < 0.05$ and '.' $0.05 \leq P < 0.1$.

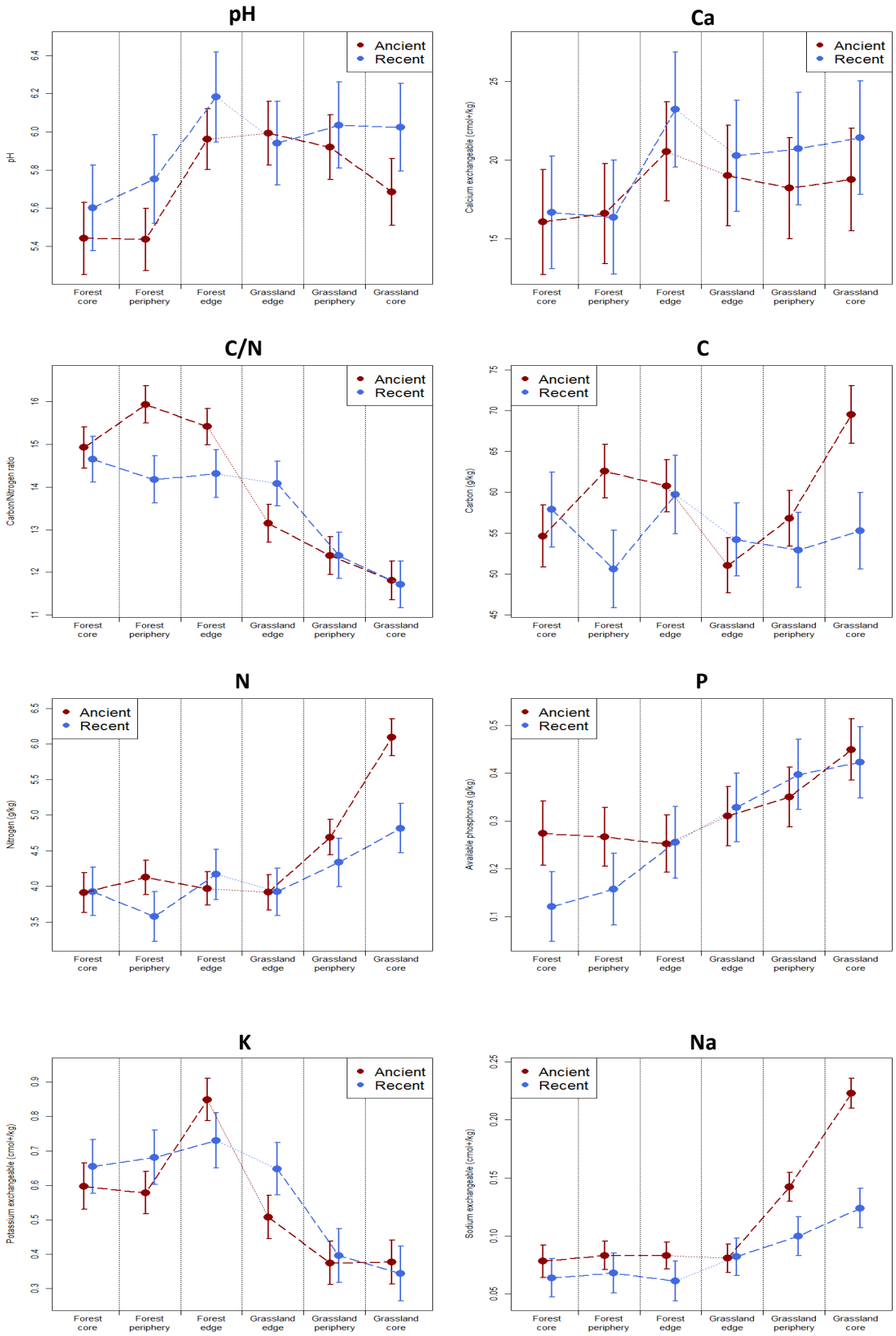


Fig. 2. Distribution of mean values of eight soil chemical properties by position along the forest-grassland interfaces for each land-use history. The mean values and standard errors were averaged by least square means around the levels of the covariates topography (factor with 4 levels) and soil texture i.e. the soil clays content (g/kg) for each land-use history in each plot position.

Fe contents (Appendix F1) showed higher values (but not significant, Table 2) in the ancient forest than the ancient grassland. On the opposite, the pH and soil Ca content (Figure 2) showed higher values (but not significant, Table 2) in the ancient grassland than in the ancient forest. A strong site effect was found on the metal cations and the pH (61%, 54% and 48% of the variance explained by the site effect for Fe, Al and pH), which was lower for the calcium content (26%).

3.3.2. Soil nutrients

Soil properties related to soil nutrient gradient showed a significant position effect, except for C and bulk density (Table 1). The C/N ratio, the soil C, P, N and Na contents showed a significant land-use effect (Table 2). Values decreased from ancient forest to ancient grassland for the C/N ratio and the bulk density and conversely increased for the other four soil properties (Figure 2 and appendix F1). However, these soil properties have shown a significant edge effect only in grassland and not in forest (Table 2). The soil K content also presented a significant land-use effect, but with significant decreasing values from the ancient forest edge to the ancient forest core (Table 2 and Figure 2), which reflected an edge effect in forest.

Interacting with the plot position, the land-use history showed a significant influence on the C/N ratio, the soil C, N and Na contents and the bulk density (Table 1). In cases of afforestation, there was a significant change in C/N, C, P, N, Na, but also K values in recent forest compared to those observed in ancient grassland (RFCP-AGCP comparisons, Table 2). Values increased in recent forest for C/N and K and decreased for C, P, N and Na (Figure 2). No significant differences were found between recent forest and ancient forest (RFCP-AFCP comparisons, Table 2). In the case of deforestation, only the values of C/N, P and K showed significant changes in recent grassland compared to those observed in ancient forest (RGCP-AFCP comparisons, Table 2). C/N and K values decreased in recent grassland, while P values increased (Figure 2). Moreover, none of these values showed significant differences between recent grassland and ancient grassland (RGCP-AGCP comparisons, Table 2). On the contrary, significant differences for the values of Na, N and to a lesser extent C (not significant) were observed between recent grassland and ancient grassland (RGCP-AGCP comparisons, Table 2) and these three values were lower in recent grassland (Figure 2). Unlike the C/N ratio and soil P and K contents, none of these three soil properties showed significant differences between recent grassland and ancient forest (RGCP-AFCP comparisons, Table 2).

Finally, a very low site effect was found for the N and C elements (5% and 12%), the Na and K exchangeable bases (each 12%), the bulk density (19%) and the C/N ratio (23%). On the opposite, the available P showed a strong site effect (67%).

4. Discussion

4.1. Land-use and edge effects

4.1.1. Soil texture gradient

In the clayey-silty soils of the PNRL plains, texture was the main factor responsible for the distribution of soil physical and chemical properties. This forest-grassland-oriented texture gradient, ranging from coarse texture to fine texture, demonstrates the strong influence of the topography (Brubaker et al., 1993; Hook and Burke, 2000), even with very slight differences in elevation (1.7 m on average). However, despite control of climate, geology and topography, clay increasing and silt decreasing linear gradients were found along the forest-grassland interfaces, which would be due to land-use effects and particularly edge effects in both forest and grassland. A translocation of clays particles from surface soil horizons to deep soil horizons over time in forests could explain these distribution patterns (Jenny, 1994). Indeed, relatively to a grassland cover, a deciduous forest cover stimulates leaching and concentration of clay particles in a clay-enriched B horizon (Binkley and Fisher, 2013). Nevertheless, the forest-grassland soil texture gradients could also be explained by former land-use choices based on texture. Indeed, at an equal topographical position, the texture was certainly the main factor that determined the former land-use choices. However, aeolian silt deposits (Hook and Burke, 2000; Schimel et al., 1985) and recent land-use choices (less dependent on texture due to advances in techniques) may complicate this pattern.

4.1.2. Soil acidity and soil nutrient gradients

After controlling for the topography and the related texture, soil acidity and soil nutrient gradients along the forest-grassland interfaces were still observed.

In agreement with the phenomenon of acidification due to a slower litter decomposition (Glatzel, 1991) and cation leaching in forests (von Oheimb et al., 2008), forest soils and particularly the ancient forest soils were slightly more acidic than grassland soils. However, we found no land-use effect or edge effect on the soil acidity. The small amounts of metal cations (Al and Fe), as well as low differences in humus (mainly mull type) and pH that we found along the forest-grassland interfaces can explain these results.

On the contrary, most of the nutrients (C, N and P) and the C/N ratio showed a land use effect linked to a strong edge effect in grassland. The highest C and N values observed in grasslands (notably in core positions) are likely to reflect their greater root biomass in the topsoil compared to forests, which allows the input of large amounts of C and N into soils (Hook and Burke, 2000). Indeed, the annual turnover of organic matter derived mainly from dying tree roots in forests is much lower than that of the large root necromass of annual and perennial herbs in grasslands (Guo et al., 2007; Guo and Gifford, 2002). However, the unilateral edge effect probably also reflects the influence of agricultural management practices such as grassland fertilization. This seems particularly true for P (Brubaker et al., 1993), which has also exhibited a strong site effect due to probably different fertilization levels between grasslands.

The same pattern of land-use effect with a strong edge effect was shown for the Na content with increasing values from grassland edge to grassland core. However, unlike the previous ones, Na is the only mineral element that has shown a topography effect. This result perhaps reveals the presence of salt-impregnated sedimentary rocks within the clayey marl of our sites, which can cause extensive salinization of near-surface soil horizons by their dissolution within groundwater and by more or less frequent rise from the water tables (Jenny, 1994). Indeed, an increasing forest-grassland soil moisture gradient has been observed by plant bio-indication from Ellenberg F values in our sites (Burst et al., 2017), which can be explained by a lowest evapotranspiration in grasslands compared to forests (Hobbs, 1993).

A land use effect was also shown for the K content, which, unlike the previous ones, is linked to a strong edge effect in forest. The highest K content found in forest edge soils is probably due to a spillover of mineral fertilizers applied to adjacent grasslands (Kepfer-Rojas et al., 2016; Piessens et al., 2006). The presence of the edge effect in forest for K, while is located in grassland for N and P, is likely due to the application form of fertilizers (powders for K or granules for N and P) (Honnay et al., 2002). Within our sites, N, P and K are all applied as granules. We think that these elements are capable of penetrating into the forest edge during the spreading of fertilizers, and even subsequently, in particular by aerial deposits (Thimonier et al., 1992, 1994). Nevertheless, an unexpected lowest K content was found in our grasslands. This is probably due to the relatively high abundance of grasses within the grasslands, which are better competitors and extractors for K compared to forbs (Bezemer et al., 2006; Tilman et al., 1999). Moreover, most of the grasslands are at least annually subject to K depletion due to the export of plant biomass by mowing. Thus, in the studied grasslands, K is probably a limiting element, which explains its position in the negative part i.e. on the forest side of the soil nutrient gradient. Furthermore, in forest, trees and shrubs also affect the cations distribution such as K through uptake from deep soil horizons and transport to topsoils by the deposition of a cation-rich litter (Jobbágy and Jackson, 2001, 2004).

4.2. Land-use change effects

4.2.1. Land-use legacy and gradual change of soil texture

After afforestation and deforestation, the clay and silt contents of recent forests and recent grasslands appeared closer to those of their former land use than those of their current land use, but different from the two. These results reflect the persistence of soil textural properties of former land uses in recent land uses and a gradual change over time of these soil textural properties to those of their current land uses. Therefore, soil texture appears to be mainly inherited from a non-random distribution of land uses, but land-use changes may nevertheless be responsible of a time-lag between the current land uses and their soils texture. However, although the tree and shrub roots may have an effect on soil structure (Ehrenfeld et al., 2005), no explanation has yet been advanced to our knowledge about a potential land-use effect on soil texture.

4.2.2. Rapid change in physical and chemical soil properties after afforestation

In contrast to many studies showing the persistence of soil properties after afforestation of former agricultural parcels (Dupouey et al., 2002; Koerner et al., 1997), no legacy in soil properties was found between ancient forests and recent forests after afforestation of grasslands. As assumed in other studies, the pH and some other properties in topsoils of recent forests can in some cases be comparable to those of ancient forests in less than two centuries (Graae et al., 2003; von Oheimb et al., 2008). This result can be explained by the fact that traditional agricultural management practices, whose footprint could be found in recent forests, were not as intensive as modern agricultural practices (Flinn and Marks, 2007; Kepfer-Rojas et al., 2016). Indeed, the fertilizer inputs in grasslands, mainly from organic matter, was relatively modest before the 20th century (von Oheimb et al., 2008). Moreover, our results showed significant differences in soil properties related to nutrient gradient between recent forest and ancient grassland. This could be explained either by the increasing application of fertilizers in grasslands in the modern period (new chemical fertilizers in addition to the increased application of organic fertilizers) and/or a rapid decline in soil nutrients after afforestation. The first assumption is supported by the lower C/N ratio in ancient grassland than in recent forest. Similarly, the lower values of C, N and P contents in recent forest compared to ancient grassland demonstrate the lack of impact of past fertilization on soil nutrients in the topsoils. One of the cause of the decline in soil nutriments can be the development of an organic layer after afforestation, which was very low or non-existent in grassland (von Oheimb et al., 2008). The impacts of the past fertilization in recent forests would then be visible only in deeper soil horizons. Another hypothesis could be an initial loss of soil nutrients through their sequestration within perennial plant tissues, in particular in the tree and shrub trunks and roots (Laganière et al., 2010; Ponge, 2003). Besides this, a large decline in soil Na content was also observed in recent forest. This result can be due to an increase in evapotranspiration due to the trees and shrubs after afforestation, which have led to a lowering of water table levels and thus limited the intake of dissolved Na within topsoils (Hobbs, 1993).

4.2.3. Land-use legacy and rapid change in physical and chemical soil properties after deforestation

In recent grasslands, K and P contents and the C/N ratio have undergone a rapid change compared to the ancient forests. These three soil properties reflect the implementation of agricultural management practices in recent grasslands. Thus, the decline in K values demonstrates the impact of the extraction of this element by the strong herbaceous cover and the export of biomass by the mowing in the recent grasslands (Tilman et al., 1999). Conversely, the increase in P and the decline of the C/N ratio, reflect the introduction of organic fertilization in recent grasslands.

Other soil properties such as Na, N, C and the bulk density have shown a legacy of past land use. Groundwater closer to the surface and consequently more frequent upwelling of dissolved salts in ancient grasslands (see Burst et al., 2017) can explain their highest Na content compared to recent grasslands. Apart from the relatively longer accumulation time,

the highest soil moisture of ancient grassland may also explain the higher soil C and N contents and even the lower soil pH in the ancient grassland cores due to the poor decomposition of organic matter in anaerobic conditions (Hassink, 1994, 1997). Similarly, the lower soil C contents explain the higher bulk density in recent grasslands. However, although they recognize higher organic matter content in grasslands compared to forests when factors other land use are constant, Guo & Gifford (2002) reports an increase in organic matter and especially soil C stocks in recent grasslands after deforestation. Nevertheless, taking into account annual precipitation, these authors found an increase in soil C stocks in highly watered areas with 2000-3000mm, but did not regain this increase in drier areas with less than 2000mm. Despite the control of topography and texture, the higher soil moisture then explains the higher organic matter content of ancient grasslands compared with those of recent grasslands.

Conclusions

Soil texture was distributed from the coarsest to the finest according to a forest-grassland gradient due to the influence of topography and former land-use choices. This texture gradient hides other gradients (soil acidity and soil nutrient gradients), which are due to the land-use effect. In our study, a relatively large influence was found for the soil acidity gradient compared to the soil nutrient gradient, which can be explained by the land-use changes due to their influence on the topsoils. Indeed, former grassland vegetation and organic fertilization has little or no impact on the soil properties of recent forests, which have had time to renew and to slowly acidify after afforestation (von Oheimb et al., 2008). In recent grassland, after deforestation, the land-use changes also partly explain the preponderance of the soil acidity gradient on the soil nutrient gradient due to a lower soil moisture and the poor decomposition of organic matters compared to ancient grasslands. On the opposite, in recent grasslands, the others elements related to the vegetation such as P and K, showed a rapid change after deforestation due to agricultural management practices.

Acknowledgements

We are grateful to Olivier Nourrigeon who provided the vectorized map of present land use in the PNRL and to Patrick Behr, Erwin Thirion, Joseph Levillain and three trainees for their help in soil sampling. We also thank Pierre Montpied for his help with the contrast analyses. This study was partly funded by the 'Ecosystèmes Forestiers, Agroressources, Biomolécules et Alimentation' (EFABA) federative institute of sector A2F of Lorraine University through the project 'PRECOFOR'. The UMR 1137 EEF is supported by the French National Research Agency through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR-12- LABXARBRE-01).

References

Alstad, A.O., Damschen, E.I., Givnish, T.J., Harrington, J.A., Leach, M.K., Rogers, D.A., Waller, D.M., 2016. The pace of plant community change is accelerating in remnant prairies. Sci. Adv. 2, e1500975.

Baize, D., Girard, M.-C., 2009. Référentiel pédologique 2008. Editions Quae. pp. 405.

Benjamini, Y., Hochberg, Y., 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. J. R. Stat. Soc. Ser. B Methodol. 57, 289–300.

Bezemer, T.M., Lawson, C.S., Hedlund, K., Edwards, A.R., Brook, A.J., Igual, J.M., Mortimer, S.R., Van Der Putten, W.H., 2006. Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant–soil feedback responses in two grasslands. J. Ecol. 94, 893–904.

Binkley, D., Fisher, R.F., 2013. Ecology and management of forest soils, 4th ed. ed. Wiley, Hoboken, NJ, pp.347.

Brubaker, S.C., Jones, A.J., Lewis, D.T., Frank, K., 1993. Soil properties associated with landscape position. Soil Sci. Soc. Am. J. 57, 235–239.

Burst, M., Chauchard, S., Dupouey, J.-L., Amiaud, B., 2017. Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest–grassland interface. J. Veg. Sci. 28, 515–526.

Chantigny, M.H., 2003. Dissolved and water-extractable organic matter in soils: a review on the influence of land use and management practices. Geoderma, Ecological aspects of dissolved organic matter in soils 113, 357–380.

de la Peña, E., Baeten, L., Steel, H., Viaene, N., De Sutter, N., De Schrijver, A., Verheyen, K., 2016. Beyond plant–soil feedbacks: mechanisms driving plant community shifts due to land-use legacies in post-agricultural forests. Funct. Ecol. 30, 1073–1085.

Duchaufour, P., Bonneau, M., 1959. Une nouvelle méthode de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. Bull Afes 4, 193–198.

Dupouey, J.-L., Dambrine, E., Laffite, J.-D., Moares, C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. Ecology 83, 2978–2984.

Ehrenfeld, J.G., Ravit, B., Elgersma, K., 2005. Feedback in the plant-Soil system. Annu. Rev. Environ. Resour. 30, 75–115.

Flinn, K.M., Marks, P.L., 2007. Agricultural legacies in forest environments: tree communities, soil properties, and light availability. Ecol. Appl. 17, 452–463.

Gieselman, T.M., Hodges, K.E., Vellend, M., 2013. Human-induced edges alter grassland community composition. Biol. Conserv. 158, 384–392.

Glatzel, G., 1991. The impact of historic land use and modern forestry on nutrient relations of Central European forest ecosystems. Fertil. Res. 27, 1–8.

Graae, B.J., Sunde, P.B., Fritzbøger, B., 2003. Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forests. For. Ecol. Manag. 177, 179–190.

Guo, L.B., Gifford, R.M., 2002. Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. Glob. Change Biol. 8, 345–360.

Guo, L.B., Wang, M., Gifford, R.M., 2007. The change of soil carbon stocks and fine root dynamics after land use change from a native pasture to a pine plantation. Plant Soil 299, 251–262.

Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brosofske, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P.-A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. Conserv. Biol. 19, 768–782.

Harrison, K.A., Bardgett, R.D., 2010. Influence of plant species and soil conditions on plant–soil feedback in mixed grassland communities. J. Ecol. 98, 384–395.

Hassink, J., 1997. The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles. Plant Soil 191, 77–87.

Hassink, J., 1994. Effects of soil texture and grassland management on soil organic C and N and rates of C and N mineralization. Soil Biol. Biochem. 26, 1221–1231.

Hobbs, R.J., 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australian wheatbelt. Biol. Conserv. 64, 193–201.

Honnay, O., Verheyen, K., Hermy, M., 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. For. Ecol. Manag. 161, 109–122.

Hook, P.B., Burke, I.C., 2000. Biogeochemistry in a shortgrass landscape: control by topography, soil Texture, and microclimate. Ecology 81, 2686–2703.

Jabiol, B., Brêthes, A., Ponge, J.-F., Toutain, F., Brun, J.-J., 2007. L'humus sous toutes ses formes (2nd édition). Engref, pp. 67.

Jenny, H., 1994. Factors of soil formation: a system of quantitative pedology. Dover, New York. pp. 281.

Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2004. The uplift of soil nutrients by plants: biogeochemical consequences across scales. Ecology 85, 2380–2389.

Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2001. The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants. Biogeochemistry 53, 51–77.

Kepfer-Rojas, S., Damgaard, C., Riis-Nielsen, T., Schmidt, I.K., 2017. Interactive effects of land-use history, tree encroachment and distance to edge on species richness in an unmanaged heathland. Appl. Veg. Sci. 20, 74–83.

Koerner, W., Dupouey, J.L., Dambrine, E., Benoit, M., 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. J. Ecol. 85, 351.

Kosmas, C.S., Danalatos, N.G., Moustakas, N., Tsatiris, B., Kallianou, C., Yassoglou, N., 1993. The impacts of parent material and landscape position on drought and biomass production of wheat under semi-arid conditions. Soil Technol. 6, 337–349.

Laganière, J., Angers, D.A., Paré, D., 2010. Carbon accumulation in agricultural soils after afforestation: a meta-analysis. Glob. Change Biol. 16, 439–453.

Li, D., Niu, S., Luo, Y., 2012. Global patterns of the dynamics of soil carbon and nitrogen stocks following afforestation: a meta-analysis. New Phytol. 195, 172–181.

Łuczaj, Ł., Sadowska, B., 1997. Edge effect in different groups of organisms: vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border. Folia Geobot. Phytotaxon. 32, 343–353.

Motzkin, G., Foster, D., Allen, A., Harrod, J., Boone, R., 1996. Controlling site to evaluate history: vegetation patterns of a New England sand plain. Ecol. Monogr. 66, 345–365.

Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends Ecol. Evol. 10, 58–62.

Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. Methods Ecol. Evol. 4, 133–142.

Piessens, K., Honnay, O., Devlaeminck, R., Hermy, M., 2006. Biotic and abiotic edge effects in highly fragmented heathlands adjacent to cropland and forest. Agric. Ecosyst. Environ. 114, 335–342.

Ponge, J.-F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. Soil Biol. Biochem. 35, 935–945.

Ponge, J.-F., Jabiol, B., Gégout, J.-C., 2011. Geology and climate conditions affect more humus forms than forest canopies at large scale in temperate forests. Geoderma 162, 187–195.

Schimel, D., Stillwell, M.A., Woodmansee, R.G., 1985. Biogeochemistry of C, N, and P in a soil catena of the shortgrass steppe. Ecology 66, 276–282.

Seibert, J., Stendahl, J., Sørensen, R., 2007. Topographical influences on soil properties in boreal forests. Geoderma 141, 139–148.

Solon, J., Degórski, M., Roo-Zielińska, E., 2007. Vegetation response to a topographical-soil gradient. CATENA, Soil Water Erosion in Rural Areas 71, 309–320.

Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F., Becker, M., 1994. Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. New Phytol. 126, 533–539.

Thimonier, A., Dupouey, J.L., Timbal, J., 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. For. Ecol. Manag. 55, 149–167.

Tilman, E.A., Tilman, D., Crawley, M.J., Johnston, A.E., 1999. Biological weed control via nutrient competition: potassium limitation of dandelions. Ecol. Appl. 9, 103–111.

Von Oheimb, G., Härdtle, W., Naumann, P.S., Westphal, C., Assmann, T., Meyer, H., 2008. Long-term effects of historical heathland farming on soil properties of forest ecosystems. For. Ecol. Manag. 255, 1984–1993.

Wang, J., Fu, B., Qiu, Y., Chen, L., 2001. Soil nutrients in relation to land use and landscape position in the semi-arid small catchment on the loess plateau in China. J. Arid Environ. 48, 537–550.

Supporting Information

Appendix A. Sampling scheme.

Appendix B. List of the analyzed soil properties.

Appendix C1. Average topographic position of the different plot positions along the three types of forest-grassland interfaces.

Appendix C2. Average elevation relative to the edges of the different plot positions along the three types of forest-grassland interfaces.

Appendix D1. Principal component analysis of 17 soil properties.

Appendix D2. Goodness-of-fit of linear mixed models (LMMs) and analysis of variance of fixed effects for the three soil textural properties.

Appendix D3. Contrast analyses of the land use, edge and land-use change effects for the three soil textural properties.

Appendix D4. Distribution of mean values of the three soil textural properties (soil clays, silts and sands contents) by position along the forest-grassland interfaces for each land-use history.

Appendix E1. Goodness-of-fit of linear mixed models (LMMs) and analysis of variance of fixed effects for the first two partial PCA axes.

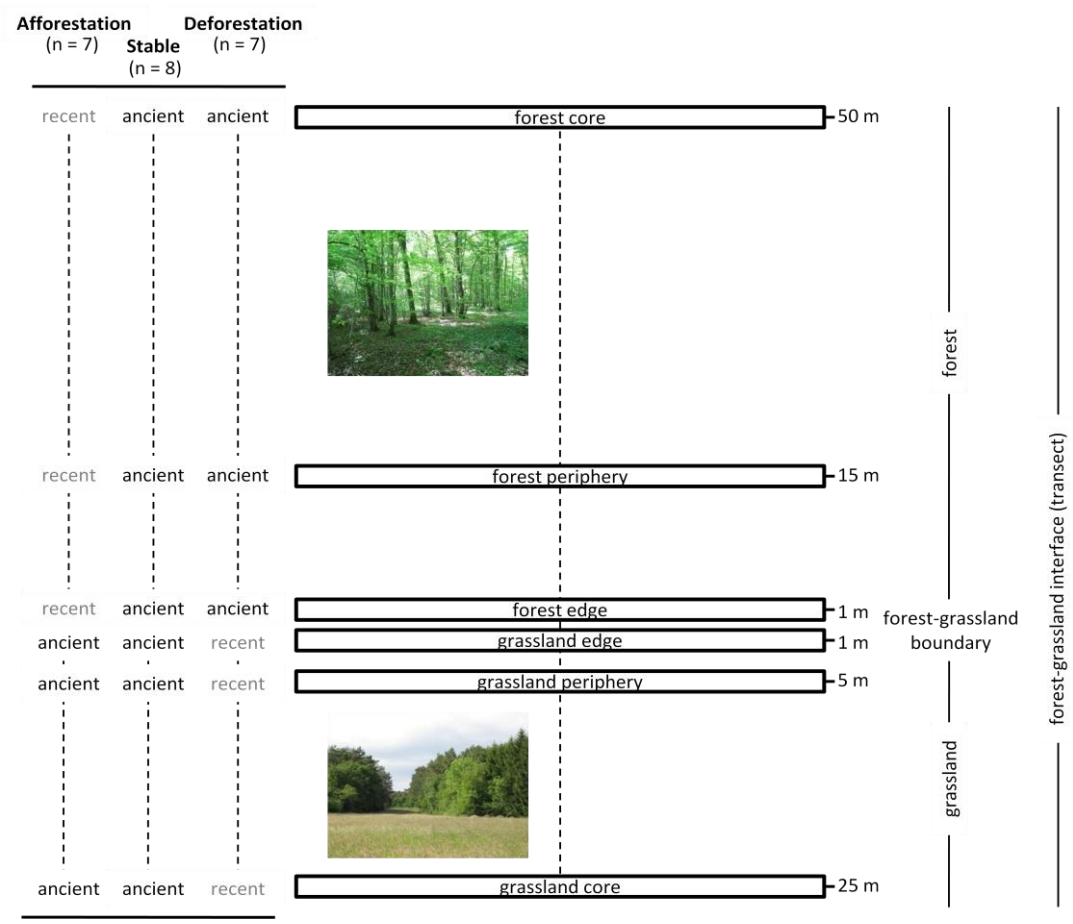
Appendix E2. Contrast analyses of the land use, edge and land-use change effects for the first two partial PCA axes.

Appendix E3. Distribution of mean scores of the first two partial PCA axes by position along the forest-grassland interfaces for each land-use history.

Appendix F1. Distribution of mean values of six soil physical and chemical properties (CEC, Mg, Fe, Mn, Al and bulk density) by position along the forest-grassland interfaces for each land-use history.

Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment.*

Appendix A. Sampling scheme. On the left, the three types of interfaces are indicated with their history (ancient or recent) for each plot position (distance to forest-grassland boundary). The plot positions along the transect are shown in the centre and on the right. All distances are in meters from the forest-grassland boundary.



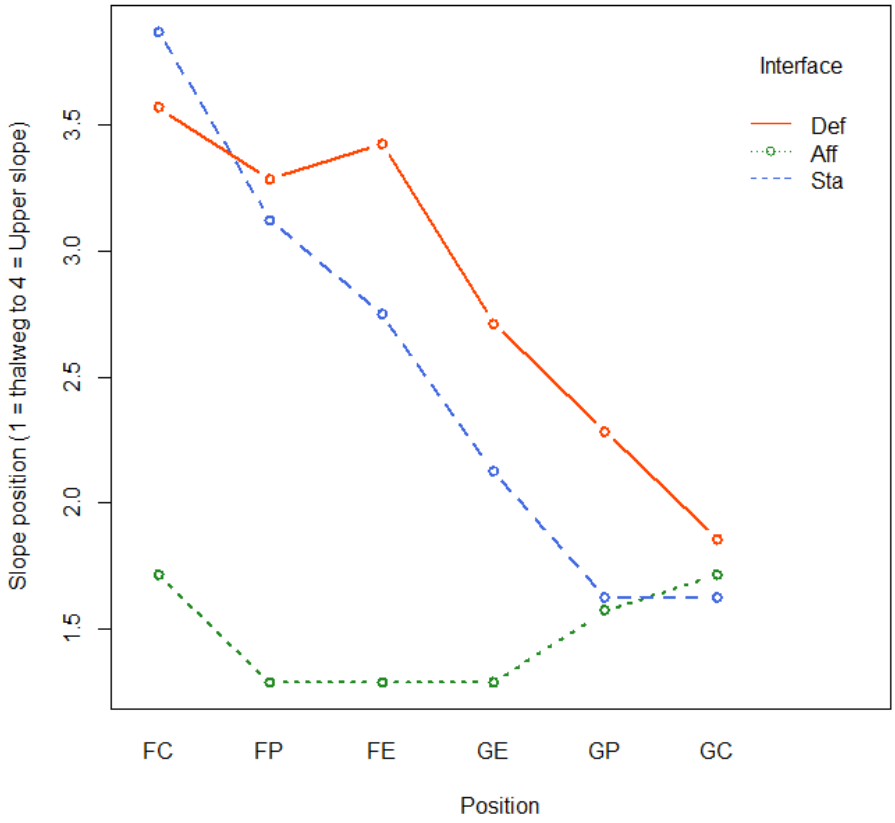
Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment.*

Appendix B. List of the analyzed soil properties.

Soil properties	Abbreviations	Units
Clays content	Clays	g/kg
Silts content	Silts	g/kg
Sands content	Sands	g/kg
pH	pH	-
Total organic carbon / Total nitrogen ratio	C/N	-
Total organic carbon	C	g/kg
Total nitrogen	N	g/kg
Available phosphorus	P	g/kg
Cation exchange capacity	CEC	$cmol^+/kg$
Sodium exchangeable	Na	$cmol^+/kg$
Potassium exchangeable	K	$cmol^+/kg$
Calcium exchangeable	Ca	$cmol^+/kg$
Magnesium exchangeable	Mg	$cmol^+/kg$
Iron exchangeable	Fe	$cmol^+/kg$
Manganese exchangeable	Mn	$cmol^+/kg$
Aluminum exchangeable	Al	$cmol^+/kg$
Bulk density	Bulk density	g/cm^3

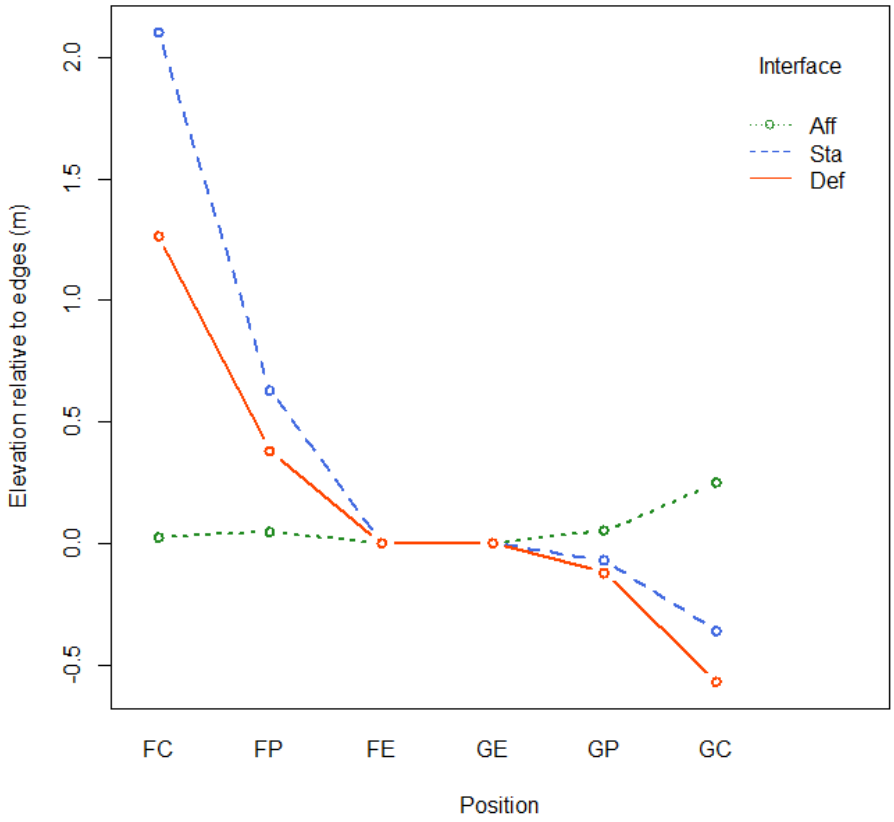
Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment.*

Appendix C1. Average topographic position of the different plot positions along the three types of forest-grassland interfaces. Type of interface : Aff (afforestation), Sta (stable), Def (Deforestation). Plot position: FC (forest core), FP (forest periphery), FE (forest edge), GE (grassland edge), GP (grassland periphery) and GC (grassland core).



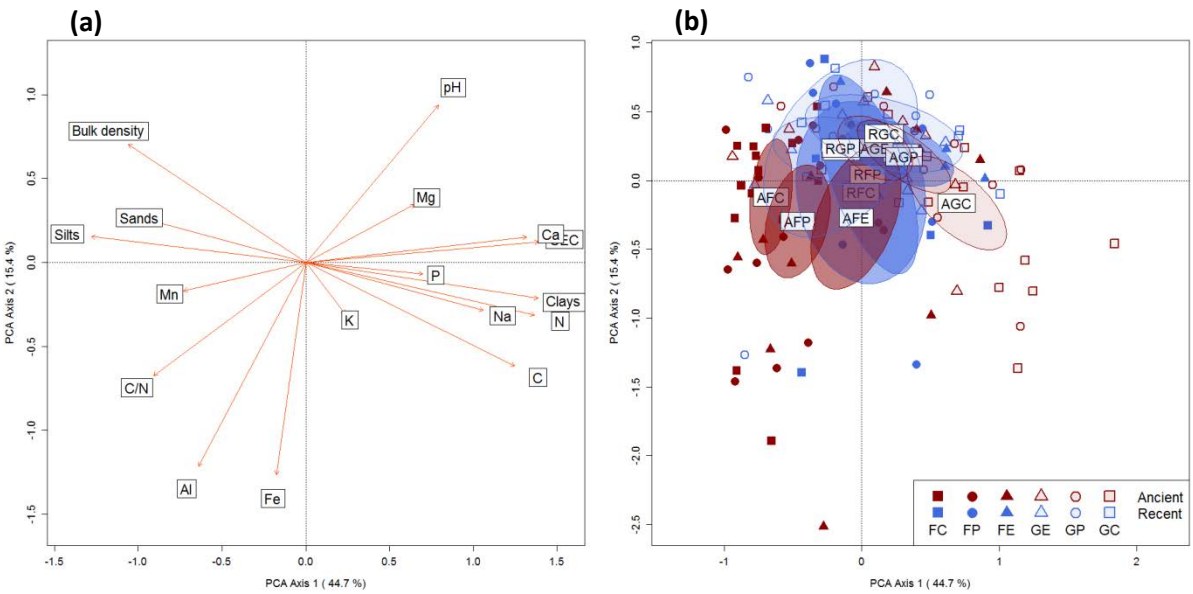
Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment.*

Appendix C2. Average elevation relative to the edges of the different plot positions along the three types of forest-grassland interfaces. Type of interface : Aff (afforestation), Sta (stable), Def (Deforestation). Plot position: FC (forest core), FP (forest periphery), FE (forest edge), GE (grassland edge), GP (grassland periphery) and GC (grassland core).



Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment.*

Appendix D1. Principal component analysis of 17 soil properties. Soil properties are shown in the appendix C1a. Plots are shown in the figure C1b and the dispersion ellipses are drawn for the interaction of the history with the position (12 levels) using a confidence interval of 0.95. Ellipses labels are the combination of history and plot position. History: A (ancient) and R (recent). Plot position: FC (forest core), FP (forest periphery), FE (forest edge), GE (grassland edge), GP (grassland periphery) and GC (grassland core).



Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment.*

Appendix D2. Goodness-of-fit of linear mixed models (LMMs) and analysis of variance of fixed effects for the three soil textural properties.

	LMM goodness-of-fit		Position		History:Position		Topography	
	Marginal r^2	Conditional r^2	chi^2	p-value	chi^2	p-value	chi^2	p-value
Clays	0.32	0.84	25.1	***	28.9	***	16	**
Silts	0.3	0.83	23.2	***	35.5	***	13.9	**
Sands	0.08	0.81	4.9	ns	3.5	ns	10.1	*

Marginal r^2: fixed effects only. Conditional r^2: fixed and random (site) effects. *** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$, * $0.01 \leq P < 0.05$ and '.' $0.05 \leq P < 0.1$.

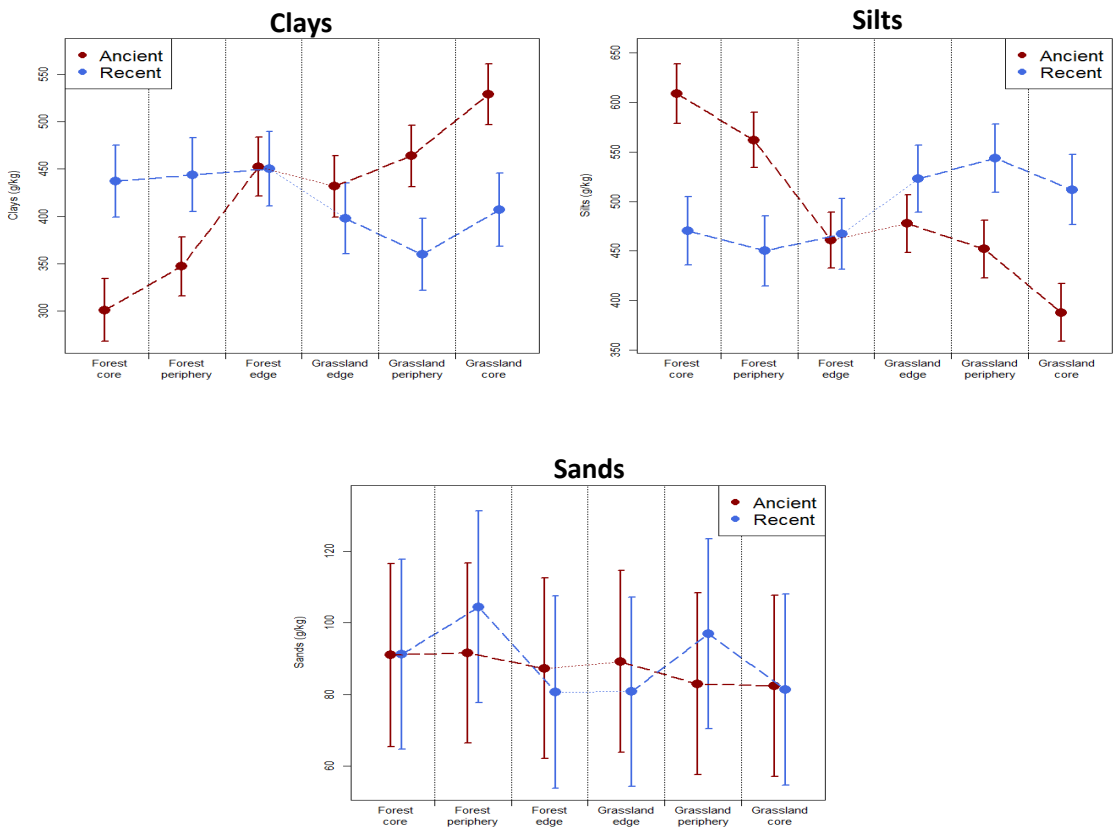
Appendix D3. Contrast analyses of the land use, edge and land-use change effects for the three soil textural properties. The contrasts were performed from the interaction of the history with the position (12 levels), which was one of the fixed effects of linear mixed model. Number of plots in each contrast part is indicated by the 'samples' line.

	Land-use effect	Edge effect		Land-use change effect			
		Forest	Grassland	Recent forest		Recent grassland	
				Legacy	Change	Legacy	Change
	AFC-AGC	AFC-AFE	AGC-AGE	RFCP-AFCP	RFCP-AGCP	RGCP-AGCP	RGCP-AFCP
samples	15-15	15-15	15-15	14-30	14-30	14-30	14-30
Clays	***	***	***	**	*	***	*
Silts	***	***	***	***	.	***	*
Sands	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Planned contrasts. Land-use effect: ancient forest core vs. ancient grassland core (AFC-AGC). Edge effect: ancient forest core vs. ancient forest edge (AFC-AFE) and ancient grassland core vs. ancient grassland edge (AGC-AGE). Land-use change effect: recent forest core and periphery vs. ancient forest core and periphery (RFCP-AFCP), recent forest core and periphery vs. ancient grassland core and periphery (RFCP-AGCP), recent grassland core and periphery vs. ancient grassland core and periphery (RGCP-AGCP) and recent grassland core and periphery vs. ancient forest core and periphery (RGCP-AFCP). *** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$, * $0.01 \leq P < 0.05$ and '.' $0.05 \leq P < 0.1$.

Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment.*

Appendix D4. Distribution of mean values of the three soil textural properties (soil clays, silts and sands contents) by position along the forest-grassland interfaces for each land-use history. The mean values and standard errors were averaged by least square means around the levels of the covariate topography (factor with 4 levels) for each land-use history in each plot position.



Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment.*

Appendix E1. Goodness-of-fit of linear mixed models (LMMs) and analysis of variance of fixed effects for the first two partial PCA axes. The first partial PCA axis reflected a decreasing soil acidity gradient. The second partial PCA axis reflected an increasing soil nutrient gradient.

	LMM goodness-of-fit		Position		History:Position	
	Marginal r^2	Conditional r^2	chi^2	p-value	chi^2	p-value
Partial PCA axis 1	0.12	0.5	19.1	**	6.2	ns
Partial PCA axis 2	0.31	0.63	67.9	***	16.3	*

Marginal r^2: fixed effects only. Conditional r^2: fixed and random (site) effects. *** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$, * $0.01 \leq P < 0.05$ and '.' $0.05 \leq P < 0.1$.

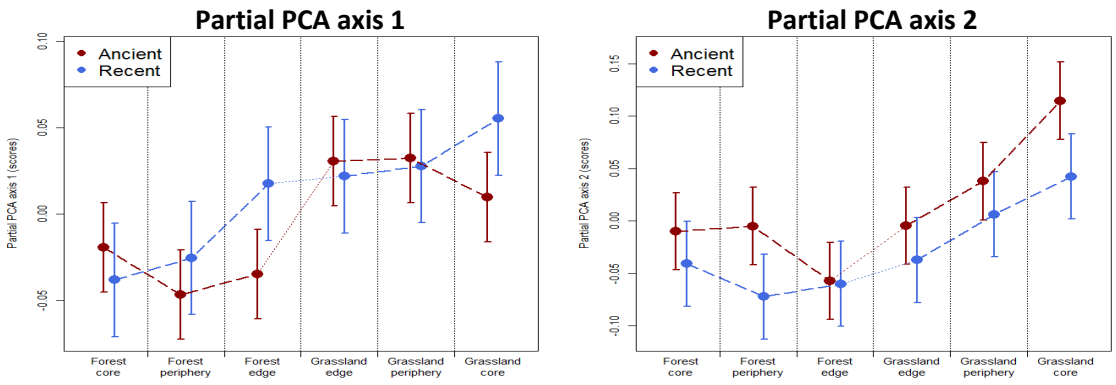
Appendix E2. Contrast analyses of the land use, edge and land-use change effects for the first two partial PCA axes. The contrasts were performed from the interaction of the history with the position (12 levels), which was one of the fixed effects of linear mixed model. Number of plots in each contrast part is indicated by the 'samples' line. The first partial PCA axis reflected a decreasing soil acidity gradient. The second partial PCA axis reflected an increasing soil nutrient gradient.

	Land-use effect	Edge effect		Land-use change effect			
		Forest	Grassland	Recent forest		Recent grassland	
				Legacy	Change	Legacy	Change
	AFC-AGC	AFC-AFE	AGC-AGE	RFCP-AFCP	RFCP-AGCP	RGCP-AGCP	RGCP-AFCP
samples	15-15	15-15	15-15	14-30	14-30	14-30	14-30
Partial PCA axis 1	ns	ns	ns	ns	.	ns	**
Partial PCA axis 2	***	*	***	*	***	*	ns

Planned contrasts. Land-use effect: ancient forest core vs. ancient grassland core (AFC-AGC). Edge effect: ancient forest core vs. ancient forest edge (AFC-AFE) and ancient grassland core vs. ancient grassland edge (AGC-AGE). Land-use change effect: recent forest core and periphery vs. ancient forest core and periphery (RFCP-AFCP), recent forest core and periphery vs. ancient grassland core and periphery (RFCP-AGCP), recent grassland core and periphery vs. ancient grassland core and periphery (RGCP-AGCP) and recent grassland core and periphery vs. ancient forest core and periphery (RGCP-AFCP). *** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$, * $0.01 \leq P < 0.05$ and '.' $0.05 \leq P < 0.1$.

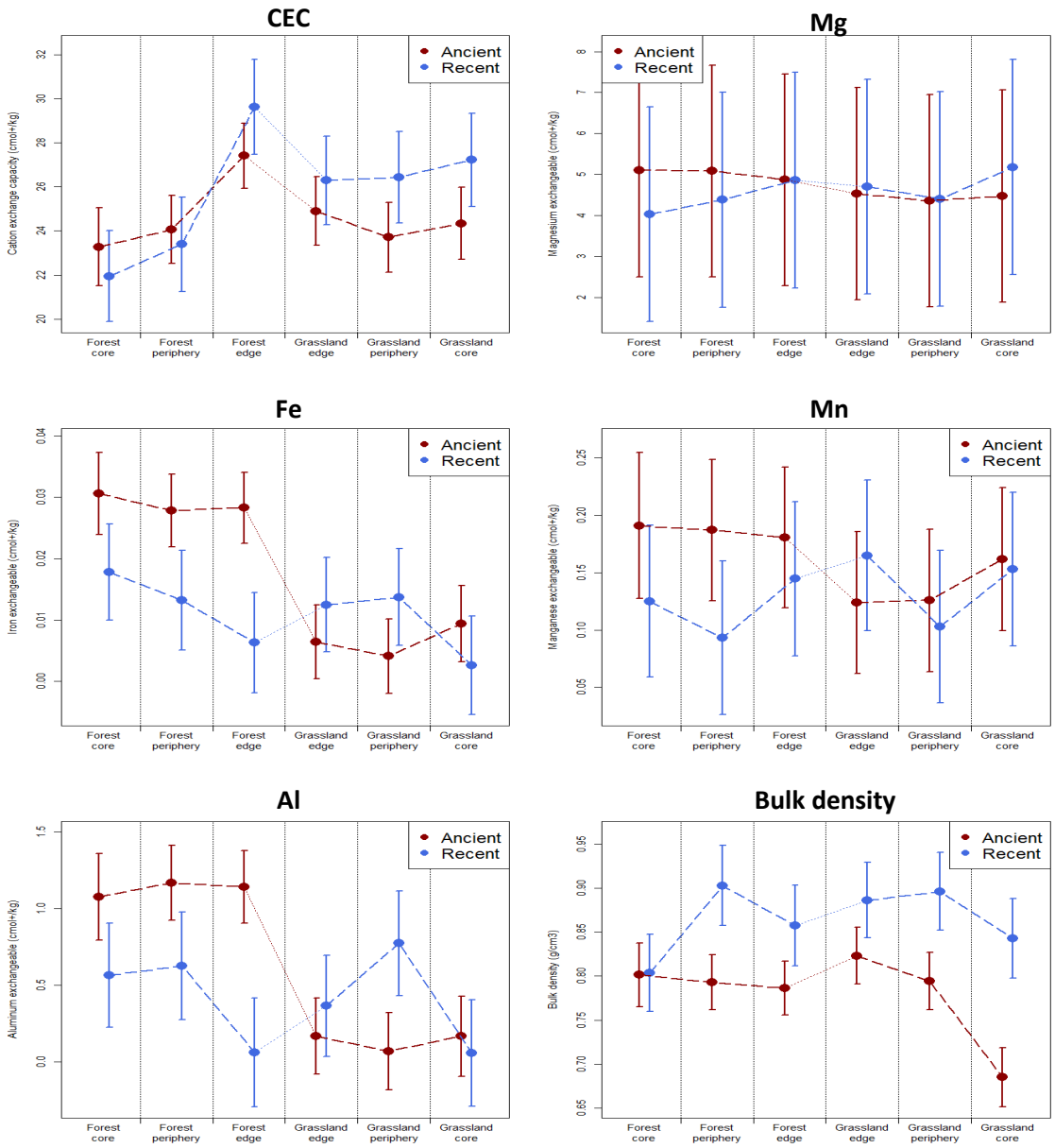
Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment.*

Appendix E3. Distribution of mean scores of the first two partial PCA axes by position along the forest-grassland interfaces for each land-use history. The effects of topography (factor with 4 levels) and texture i.e. the soil clays content (g/kg) were withdrawn during the PCA. The first partial PCA axis reflected a decreasing soil acidity gradient. The second partial PCA axis reflected an increasing soil nutrient gradient.



Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment.*

Appendix F1. Distribution of mean values of six soil physical and chemical properties (CEC, Mg, Fe, Mn, Al and bulk density) by position along the forest-grassland interfaces for each land-use history. The mean values and standard errors were averaged by least square means around the levels of the covariates topography (factor with 4 levels) and texture i.e. the soil clays content (g/kg) for each land-use history in each plot position.



Complément au chapitre 1

Intensité lumineuse et recouvrement des strates arborée, arbustive et herbacée

1. Introduction

Au sein de ce premier chapitre, nous avons montré l'existence d'un effet lisière et d'un effet histoire sur la texture et certaines propriétés physico-chimiques des sols. Les patrons spatiaux et temporels de distribution des propriétés des sols semblent ainsi influencés par des facteurs préexistants, comme la topographie, et par des facteurs induits, tel que la fertilisation en prairie ou encore l'influence des formations végétales dans les deux habitats. Cependant, en dehors de leur influence sur les propriétés des sols, les formations végétales devraient également induire des gradients d'intensité lumineuse le long des interfaces forêt-prairie et entre habitats anciens et habitats récents. En effet, les différences de structure des formations végétales entre forêt et prairie, pluristratifiées en forêt (strate arborée, arbustive et herbacée) et unistratifiée en prairie (uniquement strate herbacée) sont responsables de différences d'intensité lumineuse au sein des habitats (Murcia 1995; Schmidt et al. 2017), lesquelles influencent la distribution des espèces au sein de la strate herbacée (Matlack 1993; Murcia 1995; Dzwonko 2001). Par conséquent, en forêt, la présence de plusieurs strates superposées verticalement, réduit plus fortement l'intensité lumineuse arrivant au sol qu'au sein des prairies. Néanmoins, entre la partie supérieure de la strate herbacée et la surface du sol sous-jacente, l'intensité lumineuse peut-être plus ou moins fortement réduite selon la densité du couvert et sa capacité à filtrer le rayonnement incident et/ou diffus (Brougham 1958; Grime & Jeffrey 1965). Ainsi, en prairie, une grande partie du rayonnement incident est filtrée par la canopée herbacée (Brougham 1958). Par conséquent, au sein des forêts récentes, la dette d'extinction d'espèces prairiales de grandes tailles pourrait densifier le couvert herbacé et réduire l'intensité lumineuse au niveau du sol par rapport aux forêts anciennes. A l'inverse, au sein des prairies récentes, la plus faible richesse en nutriments des sols comparée à celle des prairies anciennes, telle qu'observée dans l'article précédent, pourrait se traduire par une densité plus faible du couvert herbacé et une intensité lumineuse plus forte (Lepš 1999; Mudrák et al. 2016).

Toutefois, même si l'influence des formations végétales sur l'intensité lumineuse est connue (Murcia 1995; Harper et al. 2005), la façon dont ces formations végétales filtrent l'intensité lumineuse le long des interfaces forêt-prairie reste peu étudiée. Aux coeurs des habitats, en dehors de tout effet lisière, le recouvrement vertical des strates (c'est-à-dire le pourcentage de chaque strate filtrant le rayonnement incident et/ou diffus) devrait être un bon facteur explicatif (Schmidt et al. 2017). Au contraire, au sein des lisières et périphéries d'habitats, l'effet lisière peut induire (i) une intensité lumineuse plus forte en forêt grâce à l'entrée du rayonnement oblique à travers la lisière, ainsi qu' (ii) une intensité lumineuse plus faible en prairie en raison de l'ombrage projeté par les houppiers des strates arborées et arbustives adjacentes. Par conséquent, l'effet lisière peut être augmenté ou diminué selon l'orientation de la lisière (Honnay et al. 2002; Schmidt et al. 2017). Dans l'hémisphère nord, l'entrée de lumière est plus importante en lisière de forêt lorsque les prairies sont orientées au sud, tandis que l'ombrage projeté en lisière de prairie est plus important lorsque les prairies sont orientées au nord (Dignan & Bren 2003). De plus, la réduction de l'intensité lumineuse peut différer selon les espèces dominantes (Mourelle et al. 2001). Par conséquent, dans les cas

d'afforestation et de déforestation, la dette d'extinction et/ou le crédit de colonisation pourrait influencer l'intensité lumineuse arrivant au niveau du sol et au niveau de la strate herbacée.

Afin de compléter ce chapitre traitant des conditions environnementales des interfaces forêt-prairie, nous proposons ici (i) d'évaluer l'influence de l'effet lisière et de l'effet histoire sur l'intensité lumineuse au-dessus et en dessous de la strate herbacée, (ii) de vérifier de quelle manière les strates arborée, arbustive et herbacée sont impliquées dans les patrons observés d'intensité lumineuse, et (iii) de déterminer s'il existe un lien entre effet lisière et effet histoire sur l'intensité lumineuse. Les questions posées dans ce complément sont les suivantes :

(i) Existe-il un effet lisière et/ou un effet histoire sur l'intensité lumineuse au-dessus et en dessous de la strate herbacée le long des interfaces forêt-prairie ?

(ii) Est-ce que le recouvrement des strates arborée, arbustive et/ou herbacée suffit à expliquer l'effet lisière et l'effet l'histoire le long des interfaces forêt-prairie ?

(iii) Est-ce que l'effet lisière peut contribuer à l'effet histoire en raison des ombres projetées au sein des prairies par les strates arborée et arbustive des forêts adjacentes ?

2. Analyses

Pour rappel, nous avons mesuré l'intensité lumineuse sous forme de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) à 1,30 m au dessus du sol (PAR130) et au niveau du sol (PAR0) parmi 7 interfaces forêt-prairie (2 stables, 3 afforestation, 2 déforestation), soit 42 relevés. Au sein de chaque relevé, 12 mesures de PAR ont été effectuées à 1,30 m du sol et 12 mesures au niveau du sol, soit au total 504 mesures pour chaque hauteur de mesure. Afin d'évaluer l'influence des formations végétales sur l'intensité lumineuse, les pourcentages de recouvrement des strates arborée (*tree cover*), arbustive (*shrub cover*) et herbacée (*herb cover*) déterminés au sein des 42 relevés précédents ont également été utilisés.

Pour évaluer l'effet lisière sur l'intensité lumineuse et le couvert de chaque strate végétale, nous avons construit 5 modèles linéaires mixtes (LMMs) pour PAR130, PAR0, *tree cover*, *shrub cover* et *herb cover* avec la position le long des interfaces (facteur à 6 niveaux : coeur de forêt, périphérie de forêt, lisière de forêt, lisière de prairie, périphérie de prairie, coeur de prairie) en effet fixe et le site (facteur à 7 ou 22 niveaux) en effet aléatoire. De la même façon, pour évaluer l'effet histoire, 5 autres LMMs ont été construit en utilisant l'histoire de l'habitat (facteur à 4 niveaux : forêt ancienne, forêt récente, prairie récente, prairie ancienne) à la place de la position en effet fixe. Afin de déterminer l'influence de la structure des formations végétales sur l'intensité lumineuse (PAR130 et PAR0), nous avons construit 2 modèles supplémentaires pour PAR130 et pour PAR0 en ajoutant le recouvrement arborée (*tree cover*), arbustif (*shrub cover*) et herbacé (*herb cover*) comme covariables.

Selon les modèles, nous avons ensuite réalisé des comparaisons multiples entre positions le long des interfaces et entre histoires de l'habitat par analyse de variance et test *post-hoc* de Tukey. Pour chaque position, nous avons également testé l'effet histoire en comparant

l'histoire de l'habitat (ancient, récent) par analyse de variance. La significativité de toutes les comparaisons est donnée avec un seuil d'erreur de 5% (p-value < 0.05).

En complément, afin d'éviter la mésinterprétation des comparaisons précédentes, nous avons comparé l'orientation des différentes histoires de l'habitat (forêt ancienne, forêt récente, prairie récente et prairie ancienne) au sein des interfaces forêt-prairie. Pour ce faire, l'orientation de chaque interface a été mesurée *in situ* à l'aide d'une boussole et nous a permis de calculer un indice d'orientation de chaque habitat par rapport au sud (de 0° = orientation au nord à 180° = orientation au sud, voir Chabrerie et al. 2013). Un modèle linéaire mixte avec l'histoire de l'habitat comme effet fixe et le site comme effet aléatoire nous a alors permis de déterminer si des différences d'orientation par rapport au sud entre histoires de l'habitat (forêt ancienne, forêt récente, prairie récente et prairie ancienne) pouvaient interférer avec les différences d'intensité lumineuse obtenues précédemment.

3. Résultats

Intensité lumineuse

Le long des interfaces forêt-prairie (Figure 28a), quelque soit l'histoire des habitats, nous avons observé un gradient croissant et significatif d'intensité lumineuse de lisière à coeur de prairie, aussi bien à 1,30 m au dessus du sol (PAR130) qu'au niveau du sol (PAR0). Toutefois, même si les différences entre lisière, périphérie et coeur de prairie sont significatives dans les deux cas, le gradient d'intensité lumineuse était plus fort au dessus de la strate herbacée (PAR130) qu'au niveau du sol (PAR0). Au contraire, aucune différence d'intensité lumineuse, ni aucun gradient, n'ont été observés entre lisière, périphérie et coeur de forêt.

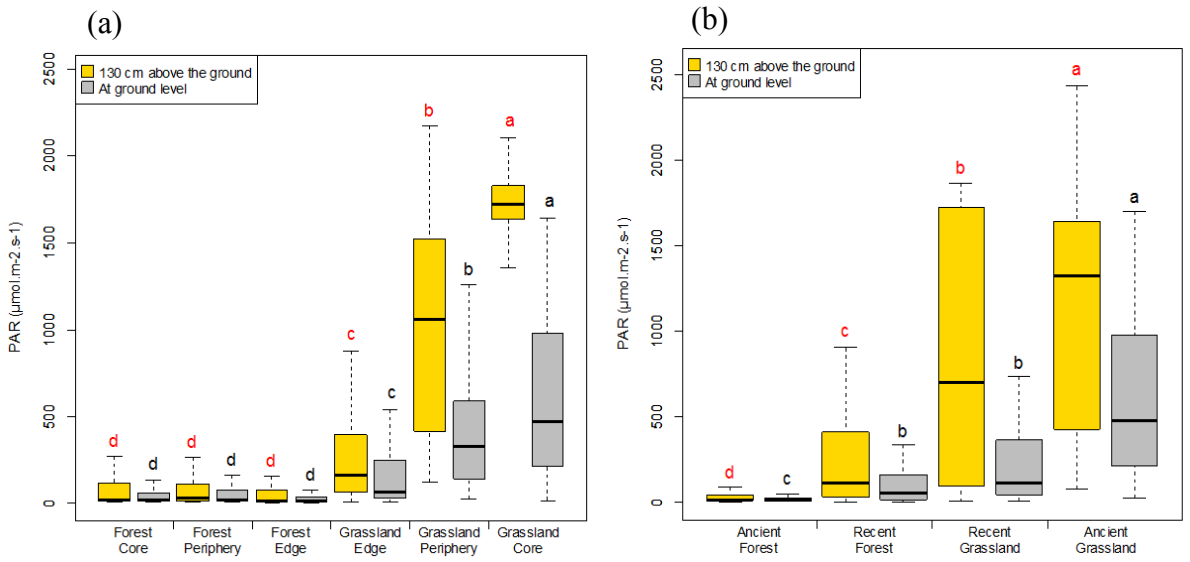


Figure 28. Rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) à 1,30 m au dessus du sol et au niveau du sol selon la position le long des interfaces forêt-prairie (a) et selon l'histoire de l'habitat (b).

Concernant l'histoire des habitats (Figure 28b), quelque soit la position, nous avons observé un gradient croissant d'intensité lumineuse (aussi bien pour PAR130 que PAR0) allant des forêts anciennes aux prairies anciennes en passant par des forêts récentes et des prairies récentes aux valeurs intermédiaires. En forêt, l'intensité lumineuse (PAR130 et PAR0) était en effet significativement plus élevée au sein des forêts récentes qu'au sein des forêts anciennes. A l'inverse, en prairie, l'intensité lumineuse était significativement plus faible au sein des prairies récentes qu'au sein des prairies anciennes. Par ailleurs, alors que l'intensité lumineuse était significativement plus élevée en prairie récente qu'en forêt récente à 1,30 m au dessus du sol (PAR130), cela n'était pas le cas au niveau du sol (PAR0).

Recouvrement arboré, arbustif et herbacé

Le long des interfaces forêt-prairie (Figure 29a), quelque soit l'histoire des habitats, une chute significative mais progressive du recouvrement arboré (*tree cover*) a été observée entre lisière de forêt (~95% de recouvrement en moyenne), lisière de prairie (60% de recouvrement en moyenne) et périphérie de prairie (recouvrement quasi nul). A l'inverse, une augmentation brutale du recouvrement herbacé (*herb cover*) a été observée de la lisière de forêt à la lisière de prairie, passant sans transition d'une moyenne de 50 à 60% en forêt à plus de 90% en prairie. Concernant la strate arbustive, le recouvrement (*shrub cover*) était significativement plus élevé en lisière de forêt (50% de recouvrement en moyenne) et décroissant vers les cœurs d'habitat. Néanmoins, le couvert arbustif est resté présent en périphérie et cœur de forêt (plus de 10 de recouvrement en moyenne), alors qu'en prairie, le couvert arbustif a montré une brusque chute des lisières de prairies (15% de recouvrement en moyenne) aux périphéries et cœurs de prairies (recouvrement quasi nul).

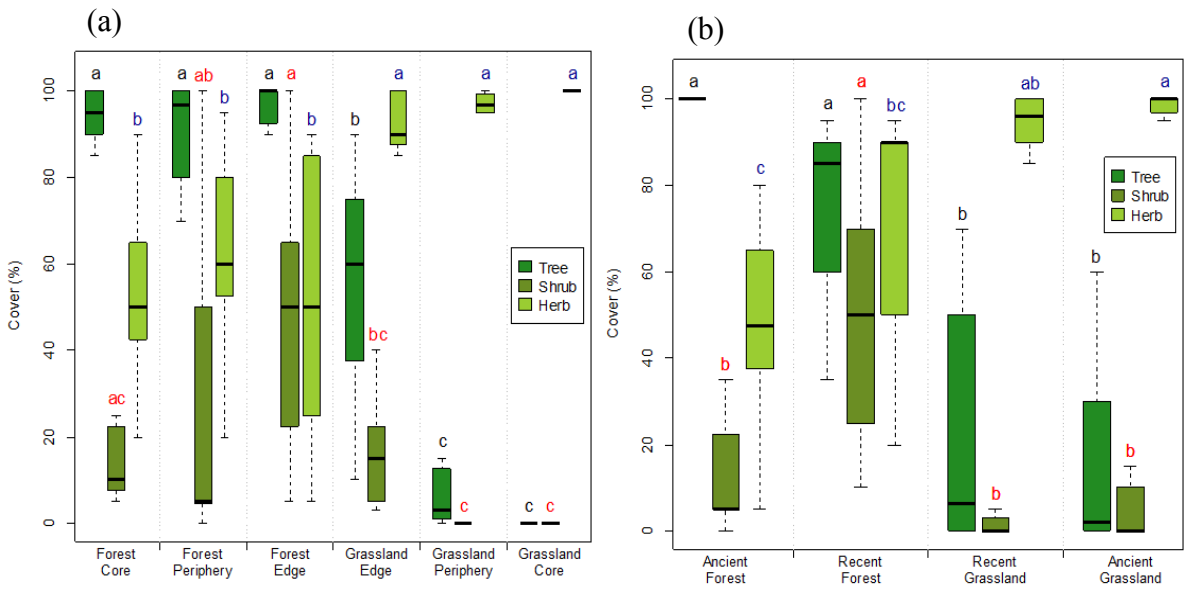


Figure 29. Recouvrement arboré (*Tree*), arbustif (*Shrub*) et herbacée (*Herb*) selon la position le long des interfaces forêt-prairie (a) et selon l'histoire de l'habitat (b).

Selon l'habitat (Figure 29b), quelque soit la position, le recouvrement arboré était comme attendu significativement plus élevé en forêt qu'en prairie (plus de 80% de recouvrement en forêt et recouvrement quasi nul en prairie, respectivement), mais sans différences significatives entre habitats anciens et récents. A l'inverse, le recouvrement herbacé était significativement plus élevé en prairie qu'en forêt (plus de 90% de recouvrement en prairie à 50-60% de recouvrement en forêt, respectivement), mais légèrement plus élevé (non significativement) au sein des forêts récentes qu'au sein des forêts anciennes. Concernant la strate arbustive, le recouvrement était significativement plus élevé au sein des forêts récentes comparées aux prairies et aux forêts anciennes.

Influence du recouvrement arboré, arbustif et herbacé sur l'intensité lumineuse

Le long des interfaces forêt-prairie (Tableau 5), lorsque les recouvrements arboré, arbustif et herbacé ont été ajoutés dans les modèles, un gradient croissant d'intensité lumineuse à 1,30 m au dessus du sol (PAR130) et au niveau du sol (PAR0) était toujours visible en prairie, avec des différences significatives de la lisière au cœur de prairie. Au contraire, aucun différence significative n'a été trouvé entre lisière, périphérie et cœur de forêt, malgré une intensité lumineuse à 1,30 m du sol légèrement plus élevée en périphérie et cœur de forêt.

Tableau 5. Significativité des différences de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) à 1,30 m au dessus du sol et au niveau du sol selon la position le long des interfaces forêt-prairie après contrôle du recouvrement arboré, arbustif et herbacé.

	Cœur de forêt	Périphérie de forêt	Lisière de forêt	Lisière de prairie	Périphérie de prairie	Cœur de prairie
PAR130	cd	cd	d	c	b	a
PAR0	d	d	d	c	b	a

Les différentes lettres indiquent des différences significatives entre positions le long des interfaces forêt-prairie ($P < 0.05$), avec des valeurs décroissantes de 'a' à 'd'.

Selon l'histoire de l'habitat (Tableau 6), lorsque les recouvrements arboré, arbustif et herbacé ont été ajoutés dans les modèles, l'intensité lumineuse des prairies anciennes est restée significativement plus élevée que celles des prairies récentes, aussi bien à 1,30 m au dessus du sol (PAR130) qu'au niveau du sol (PAR0). Au contraire, l'intensité lumineuse au sein des forêts récentes était intermédiaire entre celle des prairies récentes et celles prairies anciennes, et même significativement plus élevée en forêt récente qu'en prairie récente au niveau du sol (PAR0). Par ailleurs, l'intensité lumineuse au sein des forêts anciennes n'était plus significativement différente de celle des prairies récentes.

Tableau 6. Significativité des différences de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) à 1,30 m au dessus du sol et au niveau du sol selon la position le long des interfaces forêt-prairie après contrôle du recouvrement arboré, arbustif et herbacé.

	Forêt ancienne	Forêt récente	Prairie récente	Prairie ancienne
PAR130	b	ab	b	a
PAR0	c	b	c	a

Les différentes lettres indiquent des différences significatives entre positions le long des interfaces forêt-prairie ($P < 0.05$), avec des valeurs décroissantes de 'a' à 'c'.

Liens entre effet lisière et effet histoire sur l'intensité lumineuse

En comparant l'intensité lumineuse à 1,30 m au dessus du sol (PAR130) entre habitats anciens et récents pour chaque position (Figure 30a), des valeurs plus faibles, mais non significativement, ont été observées au sein des lisières et périphéries de prairies récentes comparées aux lisières et périphéries de prairies anciennes. Au contraire, aucune différence de PAR130 n'a été trouvée entre cœurs de prairies récentes et cœurs de prairies anciennes. En forêt, l'intensité lumineuse à 1,30 m au dessus du sol (PAR130) était légèrement plus élevée (mais non significativement) au sein des forêts récentes comparées aux forêts anciennes, quelque soit la position.

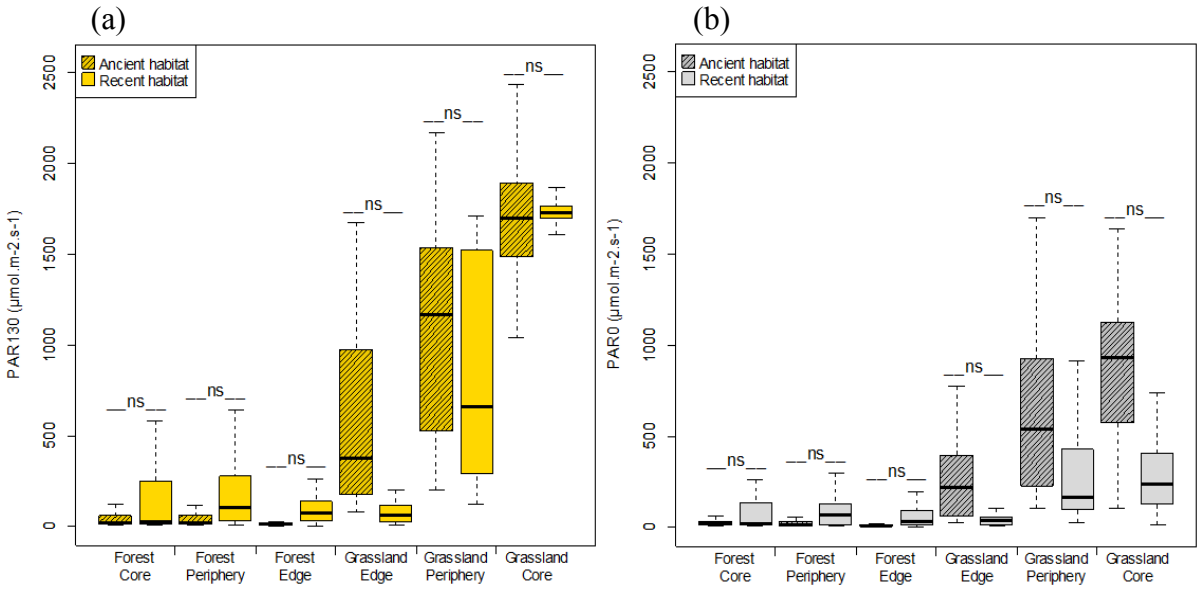


Figure 30. Rayonnement photosynthétiquement actif à 1,30 m au dessus du sol (PAR130) selon la position le long des interfaces forêt-prairie et selon l'histoire de l'habitat (a) et selon l'histoire de l'habitat (b).

En ce qui concerne l'intensité lumineuse au niveau du sol (PAR0) (Figure 30b), nous avons également observé des valeurs plus faibles (non significativement) au sein des prairies récentes qu'au sein des prairies anciennes, mais cette fois en lisière, périphérie et cœur de

prairie. En forêt, PAR0 était légèrement plus élevé (mais non significativement) au sein des forêts récentes comparées aux forêts anciennes, quelque soit la position.

Orientation par rapport au sud

En comparant l'orientation des habitats selon leur histoire (Figure 31), nous avons observé que les forêts anciennes étaient significativement orientées plus au sud que les forêts récentes. Au contraire, en prairie, aucune différence significative d'orientation par rapport au sud n'a été trouvée entre prairies anciennes et prairies récentes.

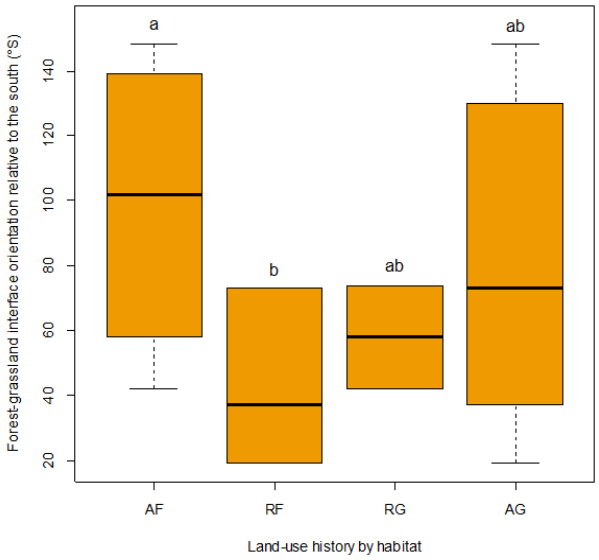


Figure 31. Orientation de la limite forêt-prairie par rapport au sud (de 0 = exposition plein nord à 180 = exposition plein sud) selon l'histoire de l'habitat. Histoire de l'habitat : AF (*ancient forest*), RF (*recent forest*), RG (*recent grassland*), AG (*ancient grassland*).

4. Discussion

Effet lisière

Le long des interfaces forêt-prairie, des gradients croissants d'intensité lumineuse (PAR130 et PAR10) ont été observés des lisières aux cœurs de prairie, vérifiant ainsi un effet lisière attendu entre 0 et 25m (Schmidt et al. 2017). L'effet lisière en prairie s'explique par une diminution de la période journalière d'ensoleillement en s'approchant de la limite forêt-prairie (Bieringer & Zulka 2003). Cependant, les recouvrements arboré, arbustif et herbacé ne semblent pas directement impliqué dans cet effet lisière. En effet, même si les lisières de prairie ont montré une différence de recouvrement arbustif par rapport aux périphérie et cœurs de prairie, ce résultat ne suffit pas à expliquer les gradients d'intensité lumineuse persistant en prairie après contrôle du recouvrement arboré, arbustif et herbacé. Par conséquent, les gradients d'intensité lumineuse observés au dessus et en dessous de la strate herbacée en

prairie semblent exclusivement s'expliquer par l'ombrage projeté par les strates arborées et arbustives des forêts adjacentes (Matlack 1993; Schmidt et al. 2017).

A l'inverse, contrairement aux nombreuses études y faisant référence (Brothers & Spingarn 1992; Matlack 1993; Young & Mitchell 1994; Marchand & Houle 2006; Schmidt et al. 2017), aucun gradient d'intensité lumineuse n'a été mis en évidence en forêt. Cependant, l'absence d'effet lisière sur l'intensité lumineuse en forêt semble néanmoins pouvoir s'expliquer par une forte interception de l'intensité lumineuse par la strate arbustive en lisière de forêt. En effet, au sein de nos interfaces, la strate arbustive a montré un gradient de recouvrement croissant du cœur à la lisière de forêt, lequel est capable d'intercepter une partie, voire de compenser entièrement l'entrée du rayonnement incident oblique au sein des lisières (Cadenasso et al. 2003). De plus, comme l'ensemble de nos interfaces forêt-prairie ont été sélectionnées parmi des interfaces contraintes et fortement structurées verticalement, l'intensité lumineuse en lisière de forêt était légèrement plus faible qu'au sein des périphéries et cœurs de forêt.

Effet histoire et liens avec l'effet lisière

Les forêts récentes ont montré une intensité lumineuse restant plus élevée par rapport aux forêts anciennes, aussi bien à 1,30 m au dessus du sol qu'au niveau du sol, et quel que soit la position. De plus, le contrôle des strates arboré, arbustive et herbacé a montré un effet direct du recouvrement arboré, arbustif et/ou herbacé sur l'intensité lumineuse entre forêts anciennes et forêts récentes. Comme la strate arborée était la seule avec recouvrement légèrement inférieur au sein des forêts récentes comparées aux forêts anciennes, l'intensité lumineuse plus élevée en forêt récente peut en partie s'expliquer par une fermeture incomplète de la canopée forestière (Naumburg & DeWald 1999). A côté de cela, les essences pionnières et post-pionnières, encore abondantes au sein de la strate arborée des forêts récentes, peuvent également contribuer à ce résultat car elles sont moins filtrantes vis-à-vis de la lumière que les espèces de fin de succession (Grime & Jeffrey 1965).

Contrairement aux forêts, nous avons observé une intensité lumineuse plus faible au sein des prairies récentes comparées aux prairies anciennes, aussi bien à 1,30 m au dessus du sol qu'au niveau du sol, alors que les recouvrements arborée, arbustif et herbacé n'étaient pas significativement différents. De plus, au sein des prairies récentes, l'intensité lumineuse à 1,30 m au dessus du sol était uniquement inférieure à celle des prairies anciennes en lisière et périphérie de prairie, montrant ainsi un lien entre effet lisière et effet histoire. Ce lien entre effet lisière et effet histoire peut alors s'expliquer par la projection d'un ombrage (par les strates arboré et arbustive de forêt) plus important aux seins des lisières et périphéries de prairies récentes qu'aux seins des lisières et périphéries de prairies anciennes. Toutefois, nos résultats montrent que cet ombrage plus important au sein des lisières et périphéries de prairies récentes ne semble pas être dû à une orientation plus au nord des prairies récentes. Au contraire, l'histoire de ces prairies récentes issues de déforestation, peut vraisemblablement expliquer cet ombrage plus important par le maintien à plus ou moins long terme d'essences forestières à larges houppiers en lisière de forêt, lesquelles sont capables de projeter plus loin leurs branchages au dessus des prairies (Mourelle et al. 2001). Cependant, au niveau du sol,

l'intensité lumineuse était plus élevée au sein des prairies anciennes comparées aux prairies récentes quelque soit la position. La différence d'intensité lumineuse au niveau du sol entre cœur de prairie ancienne et cœur de prairie récente ne peut alors être liée à la présence d'un effet lisière. Par conséquent, en l'absence de différences de recouvrement arboré, arbustif et/ou herbacé, la différence d'intensité lumineuse au niveau du sol entre prairies anciennes et prairies récentes ne peut être liée qu'à une différence de filtration de la lumière par le couvert herbacé, c'est-à-dire à un réel effet histoire. Au sein des prairies récentes, la plus forte filtration de l'intensité lumineuse par la strate herbacée peut alors signifier la présence d'une structure herbacée plus complexe et/ou une densité du feuillage plus importante qu'au sein des prairies anciennes (Brougham 1958). A noter, qu'en retour, cet effet histoire limite le gradient d'intensité lumineuse au niveau du sol le long des interfaces forêt-prairie, limitant ainsi vraisemblablement l'influence de l'intensité lumineuse sur la distribution des espèces au sein des communautés.

Chapitre 2 (flore)

En bref

Contenu et objet(s) d'étude(s) : 1 article + 1 complément

- **1 article** traitant de l'effet lisière, de l'effet histoire et de leur interaction sur la richesse spécifique et la composition taxonomique des communautés végétales.

- **1 complément** déterminant les espèces en dette d'extinction et/ou en crédit de colonisation au sein des habitats récents à partir du croisement entre des pools d'espèces déterminés spatialement le long des interfaces forêt-prairie et des pools d'espèces déterminés temporellement entre habitat ancien et habitat récent aussi bien en forêt qu'en prairie.

Design d'étude :

- **132 relevés** inclus dans **22 interfaces forêt-prairie** (8 interfaces stables, 7 interfaces issues d'afforestation et 7 interfaces issues de déforestation) pour l'**article et** le **complément**.

Résultats marquants :

- **Richesse spécifique plus élevée en lisière de prairie** et décroissante vers les cœurs d'habitats (forêt et prairie), laquelle est due à un **important mélange d'espèces spécialistes de forêt et de prairie,** dont de **nombreuses espèces forestières transgressives,** et à un **nombre plus élevé d'espèces généralistes** qu'au sein des autres positions le long des interfaces. **Peu d'espèces spécialistes de lisière**.

- **Dette d'extinction** d'espèces spécialistes de prairie en **forêt récente**.

- **En prairie, fort effet lisière** sur la richesse spécifique et la composition taxonomique des communautés et à l'inverse **effet histoire relativement faible**.

- **En forêt, fort effet histoire** sur la richesse et la composition taxonomique des communautés et à l'inverse **effet lisière relativement faible**.

- **Interaction** entre **effet lisière** et **effet histoire** sur la composition taxonomique des communautés **en lisière de prairie.**

Article 2

Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest-grassland interface[1]

BURST, M., CHAUCHARD, S., DUPOUEY, J-L., AMIAUD, B.

[1] Published in *Journal of Vegetation Science* Doi: 10.1111/jvs.12501

Abstract

Questions: What are the patterns of plant communities in terms of richness and floristic composition along stable forest-grassland interfaces? Are there specific species at the edge and/or specialist species transgressions between adjacent habitats? How does edge displacement following land-use change alter distance-to-edge plant diversity patterns? What are the relative influences of the edge effect and the edge displacement in forests and grasslands?

Location: Forests and grasslands in northeastern France.

Methods: Floristic surveys were conducted in three types of forest-grassland interfaces, which can be stable or the result of edge displacements due to afforestation or deforestation. The sample comprised a total of 132 plots in 22 forest-grassland interfaces. Point-biserial correlation coefficients were used to classify the species in several groups in stable interfaces: forest, edge or grassland specialists and generalists. Using linear mixed models and Tukey's HSD tests, the total species richness and that of each species group were compared between the plot positions (i.e. distance-to-edge) and between the stable interfaces and cases of afforestation and deforestation. To evaluate the relative influence of the edge effect (plot position) and edge displacement (afforestation/deforestation) on plant communities composition, canonical correspondence analysis and variation partitionings were performed.

Results: The greatest difference in both plant communities richness and composition was found between the forest and grassland edges. The highest species richness was found at the grassland edges. In addition to a high number of generalist species, a mixture of forest and grassland specialist species were predominant at the edges and the forest specialists were almost the only transgressive species. Afforestation interfaces showed an extinction debt of grassland and edge specialist species and a colonization credit of forest specialists in recent forests. The effects of edge displacement were larger than those of the edge effect in forests, and the opposite was observed in the grasslands.

Conclusions: Forest and grassland plant communities differ strongly even at very short distances. However, the edges host a large number of forest and grassland specialist species, which explain a higher species richness than adjacent habitats. This results from interactive effects of distance-to-edge and edge displacement following land-use change.

Keywords

forest; grassland; edge effect; land-use change; plant community; specialist species; extinction debt; colonization credit

Nomenclature

French national taxonomic reference TAXREF v7.0 (https://inpn.mnhn.fr).

Introduction

Plant communities result from the assemblage of species belonging to different specialist species pools and a generalist species pool. Due to contrasting environmental conditions between habitats, specialist species occupy ecological niches that are often restricted to a single habitat, while generalist species occupy broad ecological niches that overlap several habitats (Hurlbert 1978). Edge effects, which are the consequence of the environmental gradients between two habitats, may increase species distribution overlap by reducing environmental stress, thus facilitating the transgression of specialist species to an adjacent habitat. These environmental gradients can also generate specific conditions for the presence of edge specialist species at habitat edges (Ries & Sisk 2004; Bergès et al. 2013).

Forest-grassland interfaces may be natural, such as some altitudinal treelines, or man-made, which is the case in most agricultural landscapes. Different patterns of plant community species richness and composition have been reported along forest-grassland interfaces depending on their origins (Lloyd et al. 2000; Strayer et al. 2003). Man-made forest-grassland interfaces can be classified as "soft" when the edges are large with gradual transitions in height and plant density or "sharp", when the edges are narrow and characterized by abrupt changes (Herlin 2001). The "sharp" man-made forest-grassland interfaces are dependent on regular human-induced disturbances, such as mechanical cutting of trees in edges or grazing by livestock. An increase in plant species richness is more often reported near the edge than a decrease (Murcia 1995; Ries et al. 2004). For plants, this higher species richness may be explained by two complementary mechanisms: (i) spill-over and (ii) edges as enhanced habitats (Ries & Sisk 2004). Spill-over or "mass effects" refers to the dispersion of habitat specialist species into adjacent habitats. The higher species richness near edges is due to proximity and to the inability of species to penetrate more deeply into the adjacent habitat (Ries & Sisk 2004). Edges as enhanced habitat may allow the establishment and persistence of a mixture of species from adjacent plant communities through the reduction of environmental stress (Marchand & Houle 2006) and/or allow the existence of edge specialist species that require the environmental conditions found at the edge (Lloyd et al. 2000; Ries & Sisk 2010).

Man-made forest-grassland interfaces vary in stability over time due to land-use changes (Harper et al. 2005; Pellissier et al. 2013). When these interfaces are stable over a long period of time, the edges are considered to be less permeable to abiotic and biotic flows (Harper et al. 2005). Plant communities, at least in terms of species composition, should strongly diverge on either side of the forest-grassland boundary, favouring specialist species to the detriment of generalists. In contrast, edge displacements by afforestation or deforestation create transient habitats that are more favourable to generalist species (Vellend et al. 2007; Bergamini et al. 2009). In the case of unstable edges, recent habitats are prone to plant extinction debts and colonization credits (also called immigration credits, Jackson & Sax 2010). Some species in the pre-existing plant communities can take a long time to disappear while others, which belong to future plant communities that are expected to become established after the land-use change, may stay absent for a long time (Bossuyt et al. 1999; Verheyen et al. 2003). The role of these historical factors in present edge patterns has been seldom addressed. Bergès et al.

(2015) showed that, due to the expansion of forests in France since 1830 and to the preferential localization of the recent forests at the peripheries of ancient forests, the colonization credit can be confused with edge effects over long distances (sometimes > 1 km). For species-poor pre-existing plant communities, as in the case of the afforestation of former agricultural fields, the extinction debt process is weak (Vellend et al. 2007). The study of displacement of forest-grassland boundaries offers the opportunity to characterize the role of extinction debt in initially species-rich communities. For example, if colonization by new species is faster than the extinction of the original species following edge displacement, the result should be a higher number of habitat specialist species (mixture of forest and grassland specialists) in recent habitats (Jackson & Sax 2010).

Therefore, edge effect and edge displacement could have interactive effects on the distribution of species pools in plant communities at habitat interfaces, such as between forests and grasslands. The study of edge displacements between forests and grasslands allowed us to: (1) characterize the distribution of specialist and generalist species pools along forest-grassland interfaces, (2) assess the effect of edge displacement on these species distributions in recent habitats, and (3) disentangle the relative influence of edge displacement (extinction debt and colonization credit) from that of the edge effect (spill-over and edges as enhanced habitats) on the presence or absence of plant species in ancient and recent habitats.

Our specific research questions were as follows:

1. Along stable forest-grassland interfaces, what are the patterns of plant communities in terms of richness and floristic composition? Are there specific species at the edge and/or transgressions of specialist species (forest or grassland specialists) between adjacent habitats?

2. How does edge displacement alter the observed distance-to-edge plant diversity patterns? What are the relative influences of the edge effect and edge displacement in forests and grasslands?

Materials and Methods

Study area and site selection

The study was conducted in the Lorraine regional natural park (PNRL) in north-eastern France (48°54'N, 6°03'E; 215-277 m a.s.l.). The climate is semi-continental with annual rainfall and temperature averaging 714 mm and 10°C for the period of 1981-2000, respectively. The geological substrate is mainly a clayey marl from the Oxford Clay formation in the western area and the Keuper formation in the eastern area.

The availability of ancient and recent large-scale vectorized land-use maps in the Lorraine region made it possible to preselect forest-grassland interfaces in an initial study area of nearly 2,000 km². Edge displacements were characterized by comparing the land uses of French Etat-Major maps (established between 1826 and 1831) and the current land-use map (established between 1997 and 2014) using a geographic information system (ArcGIS®,

v.10.2, ESRI, France). Areas where land use had not changed since 1826-1831 were categorized as ancient, and areas where land use was different were qualified as recent. For each preselected interface, series of old aerial photographs (spaced apart up to ten years maximum between 1931 and 2014, http://www.geoportail.gouv.fr) were photo-interpreted to confirm the origin and the maintenance of forest and grassland over time.

To avoid confounding factors other than the edge effect and the edge displacement, the interfaces were then selected according to several environmental criteria: homogeneity of topographic positions (thalwegs and footslopes) among interfaces and adjacent land uses based on the calculation of a topographic position index (TPI) at a scale of 250 m (Land Facet Corridor Designer, v.1.2.884, http://www.jennessent.com), minimum area of both adjacent land uses (≥ 1 ha) to ensure to have a core area, linearity of the edge to avoid multiple edge effect, no intersection by a path or stream, absence of war disturbances (e.g. trenches), and finally mature forests without recent logging and meso-hygrophilous meadow grasslands without apparent grazing. The choice to select sites among thalwegs and footslopes was due to the nearly exclusive distribution of ancient grasslands in these topographic conditions (over 70% of the ancient grassland area in thalwegs or footslopes according to the TPI). With GIS, 113 forest-grassland interfaces were preselected, and after field surveys, the interfaces that did not exactly comply with the above criteria were discarded. Ultimately, 22 forest-grassland interfaces were retained for our study.

Study design

Three types of interfaces with different habitat histories were sampled: (i) stable interface, i.e. ancient edge with ancient forest (AF) adjacent to ancient grassland (AG) (8 sites); (ii) unstable interface linked to an afforestation process, i.e. recent edge with recent forest (RF) adjacent to ancient grassland (AG) (7 sites); and (iii) unstable interface linked to a deforestation process, i.e. recent edge with ancient forest (AF) adjacent to recent grassland (RG) (7 sites). Therefore, four habitat histories (AF, AG, RF, RG) combining two histories (ancient, recent) and two habitats (forest, grassland) were sampled. Each interface included a transect of six plots that were positioned in each habitat at three increasing distances from the forest-grassland boundary, referred to as the plot position: edge, periphery and core (Appendix S1 & S2). Each plot had an area of 2 m x 50 m (100 m²) and was oriented parallel to the forest-grassland boundary. The boundary between forest and grassland was defined according to the following three criteria: (i) the line running tangentially to the trunks of trees belonging to the upper canopy layer, (ii) the outer limit of shrubs where the tree trunks were spaced more than 10 m apart and, failing these, (iii) the limit of grassland mowing. Forest and grassland edge plots were placed adjacent on each side of the boundary. In case of presence of a ditch (15 out 22 sites), they were slightly moved apart in order to avoid this heterogeneity. Consequently, edge plots centres were located 3.7 m apart on average. To avoid multiple edge effects in grasslands and because the depth of influence of the edge effect is recognized in the literature as being lower for grasslands (Dutoit et al. 2007; Gieselman et al. 2013) than forests (Murcia 1995; Harper et al. 2005), plots were placed closer to the boundary at grassland

peripheries and cores (5 m and 25 m, respectively) than at forest peripheries and cores (15 m and 50 m, respectively). The sample comprised a total of 132 plots in 22 forest-grassland interfaces.

Vegetation survey

Floristic surveys were conducted from May to June 2014 and before the first mowing for all grasslands. In each plot, all ligneous species less than 1 m high and all herbaceous vascular species regardless of height were inventoried. The abundance-dominance of all species was noted using a Braun-Blanquet-like scale, recoded for analysis from 1 to 9 (Van der Maarel 1979). Although taller ligneous species were also recorded, they were not used in the subsequent analyses because there were systematically absent from the grasslands due to mowing.

Data analysis

Species pools and species richness

To determine which species were forest, edge or grassland specialists, we grouped the plots along the forest-grassland interface into three pairs of habitats referred as forest: forest core + forest periphery, edge: forest edge + grassland edge, grassland: grassland periphery + grassland core. We then used the point-biserial correlation coefficient (r_{pb}), which compares the abundance of species between one habitat and the others and gives a value of negative or positive association bounded between -1 and 1 for this habitat (De Cáceres & Legendre 2009). For each species, only the habitat with the largest positive value was considered, and the significance of the association tested using a permutation test with 9999 iterations. Species with p-value<0.05 were considered as specialists, in contrast to generalists or infrequent species (p-value≥0.05). To avoid potential biases due to extinction debt or colonization credit following edge displacements, r_{pb} coefficient calculations were only performed on stable interfaces (8 sites). As a first step, we calculated the r_{pb} coefficient for the detection of specialist species for each single habitat (forest, edge or grassland). As a second step, we used an extension of the r_{pb} coefficient (De Cáceres & Legendre 2009) to detect specialist species of single habitats or of their combinations (forest, edge, grassland, forest + edge, forest + grassland, edge + grassland). The separation of species restricted to one of the habitats and those preferentially found in two of the three habitats allowed us to more finely characterize species preferences along the interface (De Cáceres et al. 2010). Generalist species were defined as those not significantly related to any habitat or habitat combination, but having a frequency of occurrence greater than the minimum frequency observed among specialist species (Appendix S3).

Species richness was compared between plot positions in stable interfaces (48 plots). Total species richness and richness of four groups of species were compared: forest specialists, edge specialists, grassland specialists and generalist species. These four groups were based on the

r_{pb} coefficient of association for a single habitat. The significance levels of the differences in species richness were calculated for all species and each species group between plot positions by Tukey's HSD tests following linear mixed models (LMMs) with plot position as a fixed effect and site as a random effect. For each plot position separately, the species richness was also compared between interface types (afforestation, stable and deforestation) using the same tests.

Plant communities composition

To assess the relative influence of edge displacement and the edge effect on the distribution of species pools in plant communities, we conducted (i) a canonical correspondence analysis (CCA) of the species abundance for all forest and grassland plots (132 plots) constrained by the sampling scheme, i.e. the site identity (22 levels) and the combination of the six plot positions and the two histories -ancient or recent- (12 levels), and (ii) variation partitioning of community composition as a function of plot position and history, using the total set of plots or separately for forests and grasslands. To reduce the noise due to infrequent species, only species with three or more occurrences were taken into account in the CCA and variation partitionings (225 species for all plots, 166 species for forest plots and 210 species for grassland plots).

For each type of interface considered separately, the scores of the plots along the first two CCA axes were compared between plot positions by Tukey's HSD tests following linear models with plot position as a fixed effect. For each plot position considered separately, the scores along the first and second CCA axes were also compared between types of interfaces using the same tests. In addition, the community weighted mean indicator values (CWMIV) for light availability (L), temperature requirement (T), humidity (F), soil pH (R) and nitrogen availability (N) were calculated using the plant indicator values of Ellenberg et al. (1992). For each environmental variable, CWMIV is the mean of the indicator values of all the plant species present in a plot weighted by their abundance in the plot. The CWMIVs were used for the interpretation of the CCA axes using Spearman's rank correlation test.

The three variation partitionings were each based on one CCA and two partial CCAs according (Borcard et al. 1992). The CCA was constrained by the plot position (six plot positions for the analysis of both habitats taken together or three plot positions for the separate analyses of forests and grasslands) and the history (four habitat histories, AF, AG, RF, RG, for the analysis of both habitats, or two histories, ancient and recent, for the separate analyses of each habitat). A first partial CCA was constrained by the history after removing the effect of the plot position and then a second partial CCA was inversely constrained by the plot position after removing the effect of the history. For each variation partitioning, the results are presented in a Venn diagram as the percentage of total variation explained uniquely by each explanatory variable and their joint effect.

Statistical analyses were carried out with R 3.0.2 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT) and the following packages were used: *indicspecies* for calculating r_{pb} coefficients, *nlme* for LMMs, *vegan* for CCAs and *VennDiagram* for drawing Venn diagrams after the CCAs.

Results

Species pools

In total, 301 species were found in the 132 forest and grassland plots. According to the type of interface (stable, afforestation, deforestation), 244, 224 and 218 species were found, respectively. When testing the species association with single habitats in stable interfaces, the r_{pb} coefficient significantly distinguished 79 specialist species including 28 forest specialists, 12 edge specialists and 39 grassland specialists (Appendix S4). The other 165 species were either generalists (51 species) or were too infrequent to appear significant (114 species). When testing species associations with single and combined habitats, the r_{pb} coefficient significantly distinguished 83 specialist species including 14 forest specialists, 21 forest and edge specialists, eight edge specialists, seven edge and grassland specialists and 33 grassland specialists (Appendix S5). Among the other 161 species, 47 were generalists and 114 infrequent. Half of the 28 forest specialist species identified by the first classification transgressed into edges i.e. preferred the combination 'forest + edge' in the second classification, while only five of the 39 grassland specialists preferred the combination 'edge + grassland'.

Species richness along stable forest-grassland interfaces

When comparing the species richness per plot positions in stable interfaces, the total species richness in grasslands was significantly higher at the edge and decreased towards the core (Figure 1a). No significant differences were observed in forests (p-value>0.05). There was an abrupt decrease in total species richness from grassland edge to forest edge, although these two plots were located a few meters apart. As expected, the number of forest specialists decreased from forest core to grassland core, regularly and significantly from the forest to grassland periphery (Figure 1b). A reverse but stronger pattern was observed for grassland specialists: the gap in species richness between the grassland edge and forest edge was larger, and these grassland species were nearly entirely lacking at all three forest positions. Species richness of edge specialists, but also of generalist species, were the highest at the edges of each habitat and more or less significantly decreased towards the cores. Edge specialists were still significantly present in forests, at the periphery and core positions, but nearly absent in grasslands.

Species richness at each plot position according to the type of interface

Total species richness at the three forest positions (core, periphery and edge) was higher in the afforestation than in stable and deforestation interfaces (Figure 2a). At the three grassland positions, in contrast, total species richness in the afforestation interfaces appeared lower (but not significantly) than in the stable interfaces, particularly at the grassland edge, while total species richness in the deforestation interfaces was the highest for all three positions.

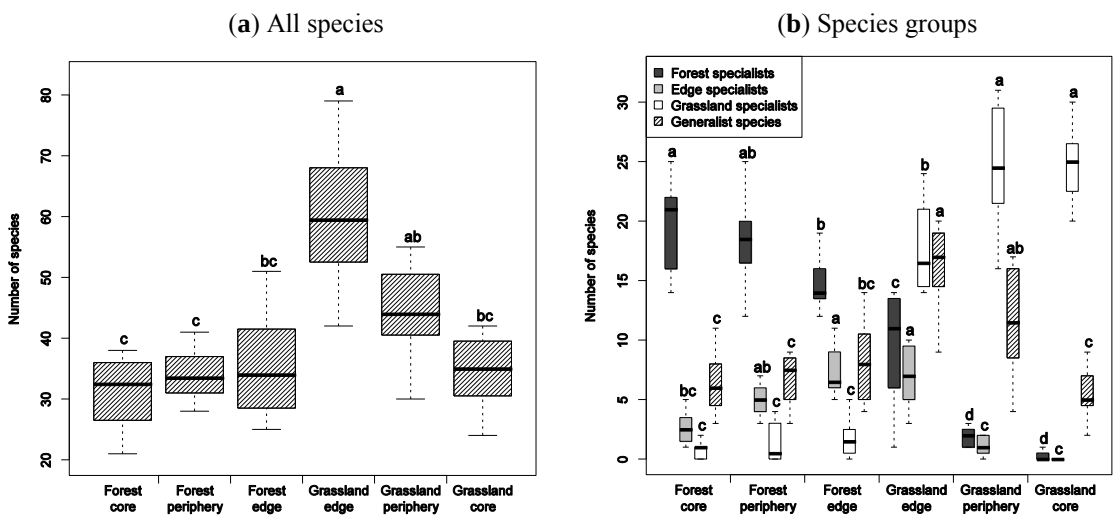


Fig. 1. Species richness according to plot position for (**a**) all species and (**b**) each group of species separately along stable forest-grassland interfaces (48 plots, 244 species). For all species and within each group of species, plot positions with different letters significantly differ in species richness ($p<0.05$) according to a linear mixed model and Tukey's HSD test.

For forest specialists (Figure 2b), species richness in the afforestation interfaces appeared lower (but not significantly) than in the stable and deforestation interfaces, regardless of position. Conversely, when examining grassland specialists (Figure 2c), species richness in the afforestation interfaces was significantly higher than in the stable and deforestation interfaces for the three forest positions. For edge specialists (Figure 2d), the species richness of the afforestation interfaces was significantly higher than that of the stable interfaces at the forest core. Regarding generalist species (Figure 2e), the species richness in the afforestation interfaces was higher at the three forest positions, significantly in the forest edge, but lower in the grassland edge and periphery compared to the stable and deforestation interfaces. Therefore, generalist species richness was higher in recent forest compared to ancient forest but also lower in the grassland edge and periphery when the adjacent forest was recent (afforestation).

Relative influences of the edge effect and edge displacement on plant communities composition

In the CCA, all the constraining variables combined explained 47.8% of the total variation in species composition. The first axis (13.6% of the total variation) was mainly related to plot position along the forest-grassland gradient (Figure 3). It was positively correlated (higher values in grasslands) with the CWMIV of light availability and soil humidity and negatively correlated (higher values in forests) with the CWMIV of nitrogen availability, soil pH and temperature (Table 1). The second CCA axis (3.9% of the total variation) was mainly related to the history (Figure 3), separating the former forest habitats on the negative side (AF, RG)

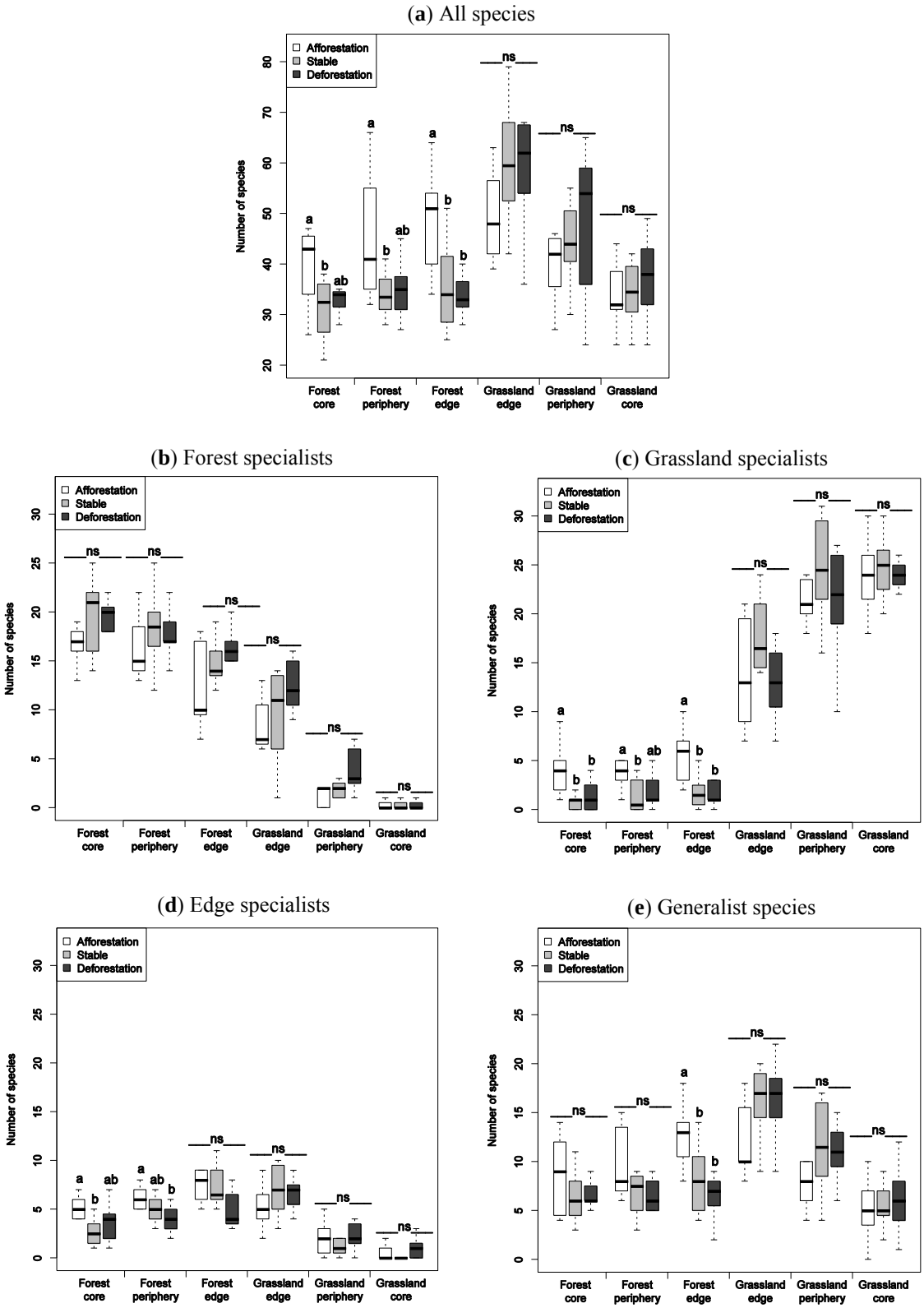


Fig. 2. Species richness of (**a**) all species, (**b**) forest specialists, (**c**) grassland specialists, (**d**) edge specialists and (**e**) generalist species according to plot position along each type of forest-grassland interface: afforestation (recent forest / ancient grassland) (42 plots, 224 species), stable (ancient forest / ancient grassland) (48 plots, 244 species) and deforestation (ancient forest / recent grassland) (42 plots, 218 species). Within a plot position, types of forest-grassland interface with different letters significantly differ in species richness ($p<0.05$) according to a linear mixed model and Tukey's HSD test (ns: non-significant difference).

and the former grassland habitats on the positive side (RF, AG). It was positively correlated (higher values in former grasslands) with the CWMIV of soil humidity, nitrogen availability and light availability (Table 1).

Table 1. Spearman's rho correlations between the first two axes of canonical correspondence analysis (CCA) and the community weighted mean plant indicator values (CWMIV) for light (L), temperature (T), soil humidity (F), soil pH (R) and nitrogen availability (N). Significant p-values are indicated by background shading.

CWMIV	CCA Axis 1		CCA Axis 2	
	rho	p-value	rho	p-value
L	0.89	<0.001	0.28	0.001
F	0.53	<0.001	0.45	<0.001
N	-0.28	0.001	0.31	<0.001
R	-0.71	<0.001	-0.07	0.422
T	-0.72	<0.001	0.07	0.402

Along the first CCA axis, the largest floristic difference between two successive plot positions was found between the forest and grassland edges of stable interfaces despite their spatial proximity (Figure 3); this difference was lower in afforestation and deforestation interfaces. For the three types of interfaces, the periphery of each habitat was floristically more different from the edge than the core, again despite the closer spatial proximity. In addition, the three grassland positions were significantly different regardless of the type of interface (Figure 3 and Table 2a). In case of afforestation, the three recent forest positions were significantly different from those of stable and deforestation interfaces (Table 2b) and the closest to those of grasslands (Figure 3). In cases of deforestation, only the floristic composition of recent grassland edge was significantly different from those of stable and afforestation interfaces and relatively close to those of forests.

On the second CCA axis, the average scores for recent forest (afforestation) were significantly higher than those of ancient forest (either in the stable or deforestation contexts) regardless of the plot position (Figure 3 and Table 2b). In contrast, the average scores for recent grassland (deforestation) were significantly lower than those of ancient grasslands in afforestation interfaces, except at the grassland core. Moreover, regardless the type of interface, the average scores of the edge positions were highest, and the values decreased to the periphery and core positions in both habitats (Figure 3 and Table 2a).

Analyzing forest and grassland plots together, variation partitioning (Figure 4a) showed a slightly stronger effect of plot position (5.5%) than of history (4.1%) on vegetation composition but a much larger joint effect of these two factors (11.3%). This joint effect was almost entirely the result of the habitat effect (forest vs. grassland). Contrariwise, when analyzing by habitat (forest or grassland only), the shared effects were near zero. In forest

(Figure 4b), the variations were more due to history (7.3%) than plot position (4.2%) and in grassland (Figure 4c), the reverse was observed with 2.5% and 9% of the variation explained, respectively.

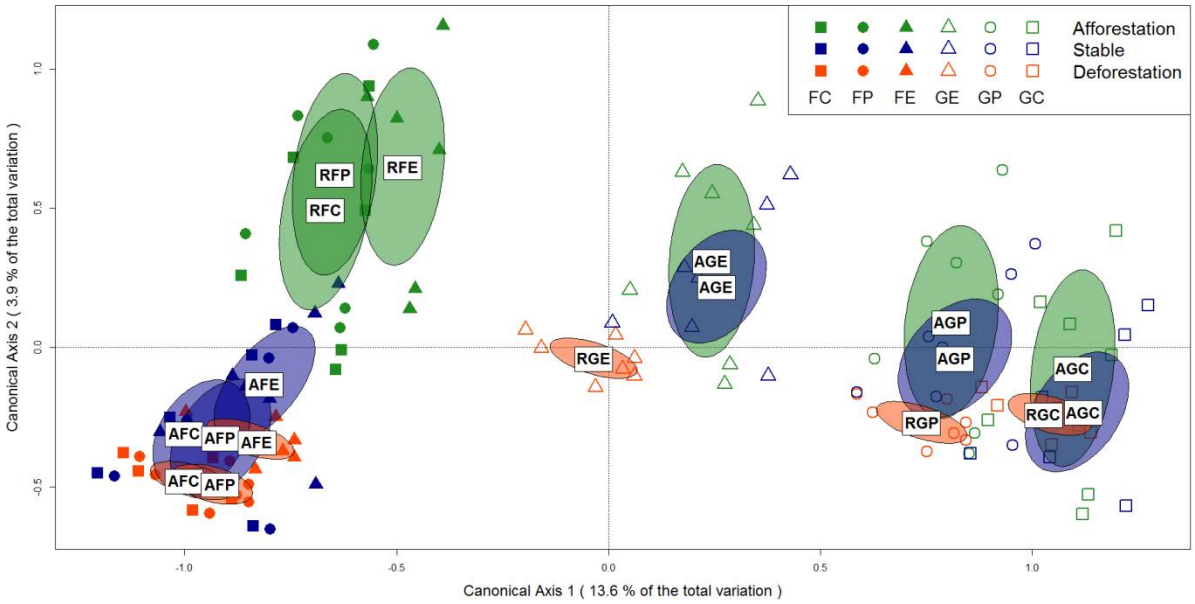


Fig. 3. Canonical correspondence analysis of species abundance in all plots (132 plots, 225 species) as constrained by the sampling scheme i.e. site and combination of plot position and history. For each type of forest-grassland interface and each plot position, dispersion ellipses are drawn using a confidence interval of 0.95. Their labels are the combination of history and plot position. Type of interface: afforestation, stable and deforestation. History: A (ancient) and R (recent). Plot position: FC (forest core), FP (forest periphery), FE (forest edge), GE (grassland edge), GP (grassland periphery) and GC (grassland core).

Table 2. Significance of the differences between (**a**) the plot positions for each type of interface and (**b**) the types of interface for each plot position along the first two axes of a canonical correspondence analysis (CCA) constrained by the sampling scheme, i.e. site and combination of plot position and history. Different letters indicate significantly different average scores ($p<0.05$) on the CCA axes, in decreasing order from 'a' to 'e', according to a linear model and Tukey's HSD test (ns: non-significant differences). Type of interface: afforestation, stable and deforestation. Plot position: FC (forest core), FP (forest periphery), FE (forest edge), GE (grassland edge), GP (grassland periphery), GC (grassland core).

(**a**) Plot positions

multiple comparisons are made by row

Axis 1	FC	FP	FE	GE	GP	GC
afforestation	e	de	d	c	b	a
stable	d	d	d	c	b	a
deforestation	d	d	d	c	b	a
Axis 2	**FC**	**FP**	**FE**	**GE**	**GP**	**GC**
afforestation	ab	a	a	ab	ab	b
stable	b	b	b	a	ab	b
deforestation	c	c	b	a	b	b

(**b**) Types of interfaces

multiple comparisons are made by column

Axis 1	FC	FP	FE	GE	GP	GC
afforestation	a	a	a	a	ns	ns
stable	b	b	b	a	ns	ns
deforestation	b	b	b	b	ns	ns
Axis 2	**FC**	**FP**	**FE**	**GE**	**GP**	**GC**
afforestation	a	a	a	a	a	ns
stable	b	b	b	ab	ab	ns
deforestation	b	b	b	b	b	ns

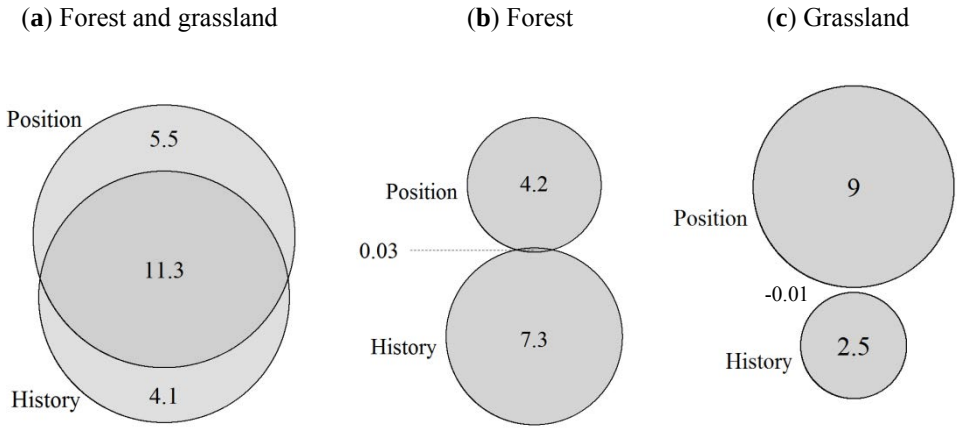


Fig. 4. Variation partitioning of the effects of plot position and land-use history on plant community composition of (**a**) forest and grassland plots (132 plots, 225 species), (**b**) only forest plots (66 plots, 166 species) and (**c**) only grassland plots (66 plots, 210 species). Numbers are percentages of the total variation explained (%).

Discussion

Structure of plant communities along stable forest-grassland interfaces

A decreasing pattern of species richness was observed from the edge to the grassland core, which is consistent with the few studies conducted along entire forest-grassland interfaces (Erdős et al. 2011; Erdős et al. 2013). However, no trend was found in forests, while a significantly higher species richness at the edge has often been observed in previous studies (Murcia 1995; Chabrerie et al. 2013). Regardless of habitat, this pattern of higher species richness at the two edges seems to only be valid when the species richness of the two habitats is high (e.g. forest-grassland interface) (Ries et al. 2004). When the species richness of one of the two habitats is low (e.g. forest-arable field interface), specialist species of the richest habitat almost exclusively transgress within edges. As a consequence, species richness is expected to decrease from the core to the edge in the richest habitat but increase from the core to the edge in the least rich habitat (Ries et al. 2004; Alignier et al. 2014). This may explain the ambiguous and/or reverse distribution patterns of species richness that are sometimes observed when edge studies do not include both adjacent habitats (Marchand & Houle 2006; Dutoit et al. 2007; Gieselman et al. 2013). In our study, both adjacent habitats were sampled, so the nearly constant species richness from the forest core to the forest edge can only be explained by the negative influence of the edge effect on the forest specialist richness and the almost total absence of transgressive grassland specialist species.

We showed an asymmetric transgression of species between habitats in stable interfaces: many forest specialist species were able to transgress the forest-grassland boundary into the grassland edge and periphery, while few grassland specialist species were able to transgress into forest. The lower number of transgressive grassland specialist species is consistent with several studies showing that most species of open habitats seem unable to penetrate the forest-

grassland boundary (Brothers & Spingarn 1992; Honnay et al. 2002). As most species of open habitats are heliophilous, an explanation is that a dense ligneous stratum at the forest edge can affect the intensity of the edge effect by reducing the amount of incident light that reaches the understorey vegetation (Murcia 1995; Honnay et al. 2002). In contrast, the larger number of transgressive forest specialist species may be explained by their ability to colonize open habitats during natural successions and by the large range of light intensities encountered under forest canopies. The 'spill-over' mechanism favours the dispersion of forest and grassland specialist species into adjacent habitats, but 'edges as enhanced habitats' only permits the establishment and persistence of forest specialist species at the grassland edge and periphery. In addition, the higher species richness of grassland edges relative to forest edges was mainly due to the larger number of generalist species (see also Liira & Paal 2013), probably because grassland edges are more heterogeneous and less ecologically constrained than other positions.

Our study found a marginal existence of edge specialist species in stable forest-grassland interfaces. Only 12 species out of 244 (4.9%) were significantly associated with edges when r_{pb} coefficient calculations used single habitats and only eight species when calculations used habitats and their combinations. In agreement with these results, the few quantitative studies on edge species have reported a small number of edge specialist species (Lloyd et al. 2000; Erdős et al. 2011).

Colonization credits and extinction debts induced by edge displacements

Several forest species, particularly zoochorous or anemochorous species have rather good dispersion abilities (Bossuyt et al. 1999; Bellemare et al. 2002), but other forest species, particularly ancient forest and core specialist species, are particularly poor dispersers (Matlack 1994; Verheyen et al. 2003). Our observation of a lower forest specialist richness in recent forest and in the adjacent grassland edge following afforestation confirms the existence of a colonization credit due to the absence of the poorly dispersing species (Bellemare et al. 2002). In contrast, forest specialist richness was higher in recent grassland following deforestation. This extinction debt may reflect the long persistence capabilities of forest specialist species, which have mostly perennial underground organs such as bulbs or rhizomes (Hermy et al. 1999). Like most grassland species, such functional traits allow these forest species to withstand disturbance from agricultural practices (Lavorel et al. 1997). They are also probably able to tolerate high levels of light for a period of time.

Grassland specialist species were found to be almost absent in ancient forest, even at the forest edge, and they showed an extinction debt in recent forest. To a lesser extent, the edge specialist species also exhibited a higher richness in recent forest, reflecting an extinction debt. There are two possible explanations for these extinction debts: (i) either grassland and edge specialist species have long persistence capabilities and their populations are declining slowly over time (Hylander & Ehrlén 2013), or (ii) variations in micro-environmental conditions in time and space, particularly in recent forest, allow the intermittent establishment and persistence of grassland and edge specialists over long periods (Albrecht et al. 2016).

Two other indirect explanations may also be considered: (iii) the complete closure of the forest canopy is a long process, which guarantees decades of environmental conditions that are relatively close to those required by grassland and edge specialist species, notably in terms of light availability (Chabrerie et al. 2013) and (iv) edge displacements by afforestation are probably more recent than those linked to deforestation in our study region. According to these explanations, recent forests could be more or less long-term shelters for some grassland and edge specialist species. It must be noted that, without consideration of land-use changes, specialist species in extinction debt in recent habitats may have falsely appear to be generalists. Finally, generalist species were more numerous in recent forest, and to a lesser extent, in recent grassland compared to ancient habitats. In these recent habitats, the ratio of habitat specialist species to generalist species decreases at least in the short and medium term (see also Liira & Paal 2013), but this ratio could increase again following the recovery of the environmental conditions in the new habitats and the payment of the colonization credit after a 'relaxation time' (Diamond 1972).

Because of the preferential extension of recent forests at the periphery of the ancient forests, the extinction debt and the colonization credit can be confused with edge effects over long distances (Pellissier et al. 2013; Bergès et al. 2013). Our results validate the edge displacements as an important explanatory factor of the variability in the distance of influence of edge effects found in the literature (Harper et al. 2005).

Relative influences of the edge effect and edge displacement on the distribution of plant species

Within stable interfaces, plant communities showed their strongest differences in species richness and floristic composition between forest edges and grassland edges, which confirms that the ancient edges form a low-permeability barrier to specialist species between adjacent habitats (Chabrerie et al. 2013; Cousins 2013), with the notable exception of transgressive forest specialist species. Although smaller differences in species richness and floristic composition were observed between forest edges and grassland edges in the afforestation and deforestation interfaces, our results do not allow us to determine whether a higher permeability of recent edges interferes with the process of extinction debts and colonization credits. Nevertheless, these results reflect the strong differences in the ecology of species between forest and grassland, the latter being more heliophilous and hygrophilous, but rather less nitrophilous, basophilic and thermophilic. Despite controlling for topography during the selection of study sites, the plant communities of grasslands appeared more hygrophilous than those of forests, which may reflect either improved moisture retention in grassland soils or preferential creation of grasslands by farmers on the wetter soils. Furthermore, we found higher proportions of heliophilous, hygrophilous and nitrophilous species in recent forest compared to ancient forest. In contrast, recent grasslands had proportionally fewer heliophilous, hygrophilous and nitrophilous species than ancient grasslands, but only at the edge and periphery. Consequently, autecology of species confirms the interactive effects of extinction debt and colonization credit with the 'spill-over' and the 'edges as enhanced

habitats' mechanisms at the recent grassland edge and periphery. At grassland cores, floristic compositions were very similar regardless of the type of interface, which may reflect the homogenizing effect of more intensive management practices at the core compared to the periphery and edge (Gaujour et al. 2012).

Finally, the influence of edge displacement was shown to be greater than that of the edge effect in forests, while the opposite was found in grasslands. Our results confirm a slower ecological succession in recent forests resulting from afforestation compared to recent grasslands resulting from deforestation, which promoted extinction debt and colonization credit on the one hand and partly masked the edge effect on the other. In contrast, deforestation and mowing practices appear responsible for the rapid succession in recent grassland, at least at the grassland core, thus limiting the effect of land-use change in favour of the edge effect. Our results demonstrate a space-time link between forest and grassland resulting from the combined effects of distance-to-edge and land-use change on the species composition of plant communities in forest-grassland interfaces. Thanks to the study of the afforestation of grasslands and of the deforestation, we could highlight the role of extinction debt in addition to that of colonization credit. Because edge movements have been common during the last centuries in our changing agricultural landscapes, patterns of species distribution according to distance-to-edge can only be understood when considering former land-use history.

Acknowledgements

We are grateful to Olivier Nourrigeon who provided the vectorized map of present land use in the PNRL and to Patrick Behr, Pierre Montpied and three trainees for their help in floristic surveys. We thank Laurent Bergès for his thoughtful comments on data analysis. We thank the two reviewers for their helpful comments. This study was partly funded by the 'Ecosystèmes Forestiers, Agroressources, Biomolécules et Alimentation' (EFABA) federative institute of sector A2F of Lorraine University through the project 'PRECOFOR'. The UMR 1137 EEF is supported by the French National Research Agency through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR-12- LABXARBRE-01).

References

Albrecht, M.A., Becknell, R.E., & Long, Q. 2016. Habitat change in insular grasslands: woody encroachment alters the population dynamics of a rare ecotonal plant. *Biological Conservation* 196: 93–102.

Alignier, A., Alard, D., Chevalier, R., & Corcket, E. 2014. Can contrast between forest and adjacent open habitat explain the edge effects on plant diversity? *Acta Botanica Gallica* 161: 253–259.

Bellemare, J., Motzkin, G., & Foster, D.R. 2002. Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography* 29: 1401–1420.

Bergamini, A., Peintinger, M., Fakheran, S., Moradi, H., Schmid, B., & Joshi, J. 2009. Loss of habitat specialists despite conservation management in fen remnants 1995–2006. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11: 65–79.

Bergès, L., Avon, C., Arnaudet, L., Archaux, F., Chauchard, S., & Dupouey, J.-L. 2015. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understorey plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions* 22: 3-16.

Bergès, L., Pellissier, V., Avon, C., Verheyen, K., & Dupouey, J.-L. 2013. Unexpected long-range edge-to-forest interior environmental gradients. *Landscape Ecology* 28: 439–453.

Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045–1055.

Bossuyt, B., Hermy, M., & Deckers, J. 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient–recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology* 87: 629–638.

Brothers, T.S., & Spingarn, A. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6: 91–100.

Chabrerie, O., Jamoneau, A., Gallet-Moron, E., & Decocq, G. 2013. Maturation of forest edges is constrained by neighbouring agricultural land management (M. Zobel, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 24: 58–69.

Cousins, S.A.O. 2013. Moving towards the edge: matrix matters! *Journal of Vegetation Science* 24: 7–8.

De Cáceres, M.D., & Legendre, P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90: 3566–3574.

De Cáceres, M., Legendre, P., & Moretti, M. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119: 1674–1684.

Diamond, J.M. 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of Southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 69: 3199–3203.

Dutoit, T., Buisson, E., Gerbaud, E., Roche, P., & Tatoni, T. 2007. The status of transitions between cultivated fields and their boundaries: ecotones, ecoclines or edge effects? *Acta Oecologica* 31: 127–136.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., & Paulißen, D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1–258.

Erdős, L., Gallé, R., Bátori, Z., Papp, M., & Körmöczi, L. 2011. Properties of shrubforest edges: a case study from South Hungary. *Open Life Sciences* 6: 639–658.

Erdős, L., Gallé, R., Körmöczi, L., & Bátori, Z. 2013. Species composition and diversity of natural forest edges: edge responses and local edge species. *Community Ecology* 14: 48–58.

Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C., & Plantureux, S. 2012. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 133–160.

Gieselman, T.M., Hodges, K.E., & Vellend, M. 2013. Human-induced edges alter grassland community composition. *Biological Conservation* 158: 384–392.

Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brosofske, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., & Esseen, P.-A. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 768–782.

Herlin, I.S. 2001. Approaches to forest edges as dynamic structures and functional concepts. *Landscape Research* 26: 27–43.

Hermy, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., & Lawesson, J.E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91: 9–22.

Honnay, O., Verheyen, K., & Hermy, M. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161: 109–122.

Hurlbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59: 67–77.

Hylander, K., & Ehrlén, J. 2013. The mechanisms causing extinction debts. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 341–346.

Jackson, S.T., & Sax, D.F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 153–160.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474–478.

Liira, J., & Paal, T. 2013. Do forest-dwelling plant species disperse along landscape corridors? *Plant Ecology* 214: 455–470.

Lloyd, K.M., McQueen, A.A.M., Lee, B.J., Wilson, R.C.B., Walker, S., & Wilson, J.B. 2000. Evidence on ecotone concepts from switch, environmental and anthropogenic ecotones. *Journal of Vegetation Science* 11: 903–910.

Marchand, P., & Houle, G. 2006. Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: What are their determinants? *Forest Ecology and Management* 223: 113–124.

Matlack, G.R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology* 75: 1491–1502.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 58–62.

Pellissier, V., Bergès, L., Nedeltcheva, T., Schmitt, M.-C., Avon, C., Cluzeau, C., & Dupouey, J.-L. 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge (O. Wildi, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 24: 9–24.

Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., & Sisk, T.D. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 491–522.

Ries, L., & Sisk, T.D. 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology* 85: 2917–2926.

Ries, L., & Sisk, T.D. 2010. What is an edge species? The implications of sensitivity to habitat edges. *Oikos* 119: 1636–1642.

Strayer, D.L., Power, M.E., Fagan, W.F., Pickett, S.T.A., & Belnap, J. 2003. A classification of ecological boundaries. *BioScience* 53: 723–729.

Van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97–114.

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., & Hermy, M. 2007. Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology* 95: 565–573.

Verheyen, K., Guntenspergen, G.R., Biesbrouck, B., & Hermy, M. 2003. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology* 91: 731–742.

Supporting Information

Appendix S1. Sampling scheme.

Appendix S2. Variables characterizing the plots.

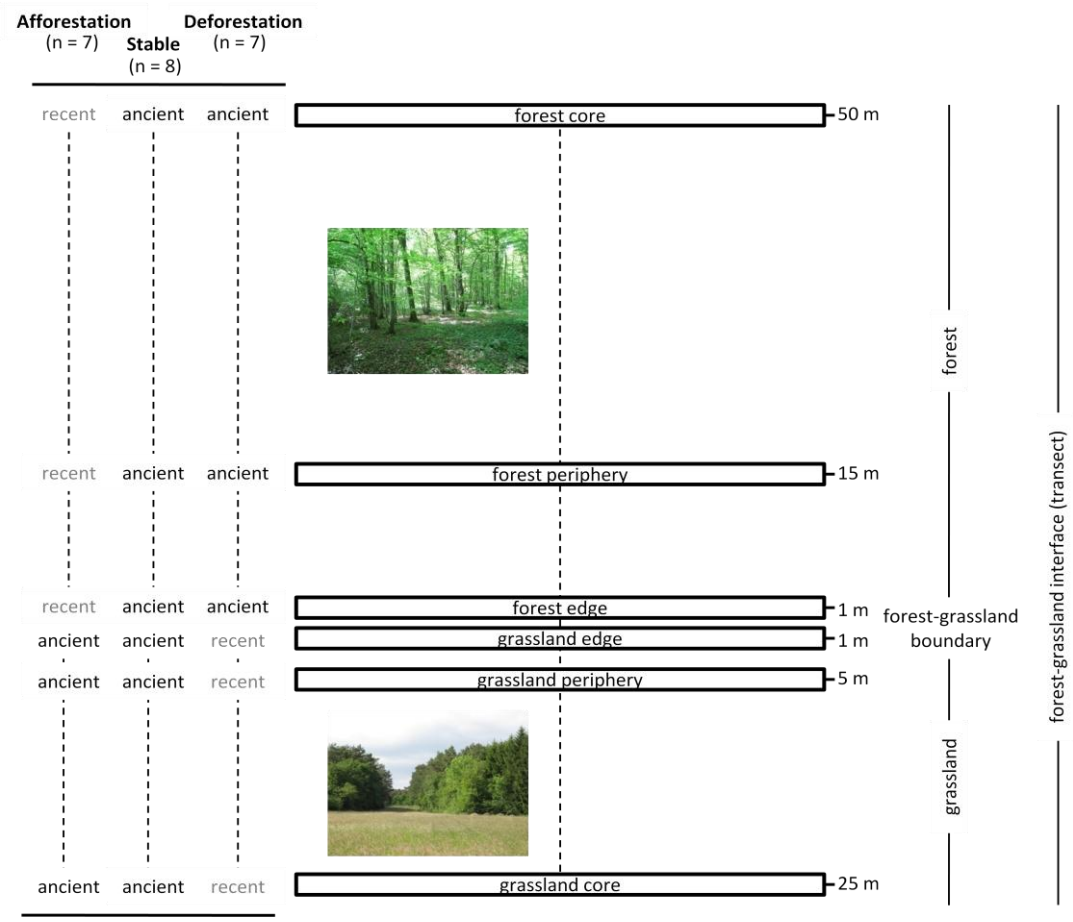
Appendix S3. Distinction between generalist and infrequent species for the single habitat classification.

Appendix S4. Species pools of forest specialists, edge specialists, grassland specialists and generalist species. Point-biserial correlation coefficients calculated for single groups of plots in stable interfaces.

Appendix S5. Species pools of forest specialists, forest + edge specialists, edge specialists, edge + grassland specialists, grassland specialists and generalist species. Point-biserial correlation coefficients calculated for single groups of plots and their combinations in stable interfaces.

Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest-grassland interface. *Journal of Vegetation Science.*

Appendix S1. Sampling scheme. On the left, the three types of interfaces are indicated with their habitat history (ancient or recent) for each plot position (distance to forest-grassland boundary). The plot positions along the transect are shown in the centre and on the right. All distances are in meters from the forest-grassland boundary.



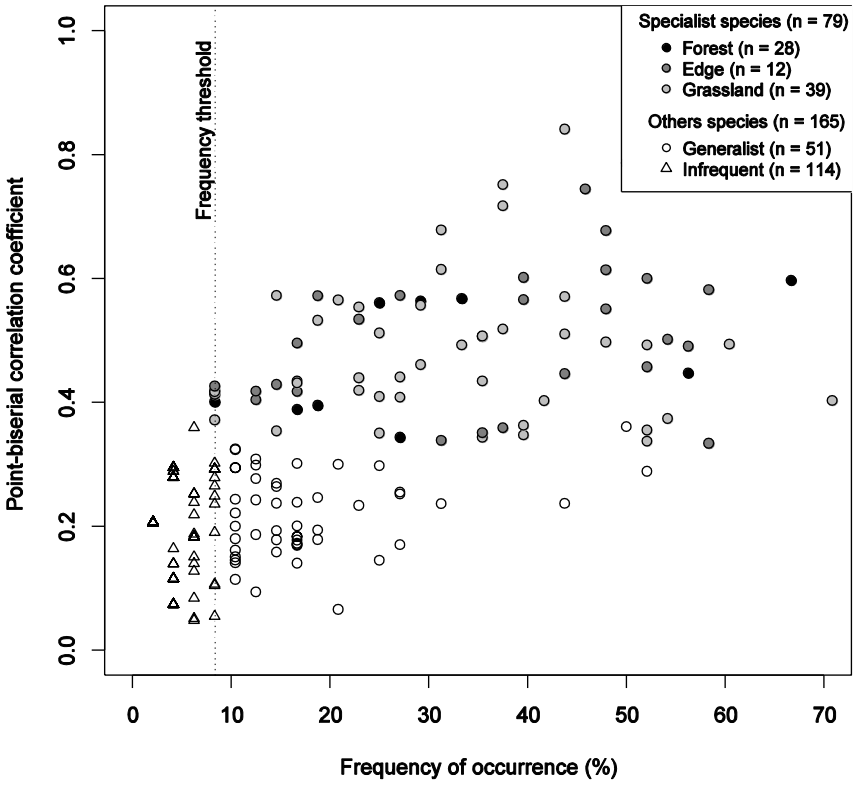
Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest-grassland interface. *Journal of Vegetation Science.*

Appendix S2. Variables characterizing the plots

Variable	Description	Type
Site	22 forest-grassland interfaces	nominal
Habitat	2 habitats: forest or grassland	nominal
Plot position	6 plot positions i.e., distance-to-edge along the forest-grassland interface: forest core (FC), forest periphery (FP), forest edge (FE), grassland edge (GE), grassland periphery (GP) and grassland core (GC)	ordinal
History	2 histories: ancient or recent	nominal
Habitat history	4 habitat histories combining habitat and history: ancient forest (AF), recent forest (RF), ancient grassland (AG) and recent grassland (RG)	nominal
Type of interface	3 types of interfaces with different habitat histories: afforestation interfaces with RF-AG (n = 7 sites), stable interfaces with AF-AG (n = 8 sites) and deforestation interfaces with AF-RG (n = 7 sites)	nominal

Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest-grassland interface. *Journal of Vegetation Science.*

Appendix S3. Distinction between generalist and infrequent species for the single habitat classification. Species not identified as specialists based on the point-biserial correlation coefficient test (open symbols) were further divided into generalist and infrequent species using a threshold value of the frequency of occurrence. The threshold, 8.3% (4 plots over 48), was taken as the minimum observed frequency of occurrence over all the specialist species. Among non specialists, those having a frequency of occurrence below or equal to this threshold value were considered as 'infrequent' species, the others being 'generalists'. For each species, only the highest species-habitat association i.e., the highest point-biserial correlation coefficient is shown.



Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest-grassland interface. *Journal of Vegetation Science.*

Appendix S4. Species pools of forest specialists, edge specialists, grassland specialists and generalist species. Point-biserial correlation coefficient (r_{pb}) calculated for single groups of plots (forest, edge and grassland) in stable interfaces (n = 48 plots, 244 species). Significance codes of the association of species to groups of plots: *** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$, * $0.01 \leq P < 0.05$ and 'x' $P \geq 0.05$. Only the habitat displaying the highest association is indicated. The 114 infrequent species (not significantly associated to any habitat and frequency of occurrence equal to or below 4 plots over 48) are not presented.

Species	Forest	Edge	Grassland	Generalist	r_{pb}
Carex sylvatica	***				0.677
Carpinus betulus	***				0.597
Hedera helix	***				0.582
Circaea lutetiana	***				0.573
Veronica montana	***				0.572
Milium effusum	***				0.566
Primula elatior	**				0.507
Fagus sylvatica	**				0.506
Acer campestre	***				0.502
Fraxinus excelsior	***				0.497
Lamium galeobdolon	**				0.496
Rubus fruticosus agg.	**				0.494
Geum urbanum	**				0.493
Crataegus monogyna	**				0.457
Anemone nemorosa	**				0.447
Geranium robertianum	**				0.441
Dryopteris carthusiana	*				0.435
Polygonatum multiflorum	**				0.435
Luzula pilosa	*				0.431
Phyteuma spicatum	*				0.426
Dryopteris filix-mas	*				0.418
Galeopsis tetrahit	*				0.413
Quercus robur	**				0.403
Athyrium filix-femina	*				0.389
Fragaria vesca	*				0.374
Deschampsia cespitosa	*				0.355
Convallaria majalis	*				0.344
Viola reichenbachiana	*				0.334
Prunus spinosa		***			0.600
Ligustrum vulgare		***			0.557
Dactylis glomerata		***			0.551
Brachypodium sylvaticum		**			0.446
Scrophularia nodosa		**			0.440
Poa nemoralis		**			0.419
Cornus sanguinea		*			0.410
Carex riparia		*			0.401
Vicia sepium		*			0.363
Rumex crispus		*			0.350
Stellaria holostea		*			0.339

Species	Forest	Edge	Grassland	Generalist	r_{pb}
Rosa arvensis		*			0.337
Trifolium pratense			***		0.841
Ranunculus repens			***		0.786
Holcus lanatus			***		0.755
Plantago lanceolata			***		0.752
Lychnis flos-cuculi			***		0.745
Myosotis scorpioides			***		0.717
Centaurea jacea			***		0.678
Trifolium repens			***		0.615
Anthoxanthum odoratum			***		0.614
Rumex acetosa			***		0.602
Stellaria graminea			***		0.573
Schedonorus pratensis			***		0.571
Cardamine pratensis			***		0.568
Medicago lupulina			***		0.565
Alopecurus geniculatus			***		0.564
Achillea ptarmica			***		0.561
Cerastium fontanum			***		0.554
Lolium perenne			***		0.534
Silaum silaus			**		0.533
Lysimachia nummularia			**		0.519
Vicia cracca			**		0.512
Lathyrus pratensis			**		0.510
Cynosurus cristatus			**		0.493
Ajuga reptans			**		0.491
Lotus corniculatus			**		0.461
Carex disticha			**		0.429
Trifolium dubium			*		0.418
Bellis perennis			*		0.418
Molinia caerulea			*		0.417
Prunella vulgaris			*		0.408
Selinum carvifolia			*		0.404
Juncus conglomeratus			*		0.403
Bromus racemosus			*		0.395
Dactylorhiza majalis			*		0.372
Poa trivialis			*		0.359
Succisa pratensis			*		0.354
Filipendula ulmaria			*		0.351
Taraxacum officinale			*		0.347
Agrostis stolonifera			*		0.344
Crataegus laevigata				x	0.361
Tilia cordata				x	0.325
Colchicum autumnale				x	0.324
Iris pseudacorus				x	0.309
Ranunculus flammula				x	0.302
Medicago sativa				x	0.300
Carex ovalis				x	0.299
Galium aparine				x	0.298

Species	Forest	Edge	Grassland	Generalist	r_{pb}
Lysimachia vulgaris				x	0.295
Lapsana communis				x	0.294
Potentilla sterilis				x	0.289
Bromus hordeaceus				x	0.277
Hypericum hirsutum				x	0.269
Leucanthemum vulgare				x	0.264
Sorbus torminalis				x	0.255
Veronica chamaedrys				x	0.252
Corylus avellana				x	0.246
Rhinanthus minor				x	0.244
Ranunculus acris				x	0.243
Primula veris				x	0.239
Carex remota				x	0.237
Carex pallescens				x	0.237
Festuca rubra				x	0.237
Rubus idaeus				x	0.234
Poa pratensis				x	0.221
Veronica officinalis				x	0.201
Valeriana officinalis				x	0.200
Viburnum opulus				x	0.194
Pilosella officinarum				x	0.193
Carex pilulifera				x	0.187
Luzula campestris				x	0.183
Stachys sylvatica				x	0.183
Glyceria fluitans				x	0.180
Arrhenatherum elatius				x	0.179
Carex acuta				x	0.178
Heracleum sphondylium				x	0.178
Phalaris arundinacea				x	0.173
Alopecurus pratensis				x	0.171
Glechoma hederacea				x	0.170
Angelica sylvestris				x	0.170
Lonicera periclymenum				x	0.169
Urtica dioica				x	0.162
Potentilla erecta				x	0.158
Galium mollugo				x	0.151
Poa chaixii				x	0.146
Juncus effusus				x	0.145
Galium palustre				x	0.141
Arum maculatum				x	0.140
Schedonorus giganteus				x	0.114
Rubus caesius				x	0.094
Carex flacca				x	0.066

Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest-grassland interface. *Journal of Vegetation Science.*

Appendix S5. Species pools of forest specialists, forest + edge specialists, edge specialists, edge + grassland specialists, grassland specialists and generalist species. Point-biserial correlation coefficient (r_{pb}) calculated for single groups of plots and their combinations (forest, edge, grassland, forest + edge and edge + grassland) in stable interfaces (n = 48 plots, 244 species). Significance codes of the association of species to groups of plots: *** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$, * $0.01 \leq P < 0.05$ and 'x' $P \geq 0.05$. Only the habitat displaying the highest association is indicated. The 114 infrequent species (not significantly associated with any single habitat or combination of habitats and frequency of occurrence equal to or below 4 plots over 48) are not presented.

Species	Forest	Forest + Edge	Edge	Edge + Grassland	Grassland	Generalist	r_{pb}
Carex sylvatica	***						0.677
Circaea lutetiana	***						0.573
Veronica montana	***						0.572
Milium effusum	***						0.566
Primula elatior	**						0.507
Fagus sylvatica	**						0.506
Lamium galeobdolon	**						0.496
Geranium robertianum	**						0.441
Dryopteris carthusiana	**						0.435
Luzula pilosa	*						0.431
Phyteuma spicatum	*						0.426
Dryopteris filix-mas	*						0.418
Galeopsis tetrahit	*						0.413
Athyrium filix-femina	*						0.389
Hedera helix		***					0.718
Rubus fruticosus		***					0.708
Quercus robur		***					0.693
Carpinus betulus		***					0.685
Fragaria vesca		***					0.657
Crataegus laevigata		***					0.654
Geum urbanum		***					0.644
Acer campestre		***					0.619
Rosa arvensis		***					0.607
Crataegus monogyna		***					0.572
Anemone nemorosa		***					0.559
Fraxinus excelsior		***					0.529
Convallaria majalis		**					0.505
Polygonatum multiflorum		**					0.502
Viola reichenbachiana		**					0.501
Brachypodium sylvaticum		**					0.493
Stellaria holostea		**					0.462
Potentilla sterilis		**					0.459
Deschampsia cespitosa		**					0.444
Sorbus torminalis		*					0.408
Rubus idaeus		*					0.351
Prunus spinosa			***				0.600
Ligustrum vulgare			***				0.557
Dactylis glomerata			***				0.551

Species	Forest	Forest + Edge	Edge	Edge + Grassland	Grassland	Generalist	r_{pb}
Scrophularia nodosa			**				0.440
Poa nemoralis			*				0.419
Cornus sanguinea			*				0.410
Carex riparia			*				0.401
Vicia sepium			*				0.363
Lathyrus pratensis				***			0.589
Lysimachia nummularia				***			0.532
Poa trivialis				**			0.503
Juncus conglomeratus				*			0.416
Veronica chamaedrys				*			0.410
Filipendula ulmaria				*			0.406
Rumex crispus				*			0.386
Trifolium pratense					***		0.841
Ranunculus repens					***		0.786
Holcus lanatus					***		0.755
Plantago lanceolata					***		0.752
Lychnis flos-cuculi					***		0.745
Myosotis scorpioides					***		0.717
Centaurea jacea					***		0.678
Trifolium repens					***		0.615
Anthoxanthum odoratum					***		0.614
Rumex acetosa					***		0.602
Stellaria graminea					***		0.573
Schedonorus pratensis					***		0.571
Cardamine pratensis					***		0.568
Medicago lupulina					***		0.565
Alopecurus geniculatus					***		0.564
Achillea ptarmica					***		0.561
Cerastium fontanum					***		0.554
Lolium perenne					***		0.534
Silaum silaus					***		0.533
Vicia cracca					**		0.512
Cynosurus cristatus					**		0.493
Ajuga reptans					**		0.491
Lotus corniculatus					**		0.461
Carex disticha					**		0.429
Trifolium dubium					*		0.418
Bellis perennis					*		0.418
Molinia caerulea					*		0.417
Prunella vulgaris					**		0.408
Selinum carvifolia					*		0.404
Bromus racemosus					*		0.395
Dactylorhiza majalis					*		0.372
Succisa pratensis					*		0.354
Agrostis stolonifera					*		0.344
Taraxacum officinale						x	0.347
Medicago sativa						x	0.343

Species	Forest	Forest + Edge	Edge	Edge + Grassland	Grassland	Generalist	r_{pb}
Viburnum opulus						x	0.335
Galium aparine						x	0.333
Tilia cordata						x	0.325
Colchicum autumnale						x	0.324
Corylus avellana						x	0.322
Arrhenatherum elatius						x	0.319
Luzula campestris						x	0.312
Iris pseudacorus						x	0.309
Ranunculus flammula						x	0.302
Carex ovalis						x	0.299
Primula veris						x	0.298
Festuca rubra						x	0.296
Lysimachia vulgaris						x	0.295
Lapsana communis						x	0.294
Angelica sylvestris						x	0.294
Phalaris arundinacea						x	0.293
Arum maculatum						x	0.281
Potentilla erecta						x	0.277
Bromus hordeaceus						x	0.277
Alopecurus pratensis						x	0.274
Lonicera periclymenum						x	0.271
Pilosella officinarum						x	0.270
Hypericum hirsutum						x	0.269
Carex acuta						x	0.267
Carex remota						x	0.265
Leucanthemum vulgare						x	0.264
Ranunculus acris						x	0.261
Rhinanthus minor						x	0.244
Poa pratensis						x	0.238
Carex pallescens						x	0.237
Galium mollugo						x	0.237
Poa chaixii						x	0.236
Valeriana officinalis						x	0.236
Galium palustre						x	0.229
Urtica dioica						x	0.226
Stachys sylvatica						x	0.202
Veronica officinalis						x	0.201
Carex pilulifera						x	0.187
Glyceria fluitans						x	0.180
Heracleum sphondylium						x	0.178
Glechoma hederacea						x	0.170
Schedonorus giganteus						x	0.160
Juncus effusus						x	0.145
Rubus caesius						x	0.094
Carex flacca						x	0.066

Complément au chapitre 2

Liens entre pools d'espèces spatiaux et pools d'espèces temporels

1. Introduction

Au sein de ce second chapitre, nous avons (i) identifié des pools d'espèces le long des interfaces forêt-prairie et montré (ii) que le déplacement de lisières par afforestation ou déforestation peut induire une dette d'extinction, voire un crédit de colonisation, décelables en terme de richesse spécifique et de composition spécifique. De plus, nous avons montré (iii) une interaction entre effet lisière et effet histoire, notamment en lisière de prairie. Cependant, au sein de l'article précédent, nous n'avons pas formellement identifié les espèces et pools d'espèces constituant ces liens et impliqués aussi bien dans les patrons floristiques spatiaux que dans les patrons floristiques temporels.

En raison de l'existence de gradients environnementaux spatiaux et temporels entre forêt et prairie (notamment concernant l'intensité lumineuse et les propriétés des sols, chapitre 1), les espèces spécialistes distinguées temporellement (entre habitat ancien et habitat récent) devraient correspondre aux espèces spécialistes distinguées spatialement selon le schéma de zonation et de progression spatiale forestière (Delelis-Dusolier 1973; Vanpeene Bruhier 1998). Ainsi, par exemple, le pool d'espèces spécialistes de forêts anciennes (préférant une faible intensité lumineuse et une faible richesse en nutriments des sols) devrait partager un plus grand nombre d'espèces avec le pool d'espèces spécialistes de coeurs de forêt (ayant des conditions environnementales proches) comparativement aux autres positions le long des interfaces forêt -prairie.

Par conséquent, et selon les hypothèses précédentes, ce complément a pour objectif de vérifier l'existence d'espèces communes entre la distribution des espèces le long des interfaces forêt-prairie et la distribution temporelle des espèces entre habitats anciens et habitats récents.

Les questions posées dans ce complément sont les suivantes :

(i) Est-ce que les espèces temporellement spécialistes des habitats anciens sont également spatialement spécialistes strictes des habitats, ou est-ce que les espèces spécialistes des habitats anciens peuvent également être des espèces spécialistes transgressives des habitats ?

(ii) Parmi les espèces en dette d'extinction au sein des habitats récents, est-ce que les espèces spécialistes transgressives des habitats antérieurs, par définition mieux adaptées aux gradients environnementaux, se maintiennent plus longtemps que les espèces spécialistes strictes ?

(iii) Parmi les espèces en crédit de colonisation au sein des habitats récents, peut-on trouver des espèces spécialistes transgressives ou des espèces spécialistes de lisières, lesquelles ont généralement de bonnes capacités de colonisation ?

(iv) Est-ce que les espèces spécialistes des habitats récents sont toutes des espèces en dette d'extinction ou bien peut-il exister des espèces réellement spécialistes des habitats récents, bien que transitoires au cours de la succession ?

2. Analyses

Afin de vérifier au niveau florisitique, la présence de liens entre patrons spatiaux et patrons temporels, nous avons dans un premier temps distingué temporellement deux pools d'espèces au sein de chaque habitat (forêt ancienne *vs* forêt récente et prairie récente *vs* prairie ancienne, figure 32, mais aussi des espèces généralistes et des espèces peu fréquentes) en utilisant un indice de corrélation, le point-biserial coefficient (voir description de l'indice dans Burst et al. 2017). Dans un second temps, les pools d'espèces obtenus (espèces spécialistes de forêt ancienne, forêt récente, prairie récente et prairie ancienne) ont été croisés avec les pools identifiés spatialement le long des interfaces forêt-prairie stables dans le temps et dans l'espace (espèces spécialistes strictes de forêt, espèces spécialistes transgressives de forêt, espèces spécialistes transgressives de prairie, espèces spécialistes strictes de prairie, figure 32, mais aussi espèces spécialistes de lisière, espèces généralistes et espèces peu fréquentes) (voir Burst et al. 2017 pour la méthode d'obtention des pools).

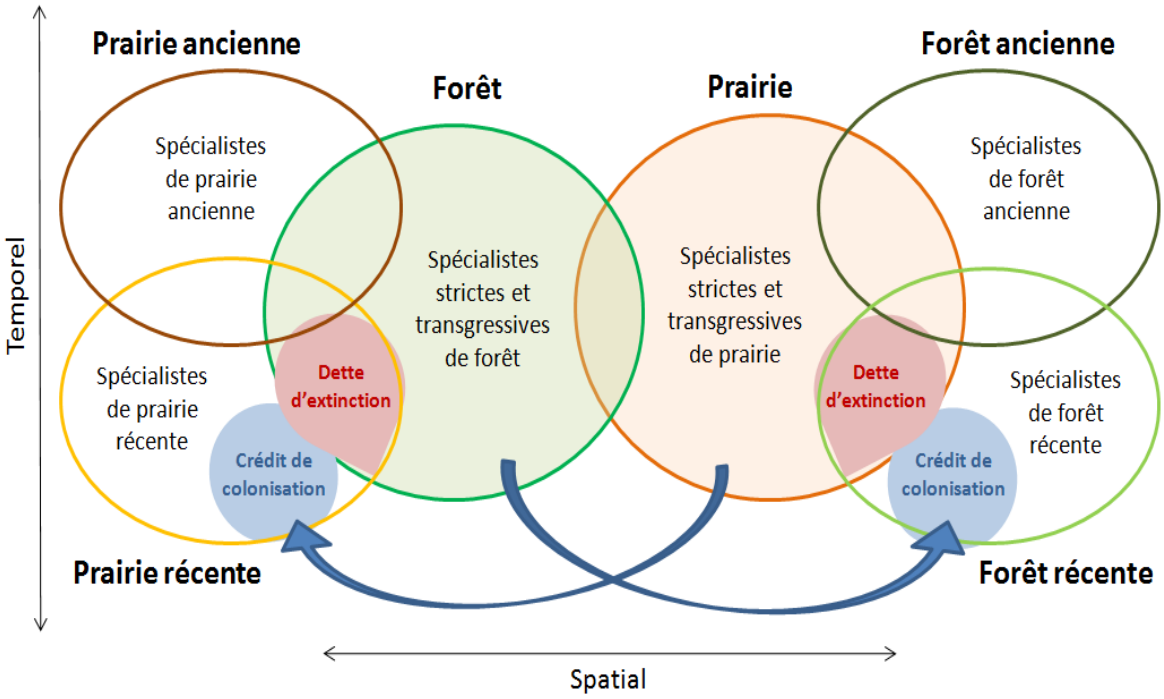


Figure 32. Croisement entree pools d'espèces temporellement spécialistes des habitats et pools d'espèces spatialement spécialistes des habitats.

En prenant les pools d'espèces spécialistes issus du croisement précédent (pools d'espèces spécialistes temporellement et spatialement), quatre pools d'espèces ont ensuite été définis d'après les préférences spatiales des espèces (spécialistes forestières strictes et transgressives d'un côté, spécialistes prairiales strictes et transgressives de l'autre), et nous ont permis d'estimer les espèces en dette d'extinction et crédit de colonisation au sein des habitats récents (Figure 32) :

(i) Dette d'extinction en forêt récente = espèces spécialistes de prairie (transgressives ou strictes) présentes au sein des forêts récentes, mais absentes des forêts anciennes.

(ii) Crédit de colonisation en forêt récente = espèces spécialistes de forêt (transgressives ou strictes) absentes des forêts récentes, mais présentes au sein des forêts anciennes.

(iii) Dette d'extinction en prairie récente = espèces spécialistes de forêt (transgressives et strictes) présentes au sein des prairies récentes, mais absentes des prairies anciennes.

(iv) Crédit de colonisation en prairie récente = espèces spécialistes de prairie (transgressives ou strictes) absentes des prairies récentes, mais présentes au sein des prairies anciennes.

Encart. Il convient toutefois de noter que ces groupements d'espèces estimés en dette d'extinction et crédit de colonisation restent subjectifs dans la définition de leur contours. Par exemple, au sein du pool d'espèces en dette d'extinction en forêt récente, il est possible d'inclure les espèces spécialistes de lisière si l'on évalue la dette d'extinction uniquement au sein des coeurs et périphéries de forêt. De la même façon, au sein de ce pool d'espèces, il est possible d'exclure les espèces spécialistes transgressives de prairie si l'on estime que les espèces transgressives ne peuvent-être considérées comme des espèces en dette d'extinction.

2. Résultats

Parmi les **espèces trouvées en forêt** (c'est-à-dire 202 espèces pour 66 relevés), nous avons identifié 16 espèces spécialistes de forêt ancienne (dont 14 étaient identifiées spatialement comme spécialistes le long des interfaces forêt-prairie, les 2 autres étant identifiées comme généralistes) et 50 espèces spécialistes de forêt récente (dont 19 étaient identifiées spatialement comme spécialistes le long des interfaces forêt-prairie, les 31 autres étant identifiées soit comme spatialement généralistes, soit comme peu fréquentes) (Annexe 1). Parmi les 33 espèces spécialistes temporellement et spatialement, toutes les espèces spécialistes de forêt ancienne étaient également spécialistes de forêt, pour moitié spécialistes strictes (7 espèces) et pour moitié spécialistes transgressives (7 espèces) (Figure 33). Au contraire, parmi les espèces spécialistes de forêt récente, bien que plus de la moitié des espèces étaient spécialistes de prairie (5 espèces spécialistes strictes et 5 espèces spécialistes transgressives), 9 autres spécialistes de lisière ou de forêt (3 espèces spécialistes de lisière, 3 spécialistes transgressives de forêt et 3 spécialistes strictes de forêt) ont également été identifiées (Figure 33).

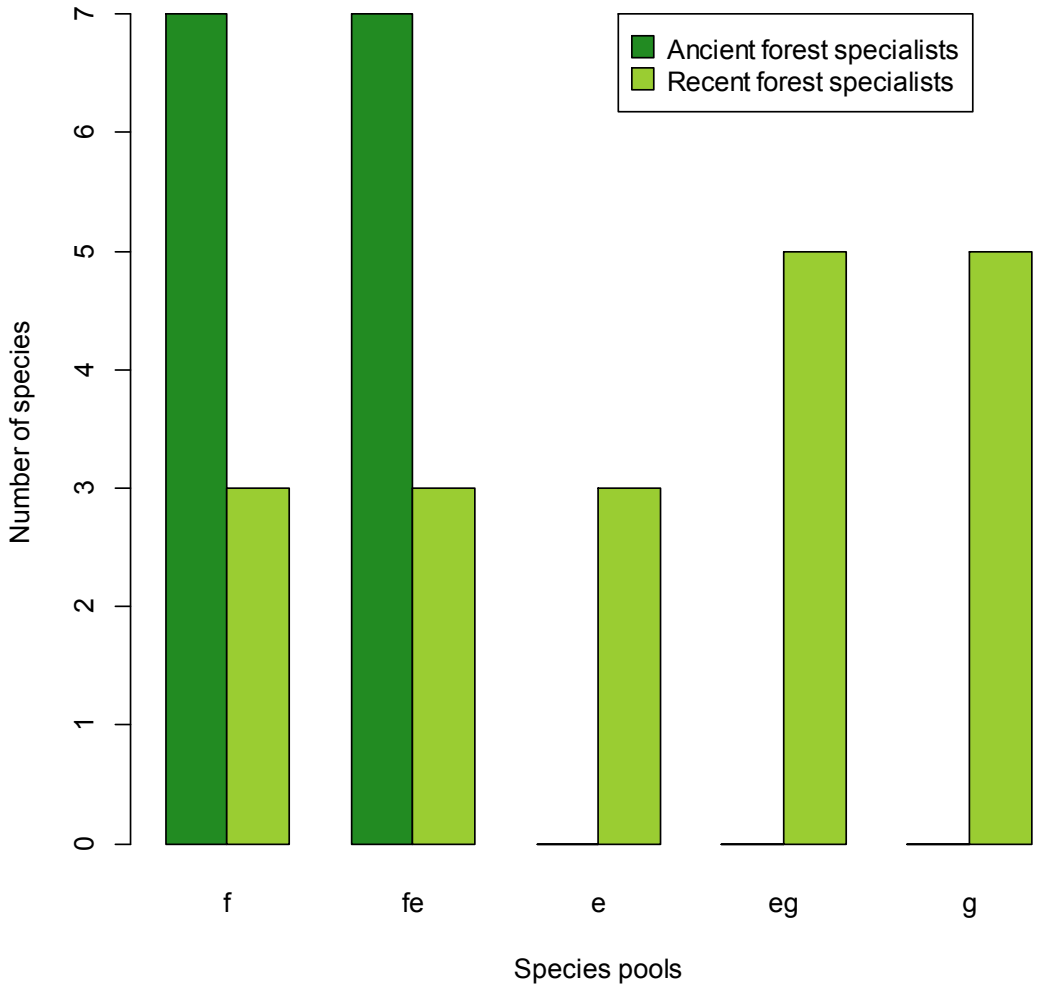


Figure 33. Distribution des espèces spécialistes de forêts anciennes (*ancient forest specialists*) et de forêts récentes (*recent forest specialists*) parmi les pools d'espèces identifiées le long des interfaces forêt-prairie. Pools d'espèces : f (espèces spécialistes strictes de forêt), fe (espèces spécialistes trangressives de forêt), e (espèces spécialistes de lisière), eg (espèces spécialistes transgressives de prairie) et g (espèces spécialistes strictes de prairie).

Parmi les **espèces trouvées en prairie** (253 espèces pour 66 relevés), nous avons identifié 12 espèces spécialistes de prairie récente (dont 6 spécialistes le long des interfaces forêt-prairie) et seulement 6 espèces spécialistes de prairie ancienne (dont 5 spécialistes le long des interfaces forêt-prairie) (Figure 34). Parmi les espèces spécialistes temporellement et spatialement, toutes les espèces spécialistes de prairie ancienne étaient des espèces spécialistes de prairie (3 espèces spécialistes strictes et 2 espèces spécialistes transgressives) (Figure 34), tandis que les espèces spécialistes de forêt récente étaient soient spécialistes de lisière (1 espèce), soit spécialistes transgressives de forêt (5 espèces).

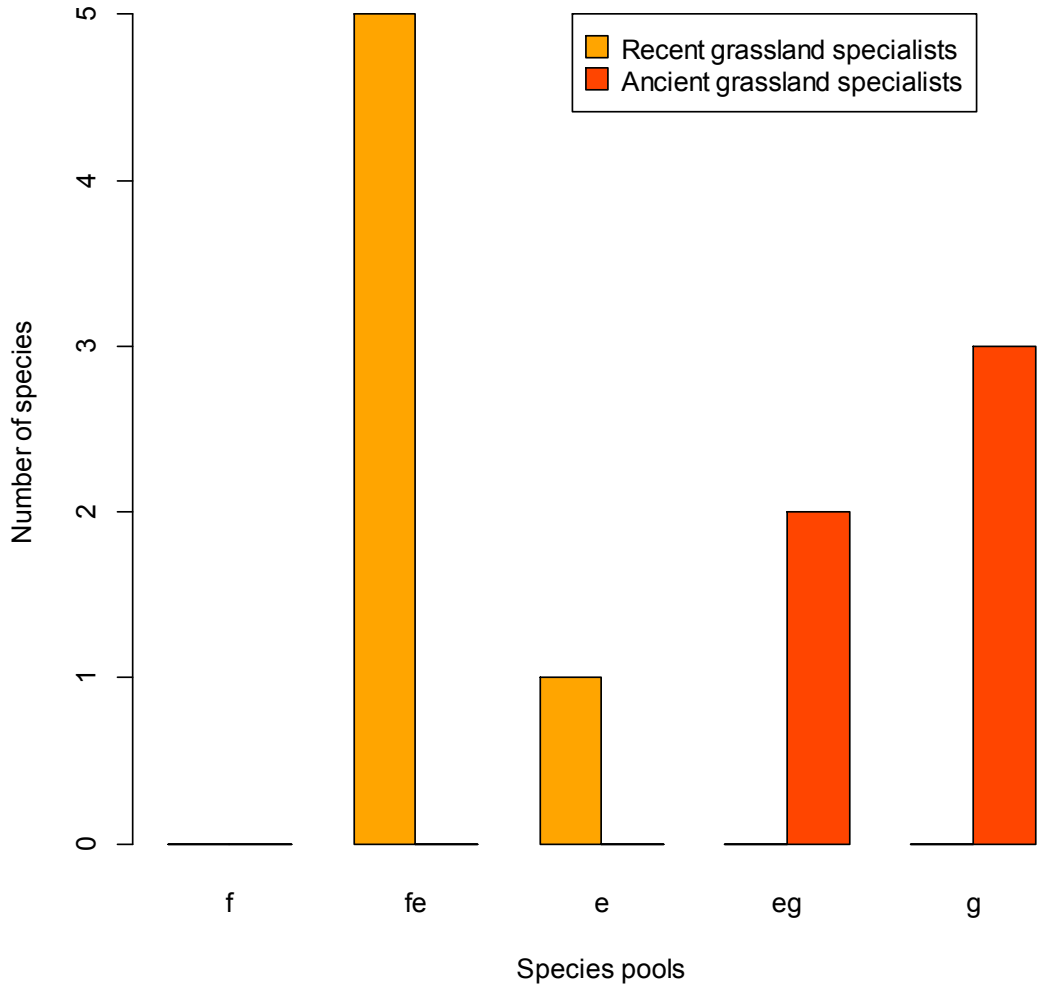


Figure 34. Distribution des espèces spécialistes de prairies récentes (*recent grassland specialists*) et de prairies anciennes (*ancient grassland specialists*) parmi les pools d'espèces identifiées le long des interfaces forêt-prairie. Pools d'espèces : f (espèces spécialistes strictes de forêt), fe (espèces spécialistes trangressives de forêt), e (espèces spécialistes de lisière), eg (espèces spécialistes transgressives de prairie) et g (espèces spécialistes strictes de prairie).

3. Discussion

Habitats anciens : des espèces fidèlent à leur habitat du coeur à la lisière

Nos résultats ont montré que les espèces spécialistes d'habitats anciens étaient pour moitié spécialistes du cœur de leur habitat et pour moitié des espèces transgressives. Par conséquent, il semblerait que les habitats anciens (forêt et prairie) possèdent des espèces propres liées à la stabilité des conditions environnementales des habitats y compris des conditions relatives aux zones de transition sous effet lisière.

Des espèces telle que le hêtre (*Fagus sylvatica*), le lamier jaune (*Lamium galeobdolon*) ou encore la primevère élevée (*Primula elatior*) font partie du pool d'**espèces spécialistes de forêts anciennes et spécialistes strictes de forê**t. Ces espèces sont en effet bien connues pour préférer la pénombre des sous-bois (Rameau et al. 1989). A côté de ces espèces, d'autres espèces telle que le charme (*Carpinus betulus*), l'anémone sylvestre (*Anemone nemorosa*) ou encore le muguet (*Convallaria majalis*) font partie du pool d'espèces spécialistes de forêts anciennes et du pool d'espèces spécialistes transgressives de forêt. Ces espèces ont en effet une autoécologie moins restrictive vis-à-vis de la lumière avec une préférence pour les conditions de demi-ombre (Rameau et al. 1989). Malgré cette plus grande tolérance vis-à-vis de la lumière, la plupart de ces espèces restent inféodées aux forêts anciennes en raison de leur faible capacité de dispersion (Hermy et al. 1999; Dupouey et al. 2002; Verheyen et al. 2003) et peuvent ainsi contribuer au crédit de colonisation au sein des forêts récentes. A l'inverse, aucune espèce à la fois spécialiste de forêt ancienne et de lisière n'a été recensée. Par conséquent, les espèces spécialistes de lisière ne semblent pas ou peu contribuer au crédit de colonisation au sein des forêts récentes.

En prairie, des espèces comme l'achillée sternutatoire (*Achillea ptarmica*), la laîche distique (*Carex disticha*) et la renoncule rampante (*Ranunculus repens*) font partie du pool d'**espèces spécialistes de prairies anciennes et spécialistes strictes de prairie**. Ces espèces plus ou moins héliophiles, semblent inféodées aux sols argileux et riches en matière organique (Julve 1998), expliquant ainsi leurs préférences pour les cœurs de prairie et notamment des prairies anciennes. Deux autres espèces, la reine-des-prés (*Filipendula ulmaria*) et le jonc aggloméré (*Juncus conglomeratus*) font partie du pool d'espèces spécialistes de prairies anciennes et spécialistes transgressives de prairie. Ces espèces présentent des préférences pour les sols argilo-limoneux, mésotrophes à acidiclines, et hydromorphes (Rameau et al. 1989). Par conséquent, comme les prairies récentes ont des sols plus limoneux, moins riches en nutriments, plus acides et vraisemblablement plus secs que les prairies anciennes, ces espèces ne devrait pas être capables de coloniser les prairies récentes et ainsi contribuer au crédit de colonisation au sein de ces prairies. A côté de cela, les espèces spécialistes de lisière, absentes du pool d'espèce de prairies anciennes, ne semblent pas contribuer au crédit de colonisation au sein des prairies récentes.

Prairies récentes : persistance uniquement d'espèces spécialistes de lisière et spécialistes transgressives de forêt

Au sein des prairies récentes, le changement soudain d'intensité lumineuse après déforestation ne semble pas permettre le maintien à long terme d'espèces spécialistes strictes de forêt. En effet, parmi les espèces spécialistes de prairies récentes, aucune espèce n'était également spécialiste stricte de forêt. Par contre, la moitié de ces espèces spécialistes de prairie récente étaient également spécialistes transgressives de forêt, dont quatre espèces spécialistes de forêt ancienne (*Anemone nemorosa*, *Carpinus betulus*, *Potentilla sterilis* et *Viola reichenbachiana*), confirmant ainsi une dette d'extinction de ces espèces au sein des prairies récentes. D'autres espèces spécialistes de prairie récente, tel que la stellaire holostée (*Stellaria holostea*) ou la

vesce des haies (*Vicia sepium*) sont également susceptibles de contribuer à la dette d'extinction, bien que nous les avions trouvées indifférentes à l'ancienneté en forêt. Par ailleurs, d'après nos résultats, aucune espèce de prairie récente n'était spatialement spécialiste stricte ou transgressive de prairie, ce qui semble démontrer l'absence d'un environnement particulier capable de faire émerger des espèces spécialistes au sein des prairies récentes.

Forêts récentes : persistance d'espèces spécialistes strictes et transgressives de prairie et présence d'espèces spécialistes strictes et transgressives de forêt

Parmi les espèces spécialistes de forêt récente, nous avons montré la présence de 10 espèces spécialistes de prairie, mais également de 3 espèces spécialistes de lisière et 6 espèces spécialistes de forêt. Par conséquent, les espèces spécialistes de forêts récentes peuvent être divisées en deux groupes : (i) des espèces spécialistes de prairie en dette d'extinction, et (ii) des espèces spécialistes de lisière et spécialistes de forêt inféodées aux conditions environnementales des forêts récentes. Parmi la dizaine d'espèces spécialistes de prairie en dette d'extinction au sein des forêts récentes, se trouvent des espèces spécialistes de prairie ancienne, tel que la renoncule rampante (*Ranunculus repens*), la reine-des-prés (*Filipendula ulmaria*) et le jonc aggloméré (*Juncus conglomeratus*), ainsi que des espèces indifférentes à l'ancienneté en prairie, comme la cardamine des prés (*Cardamine pratensis*) ou encore la lysimaque nummulaire (*Lysimachia nummularia*). Nous pouvons remarquer que toutes ces espèces affectionnent les sols humides (Rameau et al. 1989). Par conséquent, l'humidité du sol pourrait être un facteur essentiel au maintien des espèces prairiales en forêt récente. A côté des espèces en dette d'extinction, les espèces spécialistes des forêts récentes montrent une remarquable analogie avec les espèces caractéristiques de la zonation pré-forestière. En effet, parmi ces espèces se trouvent essentiellement des arbustes caractéristiques des fourrés pré-forestiers (Delelis-Dusolier 1973) comme le prunellier (*Prunus spinosa*), le cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea*) ou l'aubépine à un style (*Crataegus monogyna*), et des espèces caractéristiques des lisières fraîches (Rameau et al. 1989) comme le brachypode des bois (*Brachypodium sylvaticum*), la benoîte commune (*Geum urbanum*) ou encore le géranium herbe à Robert (*Geranium robertianum*).

Chapitre 3 (traits)

En bref

Contenu et objet(s) d'étude(s) : 1 article

- **1 article** visant à évaluer si les traits des espèces végétales (hauteur végétative, SLA, LDMC, SRL et RDMC) peuvent être utilisés comme des marqueurs de la dette d'extinction et du crédit de colonisation au sein des communautés des habitats récents. Pour cela nous avons évalué si la présence d'une dette d'extinction et/ou d'un crédit de colonisation au sein des communautés végétales pouvaient être déterminées à partir des différences de valeurs de traits trouvées entre pools d'espèces spécialistes des habitats (forêt et prairie) et ce lorsque les effets liés à l'environnement sont contrôlés.

Design d'étude :

- **42 relevés** inclus dans **7 interfaces forêt-prairie** (2 interfaces stables, 3 interfaces issues d'afforestation et 3 interfaces issues de déforestation) pour lesquelles les valeurs de traits ont été mesurées au niveau de l'individu (hauteur végétative, SLA et RDMC) ou au niveau communauté (SRL et RDMC).

Résultats marquants :

- Les **communautés végétales de forêt** ont une **SLA** et une **RDMC plus élevé**, mais une **hauteur végétative**, une **LDMC** et une **SRL plus faible** que les **communautés végétales de prairie**, ce qui reflète des compromis d'investissement des ressources entre la SLA et la LDMC au sein des feuilles et entre la SRL et la RDMC au sein des racines.

- Concernant les traits aériens (hauteur végétative, SLA et LDMC), les **espèces spécialistes de forêt** possèdent une **SLA plus élevée**, mais une **hauteur végétative plus faible que les espèces spécialistes de prairie.**

- La **hauteur végétative** permet de **marquer la dette d'extinction** des espèces spécialistes de prairie **en forêt récente**.

- La **SLA** et la **LDMC** ne semblent **pas capables de marquer la dette d'extinction et/ou le crédit de colonisation** en raison de leur **forte réponse aux variations d'environnement**, notamment d'**intensité lumineuse**. De même, la SRL et la RDMC répondant à l'intensité lumineuse et aux propriétés des sols ne sont pas capables de marquer la dette d'extinction et/ou le crédit de colonisation.

Article 3

Can the functional traits be markers of extinction debt and colonization credit in plant communities after land-use change?[1]

BURST, M., CHAUCHARD, S., DUPOUEY, J-L., AMIAUD, B.

[1] In preparation for submission to *Functional ecology*

Summary

1. In plant communities, trait values depend on both inter-specific and intra-specific variability of traits, which are mainly the result of filtration by the environmental conditions of the habitats. However, after a land-use change, there may be a time lag between environmental conditions and communities' response in terms of species composition and in terms of trait values in recent habitat communities.

2. In order to verify whether the trait values in plant communities can mark this time lag, we have measured 5 traits (vegetative height, SLA, LDMC, SRL and RDMC) within forest-grassland interfaces that are stable over time, but also in interfaces resulting from afforestation or from deforestation. Where habitats are ancient and environmental differences between habitats are controlled, differences in trait values between communities should reflect different proportions of specialist species of both habitats if these specialist species also form specific response groups in terms of trait values. On the other hand, in recent forests and in recent grasslands, an extinction debt, i.e. the persistence of species specialized to the environmental conditions of the previous habitat, or a colonization credit, i.e. the absence of specialist species of the new habitat, should also result in differences in trait values compared to the ancient forests and the ancient grasslands, respectively.

3. Our results showed that vegetative height could be a marker of extinction debt in recent forests due to a higher vegetative height of grassland specialist species compared to forest specialist species. However, the SLA and to a lesser extent the LDMC, have also shown differences, but not significantly, between ancient forests and recent forests after controlling for environmental variability. Unlike the previous three traits, the SRL and the RDMC do not mark the extinction debt, but have shown strong root-level differences between forest and grassland communities.

4. According to our findings, the proportion of species specializing in each habitat, forest or grassland, determines trait values within forest and grassland communities. However, except for the vegetative height that remains relatively stable regardless of the environment, environmental conditions and particularly differences in light intensity also affect most trait values.

Key-words

functional trait; community assembly, community weighted mean; specialist species; land-use change; extinction debt; colonization credit; plant; forest; grassland.

Introduction

According to community assembly theory (Lortie *et al.* 2004), plant communities depend on the ability of species to pass through a set of filters, which depend on more or less stochastic processes such as dispersion (Vellend *et al.* 2014), and on deterministic processes related to species tolerance to abiotic and biotic habitat conditions, commonly referred to as 'habitat filtering'. These filters exert their selective pressure on the trait values (Lavorel & Garnier 2002; Mcgill *et al.* 2006), i.e. all morphological, physiological and /or phenological characteristics allowing the individuals to colonize, to establish and to persist in a given habitat (Violle *et al.* 2007). In plant communities, trait values depend on both inter-specific and intra-specific variability of traits (Albert *et al.* 2011). Between communities, inter-specific variability is related to species turn-over, which is the result of more or less stochastic processes and habitat filtering. Contrariwise, intra-specific variability can be linked to genetic differences between populations (i.e. to different genotypes) in response to both stochastic processes and habitat filtering, or to a direct response of trait values to habitat filtering (Albert *et al.* 2011; Siefert *et al.* 2015). Differences in trait values between communities may then be due (i) to floristic differences between communities coupled with large differences in trait values among the pools of species that make up these communities (Lavorel & Garnier 2002), and (ii) to a response of trait values of species to the habitat filtering through their phenotypic plasticity (Hodge 2004; Poorter *et al.* 2012).

In terms of traits, the responses of species and plant communities to environmental constraints are relatively well known (Lavorel & Garnier 2002). Foliar traits, such as specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) are known to respond to one-dimensional axis, driven by variations in light intensity and more poorly in soil properties (Poorter *et al.* 2009, 2012). In response to low light intensity, plants tend to increase their SLA to optimize the acquisition of light resources, but reduce their LDMC due to the leaf economic spectrum (Wright *et al.* 2004). In the same way, root traits, such as specific root length (SRL) and root dry matter content (RDMC) are known to respond to more environmental constraints, including mainly soil nutrient availability, soil chemistry and soil texture (Weemstra *et al.* 2016). However, due to the wide variety of environmental constraints affecting root traits, it is hazardous to position these traits along a single axis of acquisition / conservation of resources (Weemstra *et al.* 2016). Several authors nevertheless report a root economic spectrum relative to a trade-off between SRL and RDMC (Prieto *et al.* 2015; Roumet *et al.* 2016). For other traits, such as plant vegetative height (VH), although an influence of soil properties has been shown (Jung *et al.* 2010), the main response of this trait to the environment is related to the competitive advantage provided by a higher vegetative height for access to light in case of strong inter-specific competition (Westoby *et al.* 2002).

In the forests, the ground light intensity is lower and the soils are more acidic, less nutrient-rich and less humid than in grasslands (Cadenasso, Traynor & Pickett 1997). Therefore, apart from the direct environmental influence on trait values through phenotypic plasticity, specific groups such as forest specialist species and grassland specialist species should have wide differences in trait values, i.e. form functional response groups with similar traits (Lavorel *et al.* 1997). To our knowledge, however, the assumption that the frequency of species among

habitats would correspond to functional response groups has not yet been verified to date. If this assumption was verified, floristic differences between communities, in a context of land-use change, could be traced from trait values (Lavorel & Garnier 2002). Due to the strong environmental contrast between forest and grassland and induced environmental gradients (Ries *et al.* 2004), forest-grassland interfaces are ideal for distinguishing pools of specialist species for which trait values would be more similar within the pools than between the pools. Species belonging these species pools ranging from forest specialist species to grassland specialist species should then have wide differences in trait values, regardless of their position along environmental gradients. As a result, forest communities, dominated by forest specialist species, should have higher SLA and RDMC and lower vegetative heights, SRL and RDMC than grassland communities, dominated by grassland specialist species, even under similar environmental conditions.

When habitats are stable over time, species within communities tend to be in balance with environmental conditions, reflecting mainly habitat filtering (Guisan & Zimmermann 2000). However, after a land-use change, there may be a time lag between plant communities response and environmental conditions modification in recent habitats (Jackson & Sax 2010), which is mainly linked to the extinction debt and the colonization credit (Hylander & Ehrlén 2013). For a given habitat, differences in trait values between ancient and recent habitat communities may then due to (i) floristic differences resulting to different environmental conditions, (ii) floristic differences (Burst *et al.* 2017) resulting from an extinction debt and /or colonization credit of species and /or genotypes, and (iii) a delay in phenotypic plasticity of species in relation to changes in environmental conditions. In both ancient habitats and recent habitats, it seems then possible, using trait values, to quantify effect of habitat filtering on the assemblage of plant communities (effect of environmental conditions). Moreover, it has been shown that after a land-use change, changes in floristic composition within communities should follow environmental changes (Saar *et al.* 2017), notably because of the strong relationship between traits and environment (Cornwell & Ackerly 2009). Therefore, in the presence of floristic differences between ancient and recent habitats, it should be possible, in recent habitats, to use traits as markers to detect possible non-equilibrium of plant communities composition that result to extinction debt and colonization credit, following deforestation or grassland afforestation.

To test hypotheses, we will answer the following two questions:

1. How distributed traits values within plant communities along the forest-grassland interface?

2. Are community-level trait values influenced by habitat and/or habitat history when controlling environmental effects ?

3. Can differences in trait values at the community level be due to differences in floristic composition of communities and different mean trait values between species pools ?

Materials and Methods

Study area and site selection

The study was conducted in the Lorraine regional natural park (PNRL) in north-eastern France (48°54'N, 6°03'E; 215-277 m a.s.l.). The climate is semi-continental with annual rainfall and temperature averaging 714 mm and 10°C for the period of 1981-2000, respectively. The geological substrate is mainly a clayey marl from the Oxford Clay formation in the western area and the Keuper formation in the eastern area.

The availability of ancient and recent large-scale vectorized land-use maps in the Lorraine region made it possible to preselect forest-grassland interfaces in an initial study area of nearly 2,000 km². Land-use changes were characterized by comparing the land uses of French Etat-Major maps (established between 1826 and 1831) and the current land-use map (established between 1997 and 2014) using a geographic information system (ArcGIS®, v.10.2, ESRI, France). Areas where land use had not changed since 1826-1831 were categorized as ancient, and areas where land use was different were qualified as recent. For each preselected interface, series of old aerial photographs (spaced apart up to ten years maximum between 1931 and 2014, http://www.geoportail.gouv.fr) were photo-interpreted to confirm the origin and the maintenance of forest and grassland over time.

To avoid confounding factors other than the habitat and habitat history effects, the interfaces were then selected according to several environmental criteria: homogeneity of topographic positions among interfaces (mainly thalwegs and footslopes), minimum area of both adjacent habitats (≥ 1 ha) to ensure to have a core area, linearity of the edge, no intersection by a path or stream, absence of war disturbances (e.g. trenches), and finally mature deciduous forests without recent logging and meso-hygrophilous meadow grasslands without grazing. The choice to select sites among thalwegs and footslopes was due to the nearly exclusive distribution of ancient grasslands in these topographic conditions (over 70% of the ancient grassland area in thalwegs or footslopes according to a topographic position index, Jenness, Brost & Beier 2013). Twenty-two forest-grassland interfaces were retained for our study, but seven interfaces were subjected to functional traits measurements due to the time required to acquire these data in accordance with standardized measurement protocols (Garnier *et al.* 2001; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Study design

Three types of interfaces with different habitat histories were sampled for the trait measurements: (i) stable interface, i.e. ancient forest (AF) adjacent to ancient grassland (AG) (2 sites); (ii) unstable interface from to an afforestation process, i.e. recent forest (RF) adjacent to ancient grassland (AG) (3 sites); and (iii) unstable interface from to a deforestation process, i.e. ancient forest (AF) adjacent to recent grassland (RG) (2 sites). Therefore, four habitat histories (AF, AG, RF, RG) combining two histories (ancient, recent) and two habitats (forest, grassland) were sampled. Each interface included six plots that were positioned in

each habitat at three increasing distances from the forest-grassland boundary (1m, 15m and 50m in forests and 1m, 5m and 25m in grasslands), referred to as the plot position: edge, periphery and core. Each plot had an area of 2 m x 50 m (100 m²) and was oriented parallel to the forest-grassland boundary. A total of 42 plots in the 7 forest-grassland interfaces were sampled for measurements of functional traits. For more details on the site selection and the study design, please refer to Burst *et al.* (2017).

Data collection

Floristic data

Floristic surveys were conducted from May to June 2014 and before the first mowing for all grasslands. In each plot, all ligneous species less than 1 m high and all herbaceous vascular species regardless of height were inventoried (see Burst *et al.* 2017). The abundance-dominance of all species was noted using a Braun-Blanquet-like scale and recoded for analyses using the cover percentage approximations of Tüxen & Ellenberg (van der Maarel 2007).

Trait data

The sampling and measurements necessary to obtain the values of five functional traits were performed from May to June 2015. Three aerial traits i.e. vegetative height (VH), specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) were selected because they have been recognized to describe two of the three fundamental axes of variation in plants related to resource management (SLA and LDMC) and fitness for competition (VH) (Westoby 1998). Both SLA and LDMC were measured to check the trade-off of resources management related to the leaf economic spectrum. To obtain the aerial trait values, ten mature individuals without damage from herbivory or disease were sampled by species and by plot. The vegetative height was measured directly from the collar to the extremity of the highest leaf. For the leaf traits i.e. SLA (leaf area/leaf dry mass ratio) and LDMC (leaf dry mass/leaf water-saturated mass ratio), we followed the protocol described in Garnier *et al.* (2001).

In addition, two root traits, i.e. specific root length (SRL) and root dry matter content (RDMC) were also selected. Both SRL and RDMC were measured to check the trade-off of resources management related to the root economic spectrum. To obtain the root trait values, three soil samples (0-10 cm depth, 500 cm^3) were taken from each plot using an auger (one sample at the plot centre and one at each end), which were then washed to collect the roots with sieves (up to a mesh size of 1 mm). Due to the difficulty of separating the roots between individuals and species in soil samples, both root traits were measured only at community level. For SRL (root length/root dry mass ratio) and RDMC (root dry mass/root saturated mass ratio), the roots were weighed to obtain a water-saturated mass, their surface measured, then weighed again after having been dried (72h at 60°c in an oven) to obtain a dry mass. The complementary use of root traits and foliar traits allowed us also to check the possible trade-offs of resources management between above- and belowground organs (Tilman 1990).

Environmental data

We collected two sets of environmental variables taking into account differences in light intensity and soil properties. These two sets of variables likely capture most of the habitat-related environmental influence on trait values of plant communities (Tilman 1988). The first set included six variables: the photosynthetically active radiation at ground level (PAR0), the photosynthetically active radiation above the herb cover (PAR130), the percentage of tree, shrub and herb cover and the ratio between PAR0 and PAR130 i.e. a proxy of the herb cover density. The first two variables measure the light intensity per se, while the following four variables make it possible to take into account the inter-specific competition for light. Both PAR0 and PAR130 are the average of 12 measurements taken with a Sunscan® device along each plot.

The second set included four variables: plot positions along a soil acidity gradient and along a soil fertility gradient, topographic position and soil texture defined as the soil clay content. In this second set, the first two variables correspond to the two main soil property gradients found in the 22 interfaces studied (see Burst et al. 2017b). Topographic position and soil clay content were used as proxies of soil moisture in addition to their own effects. For details on the measurements and units of soil properties (including topography), see Burst et al. (2017b).

Data analysis

Prior to our analyses, the ten aerial trait values sampled at the individual level were averaged by species and by plot. Therefore, neither trait variability between individuals nor the trait variability in individuals (Albert *et al.* 2011) have been used in this study. Community weighted means (CWMs, Garnier *et al.* 2004) were then calculated for the five traits (i.e. VH, SLA, LDMC, SRL and RDMC). For aerial traits, the mean trait values of at least eight non-woody herbaceous species were used. Due to their very different distribution within a global spectrum of form and function compared to the used species (Díaz *et al.* 2016), woody species and pteridophytes were excluded from our samples. In relation to their abundances in the communities, the species used to calculate the CWMs represent on average 63.7% of the herbaceous cover (Appendix 1), which is suitable for quantitative traits (Pakeman & Quested 2007) and especially when they have been measured on at least ten individuals (Borgy *et al.* 2017). For root traits, we directly calculated the CWMs as the mean of the trait values from the three soil samples harvested per plot. For the five selected traits and the ten environmental variables used subsequently, normality was systematically verified and log- or arcsin-transformed if necessary.

To determine whether the distribution of trait values in plant communities were influenced by habitat and habitat history, we first performed a redundancy analysis (RDA) on the five trait CWMs, which was constrained by the sampling scheme i.e. the site identity (7 levels) and the combination of the six plot positions and the two histories -ancient or recent- (12 levels). Two first linear models (LMs) with the habitat (forest, grassland) and the interaction between the habitat and the history (4 levels: AF, RF, RG and AG) as fixed effects were then used to

discriminate the scores of communities along the first two RDA axes. In order to evaluate the extent to which the environment directly influences trait CWMs, environmental covariates were then added to the two main fixed effects in the LMs. Three variables (PAR130, tree cover and herb cover) of the ten originally considered covariates have not been added to the LMs in order to limit the collinearity among the covariates. The seven other covariates (variance inflation factors < 2) were then added in three ways: (i) four variables related to soil properties (positions along the soil acidity gradient, positions along the soil nutrient gradient, topographic position and soil texture) were added to assess the residual effects of light intensity, then (ii) three variables related to light intensity (PAR0, shrub cover and PAR ratio) were added to assess the residual effects of soil properties, and finally (iii) the seven variables taken together were added to assess effects not directly related to the environmental variables tested. Sequential analyses of variance (type-I anova) were used to determine the significance of the effects of habitat and habitat history without and with all or part of the environmental covariates when present. The significance levels of differences between habitat and habitat history were then calculated by Tukey's HSD tests (p-value<0.05). In addition, the correlations between the first two RDA axes and the seven environmental variables retained as covariates in the LMs have been calculated in order to interpret the previous differences.

The same approach was used to determine whether the trait values were themselves influenced by habitat and habitat history. Four series of linear mixed models (LMMs) with each CWMs of each of the five traits as response variables, site nested in the area as a random effect, and habitat and habitat history as fixed effect were performed: no variable was added in the first series, variables related to the soil properties were added in the second series, variables related to the light intensity were added in the third series and finally all covariates were added. Sequential analyses of variance (type-I anova) were used to determine the significance of the effects of habitat and habitat history after removing the effect of environmental covariates when present. Then, as before, the significance levels of differences between habitat and habitat history were then calculated by Tukey's HSD tests (p-value<0.05).

Finally, to determine whether differences in CWMs of traits may be due to differences in mean trait values between species pools, we used six species pools identified along eight stable forest-grassland interfaces (Burst *et al.* 2017), referred as: forest specialists, transgressive forest specialists, edge specialists, transgressive grassland specialists, grassland specialists and generalists. For each species pool, the mean aerial trait values (but not the root traits only available at the community level) were calculated using all trait measurements performed from the species belonging to the relevant species pool (Appendix 2). Consequently, mean aerial trait values were weighted by the species sampling frequency, thus avoiding giving too much weight to the least representative species in each pool, and especially in species-poorer pools. For each the three aerial traits, the mean values were then compared between species pools using a LMM comprising, in order, the seven environmental covariates previously retained, species pool as a fixed effect and the site nested in the area as a random effect. The significance levels of differences between species pools were then calculated by Tukey's HSD tests (p-value<0.05).

Results

Traits in plant communities according to habitat and habitat history

The total variation explained by the first RDA axis (Figure 1) was relatively high compared to those explained by the second RDA axes (56.9% and 8.6% of the total variation, respectively). This first RDA axis showed mainly a significant separation of the plant community trait composition between forests and grasslands (Table 1) and between ancient and recent forests. Forest communities showed high CWMs for SLA and RDMC (Figure 1), but low CWMs for SRL, LDMC and VH, while the reverse was observed for grassland communities. Forest communities were found in darker environments (Table 2) with more acidic, nutrient-poor soils and slightly higher topographic positions than grassland communities. The second axis showed a separation of the plant community trait composition between recent forests and ancient grasslands (Table 1). This difference was linked to shrub cover variation (Table 2 and Appendix 3).

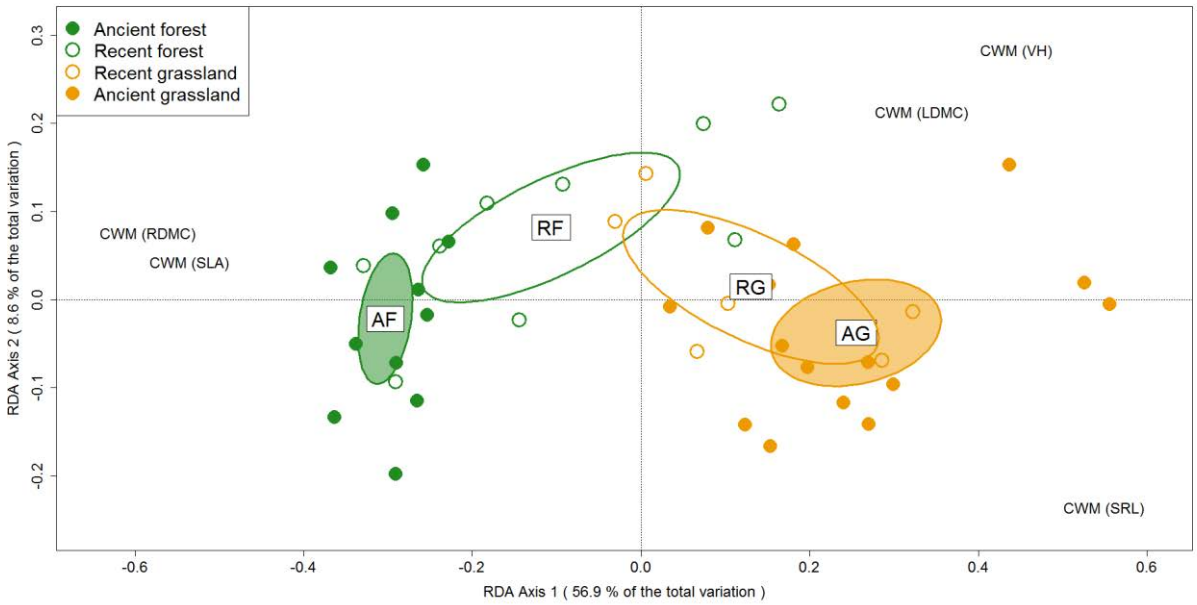


Fig. 1. RDA of the raw CWM trait values constrained by the sampling scheme i.e. site and combination of plot position and history. CWM traits : VH (vegetative height), SLA (specific leaf area), LDMC (leaf dry matter content), SRL (specific root length), RDMC (root dry matter content). Habitat history: AF (ancient forest, 12 plots), RF (recent forest, 9 plots), RG (recent grassland, 6 plots), AG (ancient grassland, 15 plots).

When we control the effects of the four variables related to soil properties, we found the same differences on the first RDA axis as in the absence of covariates in the LMs (Table1). On the contrary, no significant difference was observed on the second RDA axis. When we remove the effects of the three variables related to light intensity, we found a significant difference between ancient forests and recent forests on the first RDA axis, but we did not find any significant differences between recent forests and grasslands. Moreover, no significant difference was found on the second axis. Finally, when we jointly removed the effects of

variables related to soil properties and those related to light intensity, we found the same results as by removing only the effects of the variables related to light intensity.

Table 1. Significance of the effects of the habitat history on the first two RDA axes

	Ancient forest	Recent forest	Recent grassland	Ancient grassland
Without covariates				
RDA Axis 1	c	b	a	a
RDA Axis 2	ab	a	ab	b
With covariates related to soil properties				
RDA Axis 1	c	b	a	a
RDA Axis 2	a	a	a	a
With covariates related to light intensity				
RDA Axis 1	b	a	a	a
RDA Axis 2	a	a	a	a
With all the environmental covariates				
RDA Axis 1	b	a	a	a
RDA Axis 2	a	a	a	a

Different letters indicate significantly different average scores ($P < 0.05$) on the RDA axes, in decreasing order from 'a' to 'c'.

Table 2. Spearman's rho correlations between the first two RDA axes and environmental variables

	RDA Axis1	RDA Axis2
Variables related to light intensity		
Ground light intensity	0.76***	-0.28.
Shrub cover	-0.59***	0.48**
Herb cover density	0.51***	-0.12ns
Variables related to soil properties		
Soil acidity gradient	-0.52***	-0.07ns
Soil nutrient gradient	0.47**	-0.25ns
Topographic position	-0.42**	-0.30.
Soil texture	0.22ns	-0.09ns

*** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$, * $0.01 \leq P < 0.05$ and . $0.05 \leq P < 0.1$

Effects of habitat and habitat history on the traits at community level

In the absence of environmental covariates, the effect of habitat on trait CWMs was highly significant for VH, SLA, SRL and RDMC (Table 3), but only slightly significant for LDMC. A significant effect of habitat history was found only for vegetative height. When we remove the effects of the four variables related to soil properties, the effect of habitat remained significant only for SLA, SRL and RDMC. Moreover, the effect of habitat history on the vegetative height was no longer significant. When we remove the effects of the three variables related to light intensity, the effect of habitat remained significant only for SRL and RDMC. Unlike the previous one, the effect of habitat history on the vegetative height remained

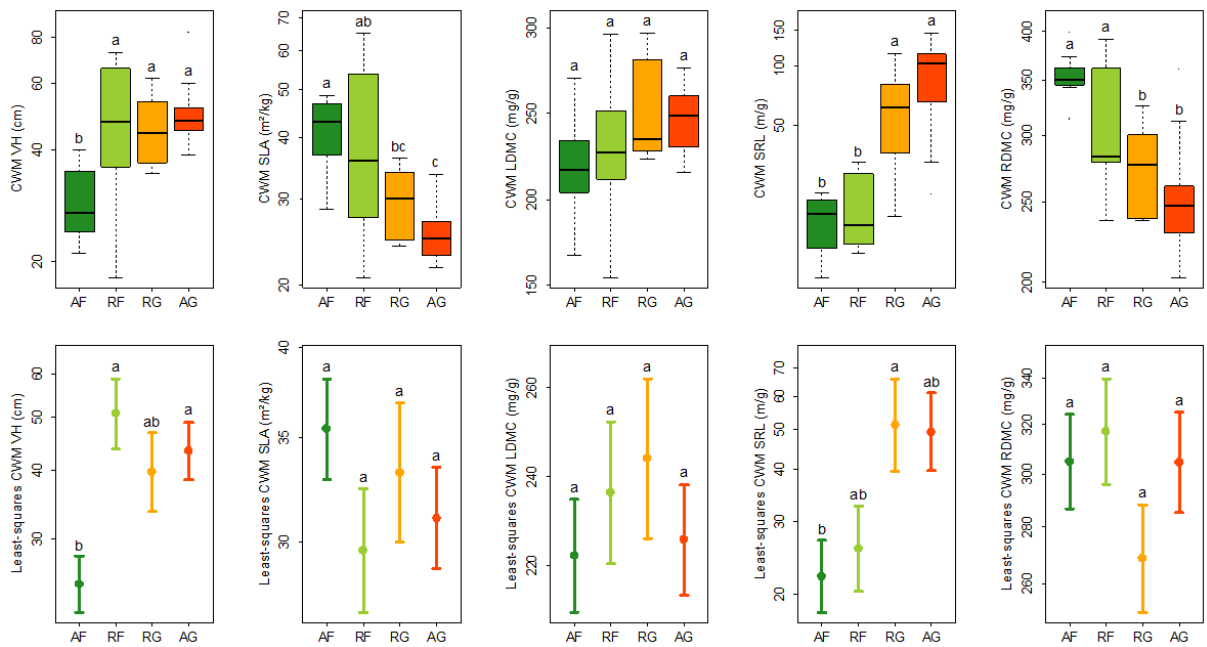
significant. Finally, when we jointly removed the effects of variables related to soil properties and those related to light intensity, the effect of habitat remained significant only for SRL. The effect of habitat history in the vegetative height remained significant.

Table 3. Significance of the effects of habitat and habitat history on the CWM trait values

	CWM (VH)	CWM (SLA)	CWM (LDMC)	CWM (SRL)	CWM (RDMC)
Without covariates					
Habitat	***	***	*	***	***
Habitat history	*	ns	ns	ns	ns
With covariates related to soil properties					
Habitat	ns	**	ns	***	***
Habitat history	.	ns	ns	ns	ns
With covariates related to light intensity					
Habitat	.	ns	ns	**	*
Habitat history	**	ns	ns	ns	ns
With all the environmental covariates					
Habitat	ns	ns	ns	**	ns
Habitat history	**	ns	ns	ns	ns

*** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$, * $0.01 \leq P < 0.05$ and . $0.05 \leq P < 0.1$

Figure 2. Raw and least-squares CWMs of trait values according to habitat history. Raw CWMs were calculated from LMMs without covariates (above) and least-squares CWMs were calculated from LMMs with all the environmental covariates (below). Habitat histories with different letters significantly differ in CWM trait values (p<0.05) according to a LMM and Tukey's HSD test. Habitat history: AF (ancient forest), RF (recent forest), RG (recent grassland), AG (ancient grassland).



For VH, CWMs in ancient forests were significantly lower than those for recent forests and grasslands (Figure 2). Concerning the least-squares CWMs (i.e. covariate-adjusted CWMs), we found the same significant differences, except between ancient forests and recent grasslands. For SLA, CWMs were significantly higher in ancient forests compared to ancient and recent grasslands. In ancient grassland, the CWMs for SLA were also significantly lower than those of recent forests. When CWMs for SLA were adjusted by the environmental covariates, we no longer found these differences. Least-squares CWMs from ancient forests remained the highest (not significant), while those from recent forests were lowest. Besides this, the least-squares CWMs for SLA of the recent grasslands remained slightly higher than those of the ancient grasslands. For LDMC, CWMs showed a reverse trend of those for SLA, with the highest CWMs in ancient grasslands, but did not show any significant differences. When CWMs for LDMC were adjusted by the environmental covariates, we found the same trend as for raw CWMs, except for relatively low least-squares CWMs in ancient grasslands. For SRL, CWMs were significantly higher in grasslands than in forests, regardless of habitat history. Despite the adjustment with the environmental covariates, we found the same differences in least-squares CWMs, but significant differences persisted only between ancient forests and recent grasslands. Finally, for RDMC, CWMs showed a reverse trend of those for SRL, which were significantly higher in forests than in grasslands, regardless the habitat history. When CWMs for RDMC were adjusted by the environmental covariates, these differences were no longer significant. In addition, the least-squares CWMs of ancient grasslands were relatively high.

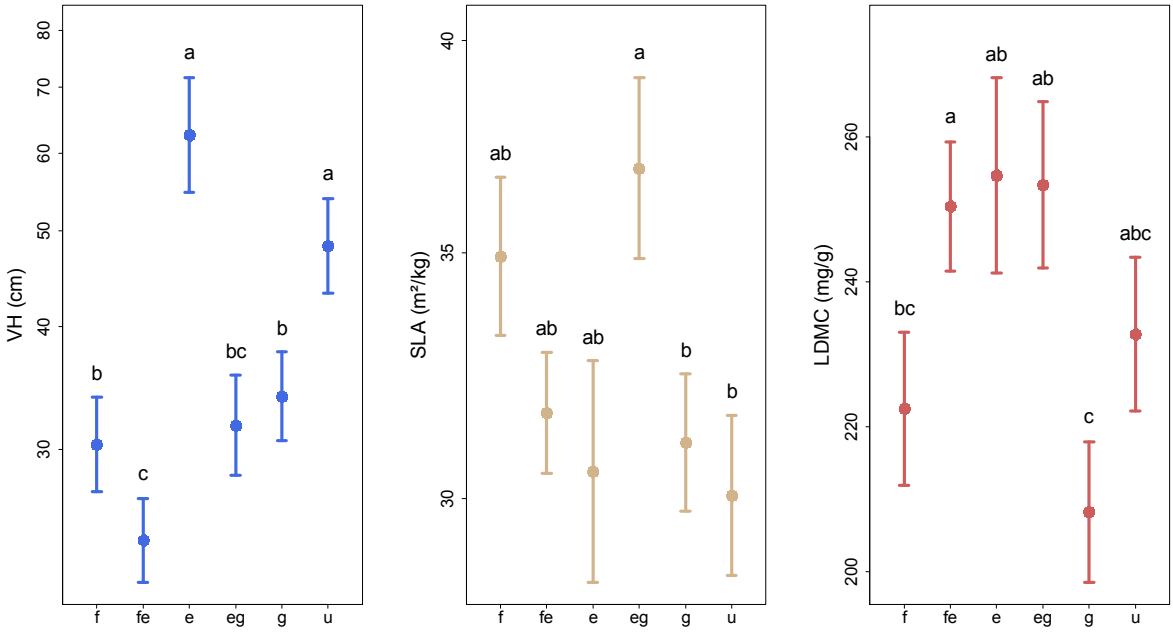
Regarding resource management strategies among communities, we found leaf and root level trade-offs between acquisition strategies (high SLA and low SRL in ancient forest versus low SLA and high SRL in ancient grassland) and conservation strategies (high LDMC and low RDMC in ancient grassland versus low LDMC and high RDMC in ancient forest) for the CWMs in both ancient habitats. On the contrary, when CWMs were adjusted by all the environmental covariates, we only observed these trade-offs in ancient forests.

Aerial trait values between species pools

For VH, least-squares mean values were significantly higher for edge specialist species and generalist species relative to other species pools (Figure 3). Conversely, the mean vegetative height of the transgressive forest specialist species was significantly lower than the other species pools, except transgressive grassland specialist species. Beside this, the mean vegetative height of forest specialist species was slightly lower (but not significantly) compared to grassland specialist species. For SLA, least-squares mean values of transgressive grassland specialist species and forest specialist species were higher than those of other species pools, but only the least-squares mean values of the first were significantly different from those of grassland specialist species and generalist species. For LDMC, least-squares mean values of transgressive forest specialist species, edge specialist species and transgressive grassland specialist species were significantly higher than those of grassland specialist species. Least-squares mean values of transgressive forest specialist species were

also significantly higher than those of forest specialist species. In addition, we observed a trade-off between SLA and LDMC within species pools, except for grassland specialist species and transgressive grassland specialist species.

Figure 3. Least-squares means of aerial trait values according the species pool. Least-squares means were calculated from LMMs with all the environmental covariates. Species pool: f (forest specialists), fe (transgressive forest specialists), e (edge specialists), eg (transgressive grassland specialists), g (grassland specialists), u (generalists).



Discussion

Leaf and root economic spectrum differs between forests and grasslands

In response to abiotic stresses (low light intensity and soil nutrient resources), ancient forest communities have shown trade-offs at the foliar (high SLA and low LDMC) and root (low SRL and high RDMC) levels, which are essential for managing the limited resources available (Aerts 1999). By intercepting the most of the light and consequently reducing the inter-specific competition for light within the undergrowth (Saar *et al.* 2012), the tree cover explains the low vegetative heights found in ancient forests. Consequently, forest specialist species, a major constituent of these ancient forest communities, have shown low vegetative height values and a foliar trade-off with a high SLA and a low LDMC, reflecting an investment to optimize the acquisition of light rather than to improve access to light. Besides this, transgressive forest specialist species have shown the lowest vegetative heights and a reverse foliar trade-off compared to strict forest specialist species. This result certainly explains the capacity of these forest transgressive species to transgress in grassland edges and sometimes even in grassland peripheries (Burst *et al.* 2017). Indeed, by reducing the ground

light intensity, grassland specialist species with high vegetative heights, especially graminoids (Michalet *et al.* 2006; Violle *et al.* 2009), facilitate the establishment of species more tolerant to stress by limiting inter-specific competition among species of low heights.

On the contrary, in ancient grasslands, abiotic stresses are low (high light intensity and soil nutrient resources). As a result, species of the ancient grassland communities, mostly grassland specialists, invest more in competitiveness-related traits, such as vegetative height (Grime 1973), thus dispensing them from investing in the SLA to optimize the acquisition of light. Indeed, we found higher vegetative heights for the grassland specialist species compared to forest specialist species, as well as a low investment in SLA for strict grassland specialist species. Conversely, transgressive grassland specialist species have shown high SLA values, which is likely explain their ability to transgress into forest edges (Burst *et al.* 2017). However, among species pools, it should be noted that grassland specialist species (both strict and transgressive) are the only ones that have not shown trade-off at foliar level. This lack of trade-off has also been found within grassland communities, both at foliar level (between SLA and LDMC), and at root level (between SRL and RDMC), but only within ancient grassland communities. Indeed, we observed higher SRL in the ancient grasslands than in recent grasslands, which probably reflect more differences in inter-specific competition for soil resources than differences in soil nutrient richness (Jones 2015). Similarly, we also observed higher RDMC within these communities, reflecting the presence of larger, longer-lived root species that are better adapted to mowing and grazing (Craine *et al.* 2001; Prieto *et al.* 2015; Poorter *et al.* 2015). This double investment at root level could be used to a better maintenance of the stature of the species in front of their high vegetative heights (Wahl & Ryser 2000). The investment of resources both in the stem and the roots then probably explains the low density of foliar tissues (LDMC) (Aerts 1999), and consequently the lack of trade-off of resources at the foliar level in favor of a more global trade-off between leaves and roots (Tilman 1990; Mccarthy & Enquist 2007).

Functional traits as markers of the link between plant communities and their environment

Within the forest-grassland interfaces, traits were mainly influenced by an increasing gradient of light intensity from ancient forests to ancient grasslands, which passes by the recent forests and the recent grasslands, and to a lesser extent, an increasing gradient of soil nutrient richness. Within these gradients, recent forest communities, and to a lesser extent recent grassland communities, have shown intermediate trait values. In recent forests, these results can be explained by trait values corresponding to those of the light intensity (i.e. a gradual response of the trait values to the slow change in light intensity), whereas conversely, the trait values have been shown to be inadequate relative to those of the soil properties. Indeed, in recent forests, soil properties were found to be more rapidly similar to those of ancient forests than trait values, thus demonstrating a time lag between the response of traits to soil properties and current soil properties after afforestation. Nevertheless, this time lag in recent forests does not appear to be due to a delay in phenotypic plasticity of the species, as the trait

composition of recent forest communities has remained similar to that of ancient forest communities both with and without control of effects related to soil properties.

When looking at individual traits, our results showed a strong response of foliar traits (SLA and LDMC) to light intensity between habitats, but also a weaker response to soil properties. Indeed, it has been shown a strong phenotypic plasticity of SLA in relation to light intensity and of LDMC in relation to both light intensity and soil nutrient richness (Poorter *et al.* 2012). Similarly, root traits (SRL and RDMC) showed a response to both light intensity and soil properties between habitats (moderate and low, respectively). Consequently, in addition to confirming an influence of soil nutrient richness on root traits, this result seems to reflect an allocation of resources between aerial traits and root traits that differ according to habitat due to differences in light intensity. The absence of a habitat effect after environmental control demonstrates a strong intra-specific response for RDMC. Conversely, the presence of a habitat effect after environmental control demonstrates a strong inter-specific response for SRL. The high SRL in grassland communities can be explained by a higher herbaceous cover than in forests, which leads to higher competition for soil resources favoring high-SRL species (Hodge 2004). Moreover, the graminoid species, more numerous in grassland, have higher SRL than the forbs (Poorter *et al.* 2015). On the contrary, low RDMC in grassland communities appear to be due to compensation by phenotypic plasticity of species in response to high SRL (Prieto *et al.* 2015). Finally, the vegetative height showed a response to light intensity and soil properties between habitats (but low and moderate, respectively).

Unlike all the previous traits, the absence of a habitat effect after environmental control suggests a compensation of inter-specific differences between ancient forests and recent forests for the SLA. Indeed, ancient forests have shown higher SLA than in grasslands, while the opposite has been observed for recent forests. Furthermore, the vegetative height also showed a response to the light intensity and soil properties between habitat histories, but only in forests. The presence of a history effect after environmental control indicates that these responses are likely due to different floristic compositions between ancient and recent forests, i.e. extinction debts and / or colonization credits.

Functional traits as markers of extinction debt and colonization credit after land-use change

In line with the results of Burst *et al.* (2017), the higher vegetative heights found in recent forests compared to ancient forests after environmental control are explained by the presence of a larger number of generalist species and the extinction debt of edge and grassland specialist species. Indeed, grassland specialist species have high vegetative heights relative to forest specialist species (Walker, Preston & Boon 2009; Auffret *et al.* 2017). By maintaining the species with the highest vegetative heights in response to scrubbing (Auffret *et al.* 2017), extinction debts can also explain the slightly higher vegetative heights found in recent forests compared to grasslands. For the other traits (SLA, LDMC, and probably SRL and RDMC), no history effect was highlighted, showing that environmental differences drive the values of most traits. Consequently, the extinction debt and the colonization credit are difficult to detect at the traits level due to the good fit between the traits and the environment.

However, although the effect of habitat history on foliar traits (SLA and LDMC) at the community level was not significant, we observed relatively large differences in these traits after environmental control between ancient and recent habitats. As shown by (Kopecký, Hédl & Szabó 2013), SLA were much lower in recent forests compared to ancient forests. Similarly to the vegetative height, these lower SLA are explained by a larger number of generalist species and an extinction debt of edge and grassland specialist species, which have low SLA relative to forest specialist species. Moreover, SLA have even been found to be lower in recent forests than in grasslands, presumably because of a larger number of generalist species. Conversely, SLA were slightly higher in recent grasslands than in ancient grasslands, which can be explained by a slight extinction debt of forest specialist species. For LDMC, values were slightly higher in recent forests compared to ancient forests. Unlike vegetative height and SLA, these only slightly higher LDMC are explained by a larger number of generalist species and the extinction debt of edge specialist species and transgressive grassland specialist species, but not by the extinction debt of grassland specialist species. Indeed, we have shown that grassland specialist species have low LDMC due to high resource investment in roots. LDMC were also higher in recent grasslands compared to ancient grasslands. This result is explained by a larger number of generalist and transgressive grassland specialist species, but also by a slight extinction debt of edge specialist and transgressive forest specialist species, which have higher LDMC.

In contrast to the extinction debt, colonization credit was low in both recent forests and recent grasslands in our study (see Burst *et al.* 2017), and therefore had little influence on these trait values.

Conclusions

Among the five traits studied, the vegetative height seems to be a reliable marker of extinction debt, but only in recent forests, i.e. in cases of afforestation. The ability of this trait to mark extinction debt is due to strong inter-specific differences in vegetative height between ancient forest communities and ancient grassland communities. SLA, and to a lesser extent LDMC, also reflect extinction debt in recent forests, but the higher intra-specific variability of these traits between forests and grasslands does not allow them to be used as reliable markers. On the contrary, root traits only show differences in floristic composition between habitats, particularly SRL. The other, slighter differences between habitat histories are due to the response of these traits to persistent environmental differences. Nevertheless, RDMC seems to mark a time lag between a rapid change in topsoil properties and its slow response to these changes in recent forests.

Acknowledgements

We are grateful to Olivier Nourrigeon who provided the vectorized map of present land use in the PNRL and to five trainees (Nina Bayer, Ismaël Houillon, Lise Ia-Laurent, Louis

Massicard and Tiphaine Roman-Amat) for their help in trait sampling and measurements. This study was partly funded by the 'Ecosystèmes Forestiers, Agroressources, Biomolécules et Alimentation' (EFABA) federative institute of sector A2F of Lorraine University through the project 'PRECOFOR'. The UMR 1137 EEF is supported by the French National Research Agency through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR-12- LABXARBRE-01).

References

Aerts, R. (1999) Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany*, **50**, 29–37.

Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G. & Violle, C. (2011) When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **13**, 217–225.

Auffret, A.G., Aggemyr, E., Plue, J. & Cousins, S.A.O. (2017) Spatial scale and specialization affect how biogeography and functional traits predict long-term patterns of community turnover. *Functional Ecology*, **31**, 436–443.

Borgy, B., Violle, C., Choler, P., Garnier, E., Kattge, J., Loranger, J., Amiaud, B., Cellier, P., Debarros, G., Denelle, P., Diquelou, S., Gachet, S., Jolivet, C., Lavorel, S., Lemauviel-Lavenant, S., Mikolajczak, A., Munoz, F., Olivier, J. & Viovy, N. (2017) Sensitivity of community-level trait–environment relationships to data representativeness: A test for functional biogeography. *Global Ecology and Biogeography* (in press).

Burst, M., Chauchard, S., Dupouey, J.-L. & Amiaud, B. (2017) Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest–grassland interface. *Journal of Vegetation Science*, **28**, 515–526.

Burst, M., Chauchard, S., Dupouey, J.-L. & Amiaud, B. (2017) Soil properties at the forest-grassland interface: influences of land use and land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment* (in prep.).

Cadenasso, M.L., Traynor, M.M. & Pickett, S.T. (1997) Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 774–782.

Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, **79**, 109–126.

Craine, J.M., Froehle, J., Tilman, D.G., Wedin, D.A. & Chapin, I., F.S. (2001) The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, **93**, 274–285.

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H.,

Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E., Chave, J., Joseph Wright, S., Sheremet'ev, S.N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M.D. & Gorné, L.D. (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature*, **529**, 167–171.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. (2001) A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, **15**, 688–695.

Grime, J.P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature, UK*, **242**, 344–347.

Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147–186.

Hodge, A. (2004) The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, **162**, 9–24.

Hylander, K. & Ehrlén, J. (2013) The mechanisms causing extinction debts. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 341–346.

Jackson, S.T. & Sax, D.F. (2010) Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 153–160.

Jenness, J., Brost, B. & Beier, P. (2013) Land Facet Corridor Designer: Extension for ArcGIS.

Jones, A. (2015) Belowground fine root productivity, traits, and trees. *New Phytologist*, **205**, 461–462.

Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly: Intraspecific variability and community assembly. *Journal of Ecology*, **98**, 1134–1140.

Kopecký, M., Hédl, R. & Szabó, P. (2013) Non-random extinctions dominate plant community changes in abandoned coppices. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 79–87.

Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 474–478.

Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.

Van der Maarel, E. (2007) Transformation of cover-abundance values for appropriate numerical treatment - Alternatives to the proposals by Podani. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 767–770.

Mccarthy, M.C. & Enquist, B.J. (2007) Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, **21**, 713–720.

Mcgill, B., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.

Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A. & Callaway, R.M. (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, **9**, 767–773.

Pakeman, R.J. & Quested, H.M. (2007) Sampling plant functional traits: what proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science*, **10**, 91–96.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. & Cornelissen, J.H.C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **61**, 167–234.

Poorter, H., Jagodzinski, A.M., Ruiz-Peinado, R., Kuyah, S., Luo, Y., Oleksyn, J., Usoltsev, V.A., Buckley, T.N., Reich, P.B. & Sack, L. (2015) How does biomass distribution change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents. *New Phytologist*, **208**, 736–749.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, **182**, 565–588.

Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P. & Mommer, L. (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, **193**, 30–50.

Prieto, I., Roumet, C., Cardinael, R., Dupraz, C., Jourdan, C., Kim, J.H., Maeght, J.L., Mao, Z., Pierret, A., Portillo, N., Roupsard, O., Thammahacksa, C. & Stokes, A. (2015) Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum (ed J Cahill). *Journal of Ecology*, **103**, 361–373.

Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J. & Sisk, T.D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 491–522.

Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K. & Stokes, A. (2016) Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, **210**, 815–826.

Saar, L., Bello, F. de, Pärtel, M. & Helm, A. (2017) Trait assembly in grasslands depends on habitat history and spatial scale. *Oecologia*, 1–12.

Saar, L., Takkis, K., Pärtel, M. & Helm, A. (2012) Which plant traits predict species loss in calcareous grasslands with extinction debt? *Diversity and Distributions*, **18**, 808–817.

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M.V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L.D.S., Fonseca, C.R., Freschet, G.T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S.W., Kichenin, E., Kraft, N.J.B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y.L., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J.M., Peltzer, D.A., Pérez-Ramos, I.M., Pillar, V.D., Prentice, H.C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B.S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M.T., Vandewalle, M. & Wardle, D.A. (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, **18**, 1406–1419.

Tilman, D. (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press. pp. 378.

Tilman, D. (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, **58**, 3–15.

Vellend, M., Srivastava, D.S., Anderson, K.M., Brown, C.D., Jankowski, J.E., Kleynhans, E.J., Kraft, N.J.B., Letaw, A.D., Macdonald, A.A.M., Maclean, J.E., Myers-Smith, I.H., Norris, A.R. & Xue, X. (2014) Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, **123**, 1420–1430.

Violle, C., Garnier, E., Lecoeur, J., Roumet, C., Podeur, C., Blanchard, A. & Navas, M.-L. (2009) Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, **160**, 747–755.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.

Wahl, S. & Ryser, P. (2000) Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist*, **148**, 459–471.

Walker, K.J., Preston, C.D. & Boon, C.R. (2009) Fifty years of change in an area of intensive agriculture: plant trait responses to habitat modification and conservation, Bedfordshire, England. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 3597–3613.

Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E.J.W., van Ruijven, J., Kuyper, T.W., Mohren, G.M.J. & Sterck, F.J. (2016) Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytologist*, **211**, 1159–1169.

Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, **199**, 213–227.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 125–159.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.

Supporting information

Appendix S1. Community-level herbaceous cover percentage of species sampled to estimate the community weighted trait means.

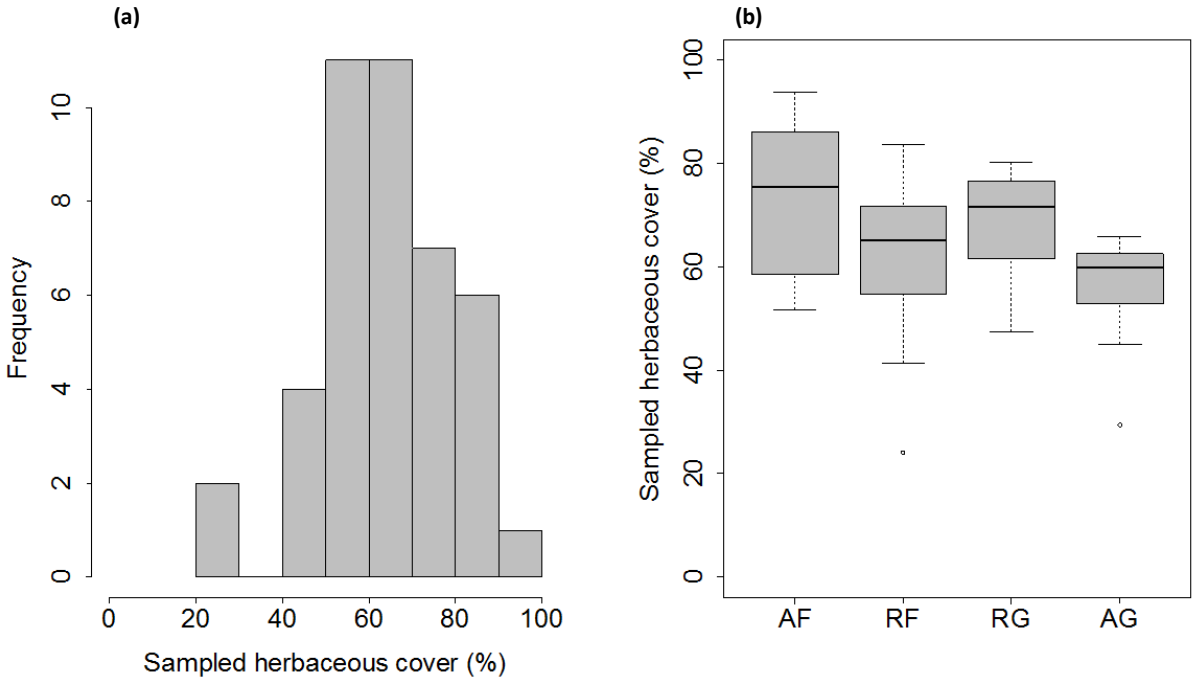
Appendix S2. Sampling of traits by species pools.

Appendix S3. Mean values of environmental variables related to light intensity by habitat history.

Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Can the functional traits be markers of extinction debt and colonization credit in plant communities after land-use change? *Functional ecology.*

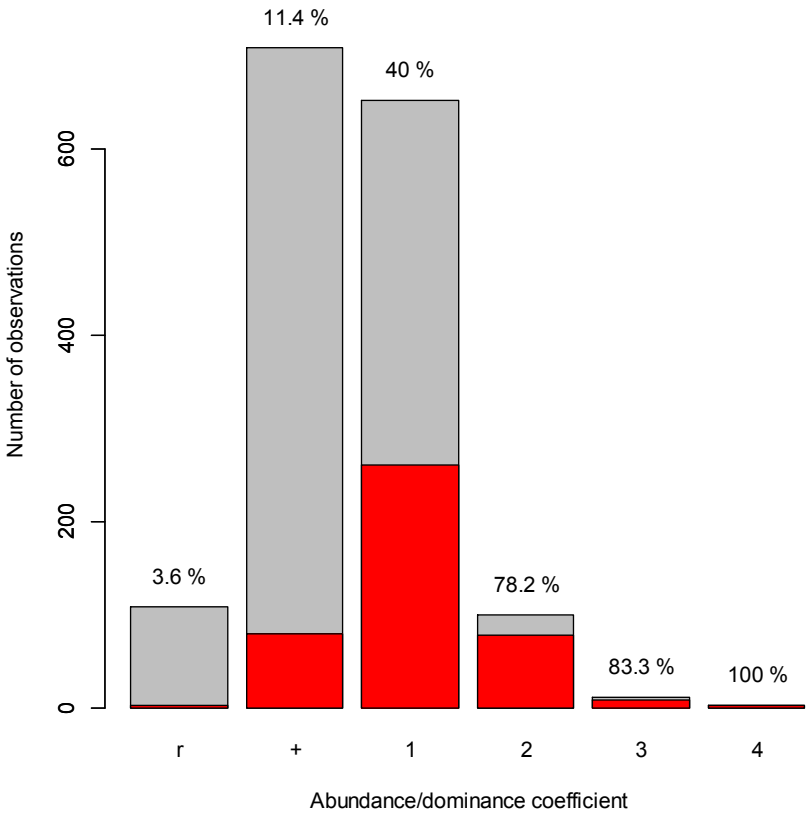
Appendix S1. Community-level herbaceous cover percentage of species sampled to estimate the community weighted trait means.

Fig. S1.1. Histogram (a) and distribution by habitat history (b) of the sampled herbaceous cover. Habitat history: AF (ancient forest), RF (recent forest), RG (recent grassland), AG (ancient grassland). Only two communities have a particularly low sampled herbaceous cover (24.2% and 29.5%) due to the absence of very abundant species, i.e. coefficients '4' and '3', and therefore a strong co-dominance between many species of coefficients '2' and '1'.



Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Can the functional traits be markers of extinction debt and colonization credit in plant communities after land-use change? *Functional ecology.*

Fig. S1.2. Distribution of species belonging to the sampled herbaceous cover (in red) and to the total herbaceous cover (in grey) according to their abundance / dominance coefficient. Percentages indicate the ratio of sampled herbaceous cover to total herbaceous cover. The '3' and '2' abundance / dominance coefficients do not reach 100% of sampled species due to choice of balancing our trait measurements among six species pools.



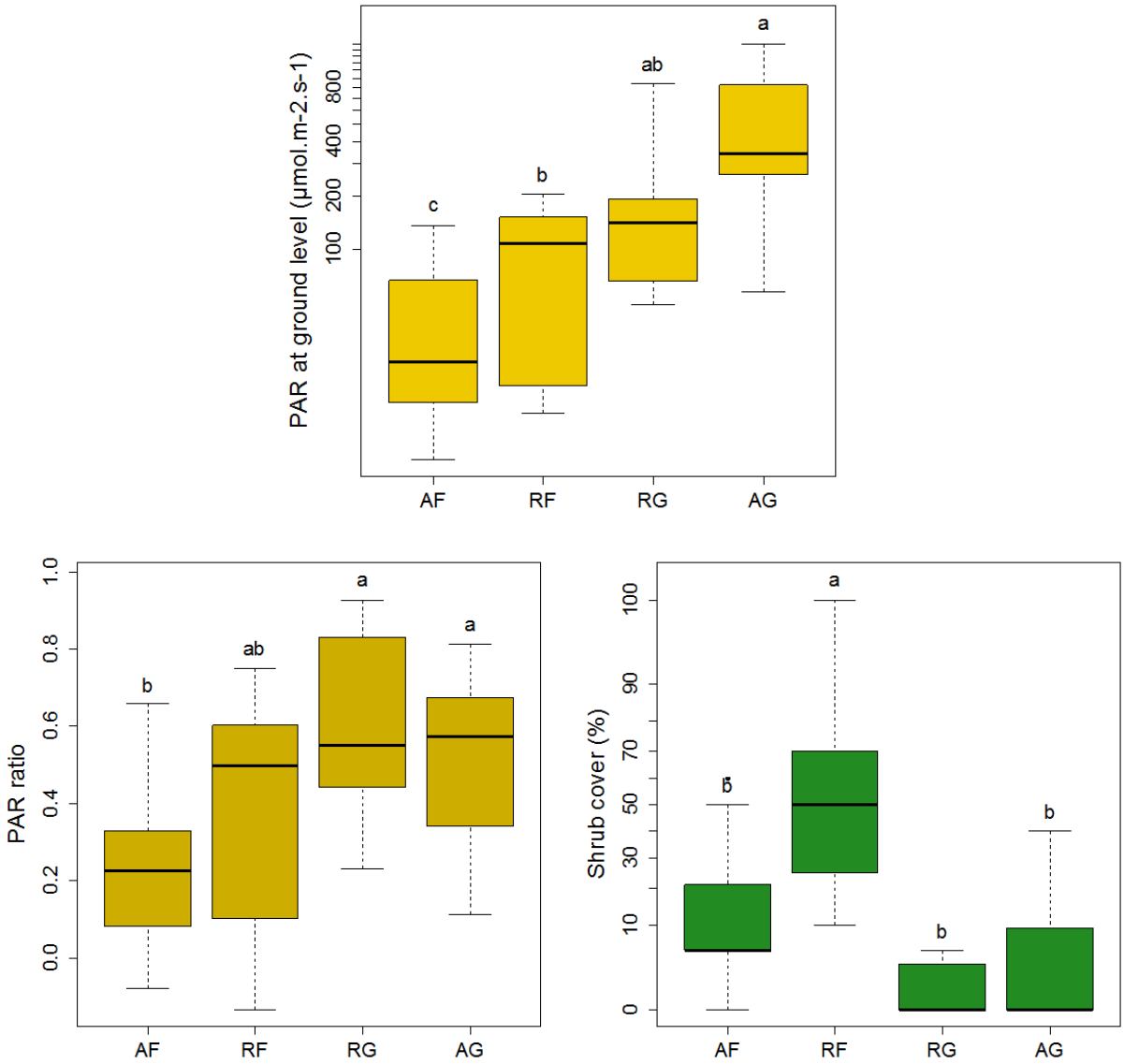
Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Can the functional traits be markers of extinction debt and colonization credit in plant communities after land-use change? *Functional ecology.*

Appendix S2. Sampling of traits by species pools.

	Species			Trait value	
	n total	n sampled	% sampled	n	% per species
Forest specialists	14	9	64.3	55	6.1
Trasnsgressive forest specialists	21	9	42.9	124	13.8
Edge specialists	8	5	62.5	21	3.2
Trasnsgressive grassland specialists	7	4	57.1	33	8.3
Grassland specialists	33	15	45.5	127	8.5
Generalists	47	16	34.0	50	3.1

Supporting information to the paper
Burst, M. et al. Can the functional traits be markers of extinction debt and colonization credit in plant communities after land-use change? *Functional ecology.*

Appendix S3. Mean values of environmental variables related to light intensity by habitat history. Photosynthetically active radiation (PAR) at ground level and shrub cover have been transformed into logarithmic scale and arcsinus square root scale respectively. Habitat history: AF (ancient forest), RF (recent forest), RG (recent grassland), AG (ancient grassland).



Discussion générale

Première partie :

Assemblage des communautés végétales aux interfaces forêt-prairie : des filtres environnementaux aux patrons de distribution des espèces

1. Propriétés environnementales des forêts et prairies : entre conditions préexistantes et conditions induites par l'habitat

Au sein des forêts et prairies, les propriétés environnementales dépendent (i) de conditions environnementales préexistantes et (ii) de l'influence des occupations du sol (habitats).

Distribuées sous forme de gradients le long des versants (Brubaker et al. 1993), certaines conditions environnementales (topographie, texture du sol,...) sont vraisemblablement à l'origine des choix ancestraux de distribution des occupations du sol au sein des territoires. En effet, d'après le concept de catena (Schimel et al. 1985; Brubaker et al. 1993), la profondeur des sols, leur richesse en nutriments, ou encore leur alimentation en eau, influencent naturellement la distribution des végétations (Solon et al. 2007) et en conséquence les choix d'occupation des sols. Entre forêts et prairies, les conditions environnementales diffèrent également en raison de formations végétales et de pratiques de gestion propres à chaque habitat. En effet, les formations végétales filtrent plus ou moins la lumière (Grime & Jeffrey 1965) et sont responsables de *plant-soil feedbacks* modifiant différemment les propriétés des sols entre forêts et prairies (Ehrenfeld et al. 2005). Les pratiques de gestion, peuvent également influencer l'intensité lumineuse, notamment par l'éclaircissement du sous-bois en forêt ou la fauche en prairie (Hale 2003; Bissels et al. 2006), mais influencent surtout les propriétés des sols en raison de la fréquente fertilisation des prairies (Haynes & Naidu 1998).

Dans cette thèse, nos résultats ont montré que les forêts anciennes se trouvent à des positions topographiques plus élevées au sein des versants et sur sols plus limoneux que les prairies. Par conséquent, au sein des plaines argileuses de la Woëvre et du Pays des Etangs, les secteurs où les pélosols sont surmontés d'un placage de limons, c'est-à-dire les secteurs où les sols sont les plus filtrants, semblent avoir été anciennement réservés aux forêts, lorsque ceux-ci n'étaient pas défrichés et cultivés. La combinaison entre topographie élevée et placages de limons rend en effet les sols moins hydromorphes (Jenny 1994), c'est-à-dire moins asphyxiant pour les essences de bois durs tel que le chêne pédonculé, le charme ou le hêtre (Siebel & Blom 1998).

Contrairement aux forêts anciennes, les prairies anciennes sont inféodées aux pélosols des thalwegs et bas de pente. Par conséquent, les remontées de nappes d'eau arrivent fréquemment en surface et sont responsables d'une hydromorphie élevée des sols, tandis que le colluvionnement à partir des pentes voisines contribue à augmenter la richesse des sols en nutriments (Schimel et al. 1985; Brubaker et al. 1993). Toutefois, même en contrôlant la topographie et la texture des sols, nos résultats ont montré une plus forte richesse en nutriments des prairies, notamment des prairies anciennes, par rapport aux forêts adjacentes. Ces résultats s'expliquent vraisemblablement par la fertilisation des prairies (Chantigny 2003), mais également par un turn-over plus rapide de la matière organique, notamment en raison de l'importante décomposition annuelle de la nécromasse racinaire au sein des prairies (Guo & Gifford 2002; Guo et al. 2007).

Par leur position topographique intermédiaire entre forêts anciennes et prairies anciennes, les prairies récentes héritent de sols plus limoneux et par conséquent moins hydromorphes que les prairies anciennes. Hors couvert forestier, l'érosion des sols est plus forte et se traduit par

une rétention plus faible de la matière organique (Binkley & Fisher 2013), en dehors des apports liés à la fertilisation. De plus, par rapport aux prairies anciennes, les remontées de nappes d'eau moins fréquentes au sein des prairies récentes limitent les teneurs en sodium des horizons de surface (Jenny 1994), mais augmentent le pH en permettant une meilleure décomposition de la matière organique (Hassink 1994; Hassink 1997).

A l'inverse, les forêts récentes sont issues de l'abandon de prairies aux sols très hydromorphes, lesquelles sont mécaniquement difficilement exploitables. En effet, ces prairies de thalwegs et bas de pentes, souvent isolées, d'exposition nord ou intra-forestières, restent très humides une grande partie de l'année, repoussant ainsi les dates de fauches (Vécrin et al. 2007). Au sein des plaines argileuses, les afforestations se font alors sur des pélosols bruts ou faiblement recouverts par les limons éoliens, c'est-à-dire des sols très peu filtrants et souvent engorgés. L'installation d'essences arborées, d'abord aulnes et frênes, puis charmes et chênes pédonculés, permet néanmoins de réduire progressivement l'hydromorphie en abaissant le niveau de la nappe d'eau (Hobbs 1993; Nosetto et al. 2005). Sur ces sols, l'installation de la forêt entraine une acidification (Glatzel 1991), au moins concernant les horizons de sol de surface. D'autre part, l'abandon de la vocation fourragère et par conséquent de la fertilisation au sein de ces sols anciennement prairiaux, entraine la chute des teneurs en carbone, azote et phosphore des sols, mais pas du potassium. En effet, en forêt récente, le potassium anciennement et fortement extrait dans les premiers centimètres de sol par l'important mat racinaire prairial, notamment par les graminées (Tilman et al. 1999), n'est dès lors plus exporté par la fauche après afforestation.

2. Effet lisière : gradients environnementaux et transgression asymétrique des espèces

Les gradients environnementaux au sein des interfaces forêt-prairie peuvent être dus soit (i) à la distribution spatiale de certaines conditions environnementales (topographie et texture du sol) le long des versants (Schimel et al. 1985; Brubaker et al. 1993), soit (ii) à l'effet des occupations du sol elles-mêmes qui peuvent induire le long de l'interface un effet lisière (Harper et al. 2005; Schmidt et al. 2017). Le long des interfaces forêt-prairie, ces gradients environnementaux déterminent alors la distribution des espèces au sein des communautés végétales et la possibilité de transgressions d'espèces entre forêts et prairies.

Topographie et texture du sol

Les gradients de topographie et de texture des sols, antérieurs aux choix anciens d'occupation du sol, sont responsables de la distribution spatiale non aléatoire des forêts et prairies actuelles (Brubaker et al. 1993) et détermine ainsi l'orientation et le sens le long des versants de la plupart des interfaces forêt-prairie au sein des plaines argileuses de la Woëvre et du Pays des étangs. Cependant, ces gradients peuvent être plus ou moins étendus et continus d'un habitat à l'autre selon l'histoire des interfaces.

Dans le cas des **interfaces stables** et des **interfaces issues de déforestation** (Figure 35), les forêts anciennes surplombent systématiquement les prairies, anciennes et récentes. Lorsque les prairies sont récentes et issues de déforestation, le gradient topographique entre forêt et prairie est très fréquemment continu, reflétant une déforestation remontant le bas de pente.

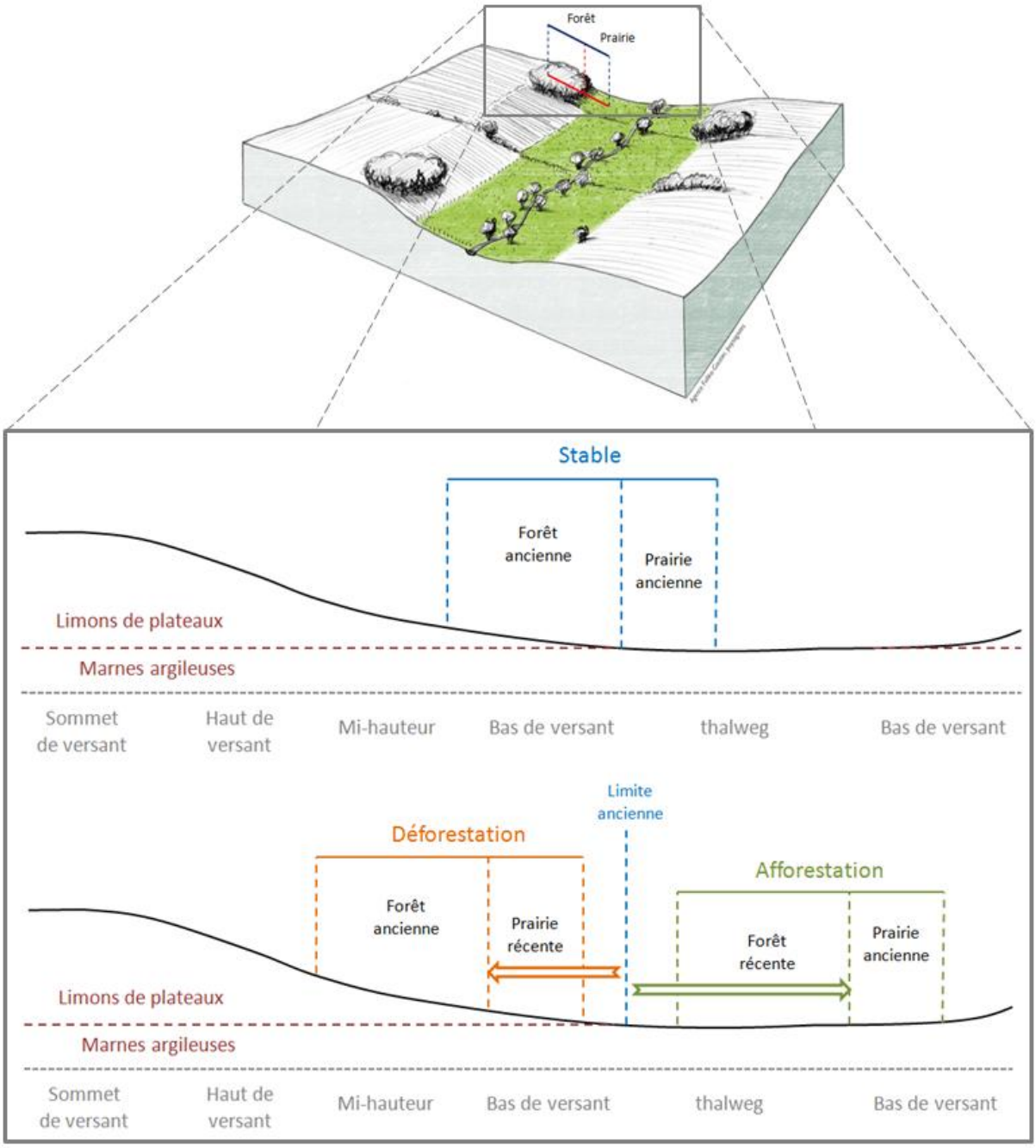


Figure 35. Distribution topographique moyenne des interfaces forêt-prairie au sein des plaines argileuses de la Woëvre et du Pays des étangs selon le type d'interface (afforestation, stable, déforestation). Illustration modifiée issue de http://vivrelespaysages.cg54.fr.

Cependant, lorsque les prairies sont anciennes, le gradient de topographie est la plupart du temps discontinu car les prairies anciennes sont situées en fond de thalwegs, c'est-à-dire dans une zone relativement plane, et par conséquent les interfaces présentent une rupture de pente au niveau des lisières (Figure 35). Par conséquent, au sein des interfaces forêt-prairie stables avec lisières anciennes, la limite forêt-prairie correspond à une rupture dans le gradient de topographie et marque souvent une transition au niveau de la texture des horizons de sol de surface (limoneux vers argileux), laquelle a vraisemblablement influencé les choix anciens d'occupation du sol (Figure 35). Dans certains cas, les gradients de topographie et de texture peuvent cependant marquer une inflexion au niveau de la limite entre forêt et prairie lorsque cette limite constitue le point le plus bas au sein de l'interface. Néanmoins, au sein des interfaces issues d'afforestation (Figure 35), le gradient topographique est parfois entièrement inversé et par conséquent continu avec des prairies anciennes surplombant des forêts récentes.

Selon l'histoire des interfaces, le sens et la continuité des gradients de topographie entre forêts et prairies peuvent alors influencer la distribution des propriétés de sols, par un effet lisière résultant du colluvionnement. Systématiquement plus basses que les forêts anciennes, les prairies présentent en effet des placages de limons plus importants en lisière, lesquels proviennent vraisemblablement du colluvionnement à partir des forêts. L'inversion du gradient topographique ou l'érosion par inondation peut ensuite limiter ce colluvionnement aux lisières et ainsi éviter sa poursuite vers les cœurs de prairies. A l'inverse, dans les **interfaces** topographiquement inversées **issues d'afforestation**, les dénivelés semblent trop faibles et anecdotiques pour entraîner un colluvionnement. D'après l'observation de nos sites d'étude, le colluvionnement ne semble globalement pas négligeable au sein du PNRL et explique vraisemblablement la présence systématique d'un fossé bordier entre forêts anciennes et prairies anciennes, soit dans toutes les interfaces forêt-prairie stables étudiées. Néanmoins, cette pratique vraisemblablement capable de stopper le colluvionnement n'est présente que dans la moitié des interfaces issues d'afforestation et de déforestation, c'est-à-dire lorsque les lisières se sont déplacées depuis 1830. Il est également possible que la présence de fossé bordier soit liée au statut de propriété des forêts (non défini ici), et par conséquent un fossé bordier serait systématiquement creusé en limite de forêt domaniale et communale et moins fréquemment creusé en limite de forêt privée.

Intensité lumineuse et propriétés chimiques du sol

Parmi les gradients environnementaux induits par les habitats, se trouvent principalement les conditions microclimatiques et les propriétés des sols. Les conditions microclimatiques, tel que l'intensité lumineuse, mais aussi la température et l'humidité de l'air, dépendent principalement de la physionomie des formations végétales, particulièrement de leur étagement vertical en strates herbacée, arbustive et arborée (Matlack 1993; Murcia 1995; Schmidt et al. 2017). Le recouvrement et la densité des strates peut faire varier l'intensité lumineuse arrivant au sein des strates inférieures, notamment au-dessus de la strate herbacée et au niveau du sol (Schmidt et al. 2017). Cependant, malgré la présence exclusive d'une strate arbustive et arborée au sein de la partie forestière des interfaces, seul un effet lisière en prairie

a été observé concernant l'intensité lumineuse (Figure 36), et cela aussi bien au-dessus de la strate herbacée qu'au niveau du sol.

Les formations végétales peuvent également influencer les propriétés des sols (Ehrenfeld et al. 2005). Comme vu précédemment, les arbres et arbustes peuvent réduire l'hydromorphie et augmenter l'acidité des sols forestiers. Cependant, malgré un couvert arboré et arbustif élevé jusqu'à la limite forêt-prairie, l'acidité du sol montre un effet lisière en forêt (Figure 36). Ce gradient d'acidité du sol, quoique faible, peut s'expliquer soit par un gradient indépendant de la présence de la forêt, comme la topographie et/ou la présence de fossés bordiers. En effet, au sein de nos interfaces, le gradient topographique est plus fort en forêt, associé à un placage de limons plus important dans les cœurs de forêt. Lorsque les limons sont épais, le lessivage des bases est plus fort, ce qui explique une acidité croissante des lisières vers les cœurs de forêt (Wang et al. 2001; Seibert et al. 2007). Toutefois, le long des interfaces forêt-prairie, au lieu d'un gradient croissant d'acidité de prairie à forêt, l'acidité du sol semble prendre une forme modale avec un pH plus élevé (sols moins acides) au sein des lisières et diminuant vers les cœurs d'habitats aussi bien en forêt qu'en prairie. Ce résultat pourrait s'expliquer par une meilleure décomposition de la matière organique au sein des lisières en raison d'un fort drainage et un faible lessivage des sols directement adjacents aux fossés bordiers. De plus, les fossés bordiers s'accompagnent souvent d'une levée de terre côté forêt, laquelle peut retenir et accumuler une partie de la matière organique et des bases échangeables provenant des cœurs de forêt par colluvionnement, favorisant ainsi le gradient d'acidité du sol en forêt.

Malgré l'influence vraisemblable du colluvionnement sur les propriétés des sols le long des interfaces, seules les prairies ont montré un effet lisière concernant la richesse en nutriments des sols (Figure 36). Dans nos résultats (premier chapitre), le contrôle des effets de la topographie et de la texture des sols nous a permis de montrer la persistance d'un fort gradient de nutriments (C, N, P notamment) allant croissant des lisières aux cœurs de prairies. Par conséquent, les formations végétales et les espèces qui les composent, mais aussi les pratiques de gestion, tel que la fertilisation, semblent être responsables de ce gradient de nutriments. Le fort enracinement superficiel (SRL élevé) observé en prairie est vraisemblablement responsable d'une importante accumulation de matière organique au sein des horizons de sol de surface et ce en raison d'une forte décomposition annuelle de la nécromasse racinaire en prairie (Burke et al. 1998; Hook & Burke 2000). Le gradient élevé de nutriments des sols observé en prairie peut alors s'expliquer par des différences de traits racinaires issues des différences floristiques significatives entre communautés de lisière, périphérie et cœur de prairie qui entrainent des niveaux d'accumulation de nutriments différents entre les positions. De plus, ce gradient élevé de nutriments des sols en prairie peut également refléter des applications de fertilisants centrées sur la zone productive de la prairie, c'est-à-dire décroissantes du cœur vers la lisière de celle-ci. A noter que l'observation de fortes teneurs en potassium uniquement en lisière de forêt en même temps qu'une quasi absence de couvert herbacée et d'espèces spécialistes de prairie, semble accréditer l'hypothèse d'un débordement de fertilisants en forêt, malgré l'éloignement des sources d'épandages.

Communautés végétales

Nos résultats ont montré de relativement forts effets lisières sur la richesse et la composition taxonomique des communautés végétales en prairie, lesquels sont quasi absents en forêt (Figure 36). Par conséquent, en réponse aux gradients environnementaux précédemment montré le long des interfaces forêt-prairie, la distribution des espèces au sein des communautés végétales semble plus filtrée par les facteurs environnementaux qui ont montré un effet lisière uniquement en prairie (intensité lumineuse et richesse en nutriments du sol), que par les autres facteurs environnementaux (acidité du sol, texture du sol ou encore topographie).

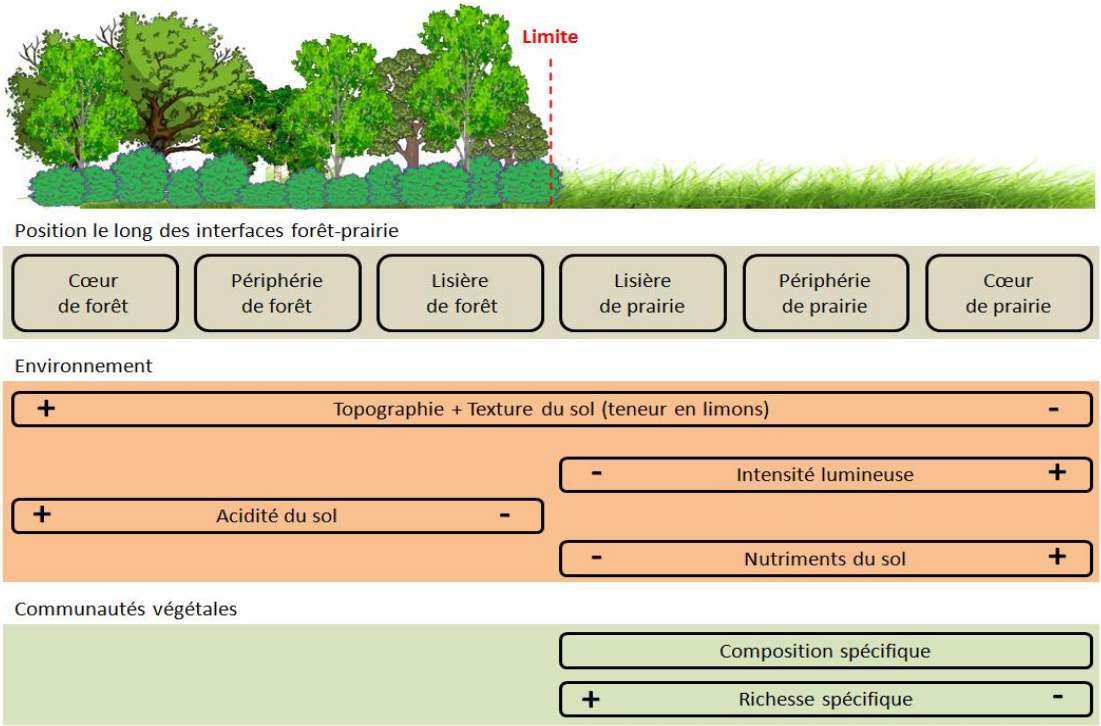


Figure 36. Principaux gradients environnementaux trouvés le long des interfaces forêt-prairie et influence sur la composition des communautés végétales.

Pour confirmer la filtration des espèces par l'environnement, nous avons montré au sein du troisième chapitre de cette thèse que les communautés forestières et prairiales, ainsi que les pools d'espèces qui les composent, se distinguent par leurs traits. Ainsi, les communautés et les espèces spécialistes de forêt ont une hauteur végétative plus faible, un plus fort investissement dans la surface foliaire spécifique (SLA) et un plus faible investissement dans la longueur racinaire spécifique (SRL) que les communautés et espèces spécialistes de prairies. La hauteur végétative et la SLA reflètent principalement une réponse aux différences d'intensité lumineuse entre forêt et prairie (Westoby et al. 2002; Poorter et al. 2009). En effet, une hauteur végétative élevée est nécessaire dans le cadre d'une compétition pour la lumière (Westoby et al. 2002), mais uniquement lorsque la compétition se joue au sein de la strate herbacée comme en prairie, et non arbustive ou arborée comme en forêt. A l'inverse, une SLA

élevée est indispensable lorsque l'intensité lumineuse est faible comme au sein du sous-bois forestier (Poorter et al. 2009). A côté de cela, la SRL reflète principalement la richesse en nutriment des sols (Ryser 2006; Weemstra et al. 2016). Dans cette thèse, aussi bien les traits aériens que souterrains permettent alors d'évaluer la réponse des espèces aux challenges d'acquisition et de gestion des ressources.

Au delà des différences de traits entre habitats et le long des gradients, au sein des habitats, les traits de vie des espèces montrent parfois des différences marquées entre pools d'espèces spécialistes strictes et pools d'espèces spécialistes transgressives. Ainsi, tandis que les espèces spécialistes transgressives de forêt ont une hauteur végétative et une SLA plus faibles que les espèces spécialistes strictes de forêt, les espèces spécialistes transgressives de prairie ont simplement une SLA plus élevée que les espèces spécialistes strictes de prairie.

Transgression asymétrique des espèces entre forêt et prairie

Deux processus peuvent favoriser la transgression des espèces entre forêts et prairies : (i) la réduction du stress environnemental (Ries et al. 2004), cas qui serait favorable à l'entrée des espèces spécialistes de prairie au sein des lisières de forêt grâce à l'entré du rayonnement incident oblique au sein du sous-bois et (ii) la diminution de la pression exercée par les espèces les plus compétitives en raison de l'augmentation du stress environnemental, cas qui est favorable à l'entrée des espèces spécialistes de forêt au sein des lisières et périphéries de prairie au détriment des espèces spécialistes de prairie lorsque l'ombrage projeté par les arbres et arbustes de la forêt adjacente est fort en prairie.

Dans le second chapitre de cette thèse, nous avons montré que parmi les espèces spécialistes de forêt, la moitié étaient des espèces transgressives capables de s'établir au sein des lisières et au-delà, tandis que seule une poignée d'espèces transgressives ont été recensées parmi les espèces spécialistes de prairie (5 espèces, soit moins de 15%).

Mis à part un faible gradient d'acidité du sol, l'absence de gradients environnementaux en forêt, notamment d'intensité lumineuse, semble responsable du faible nombre d'espèces spécialistes transgressives de prairie. En effet, peu d'espèces de milieux ouverts semblent capables d'adapter leurs valeurs de traits (notamment la SLA, chapitre 1 & 3) afin de surmonter la forte chute d'intensité lumineuse entre la lisière de prairie et la lisière de forêt. En prairie, de forts gradients environnementaux (réduction de l'intensité lumineuse et de la richesse en nutriments des sols du cœur vers la lisière) semblent au contraire responsables d'une augmentation du stress environnemental à proximité de la limite forêt-prairie. En effet, au sein des lisières et périphéries de prairie, la réduction de la pression de compétition exercée par les espèces plus compétitives en pleine lumière et sur sols riches (espèces spécialistes de prairie) est profitable aux espèces moins compétitives mais plus tolérantes aux stress environnementaux (espèces spécialistes de forêt).

Au sein du troisième chapitre, nous avons montré que les espèces spécialistes transgressives de forêt ont des attributs de traits moins favorables concernant l'accès à - et l'acquisition de la lumière (faible hauteur végétative et faible SLA, respectivement) comparées aux espèces

spécialistes de prairie (Table 7). Néanmoins, les espèces spécialistes transgressives de forêt peuvent rester compétitives au niveau du sol, car les conditions lumineuses au niveau du sol restent relativement faibles comparées aux conditions lumineuses mesurées au dessus de la strate herbacée. Au sein des lisières et périphéries de prairie, le gradient d'intensité lumineuse reste en effet relativement faible et permet la transgression d'espèces forestières en raison de l'effet lisière (ombrage projeté par la strate arborée des forêts adjacentes) (Voicu & Comeau 2006; Schmidt et al. 2017) et de surcroît en raison de la densité et de la hauteur du couvert herbacé prairial (ombrage induit par les espèces spécialistes de prairie ayant de plus grandes hauteurs végétatives) (Brougham 1958; Grime & Jeffrey 1965).

Il faut toutefois noter qu'à l'instar des espèces ligneuses, certaines espèces parmi le pool d'espèces spécialistes transgressives de forêt sont vraisemblablement restreintes aux lisières et périphéries de prairie par des perturbations récurrentes comme la fauche (Gaujour et al. 2012), dont l'intensité est décroissante du cœur vers la lisière de prairie. Par conséquent, parmi les espèces spécialistes transgressives de forêt, il conviendrait à la suite de ce travail de distinguer (i) les espèces qui sont transgressives uniquement grâce aux gradients environnementaux et (ii) les espèces potentiellement généralistes, c'est-à-dire celles contraintes uniquement par la fauche mais potentiellement capables de s'installer au cœur des prairies. Dans le cas d'une afforestation, les premières espèces attendues en prairie seraient alors les espèces uniquement contraintes par la fauche, et ces espèces faciliteraient ensuite l'installation des espèces contraintes par l'environnement (Soliveres et al. 2011).

Tableau 7. Nombre d'espèces et valeurs comparatives de traits aériens pour les pools d'espèces déterminés le long des interfaces forêt-prairie.

	Spécialistes strictes de forêt	Spécialistes transgressives de forêt	Spécialistes de lisière	Spécialistes transgressives de prairie	Spécialistes strictes de prairie
Nombre d'espèces	14	21	8	7	33
Traits					
VH	++	+	+++	++	++
SLA	+++	++	++	+++	+
LDMC	++	+++	+++	+++	+

Valeurs comparatives : '+' valeur faible, '++' valeur modérée, '+++' valeur forte.

Enfin, signalons que plusieurs études ont montré que la plasticité phénotypique de certaines espèces permet d'augmenter leur tolérance physiologique à l'égard de certains facteurs environnementaux (Agrawal 2001; Albert 2009). A la suite de cette thèse, il serait intéressant d'évaluer la plasticité phénotypique moyenne des espèces, et notamment des différents pools d'espèces, afin de déterminer si la plasticité phénotypique peut-être la clé de la transgression des espèces entre forêt et prairie.

3. Effet histoire : rémanence ou changement des conditions environnementales et leur influence sur la dette d'extinction/crédit de colonisation des espèces

Suite à un changement d'occupation du sol (afforestation, déforestation), la rémanence de certaines conditions environnementales héritées de l'habitat antérieur et/ou le changement progressif des conditions environnementales vers celles du nouvel habitat, influencent les communautés végétales actuelles (Bellemare et al. 2002; Flinn & Vellend 2005; Flinn & Marks 2007). De plus, après afforestation ou déforestation, les communautés végétales peuvent-être plus ou moins en phase avec les conditions environnementales au sein de ces habitats récents (Jackson & Sax 2010; Hylander & Ehrlén 2013). La présence d'une dette d'extinction et/ou d'un crédit de colonisation au sein des communautés végétales d'habitats récents peut alors s'expliquer (i) par la rémanence des conditions environnementales antérieures et/ou (ii) par un décalage temporel entre le changement de conditions environnementales et les événements d'extinction/colonisation des espèces au sein des communautés.

Suite à un changement d'occupation du sol, nous avons montré que même après quelques décennies, l'effacement des traces du passé est incomplet au sein des habitats (voir chapitre 1). Après afforestation ou déforestation, certaines conditions environnementales issues des habitats antérieurs subsistent à plus ou moins long terme au sein des forêts et des prairies récentes, et forment un héritage ayant des conséquences sur l'assemblage des communautés végétales (Foster et al. 2003; Bürgi et al. 2016). Par ailleurs, nous avons également montré que la persistance ou le changement des conditions environnementales ne s'opérait pas de la même manière dans les cas d'afforestation et dans les cas de déforestation.

Conditions environnementales préexistantes

Parmi les conditions environnementales étudiées dans cette thèse (intensité lumineuse et propriétés des sols) et après changement d'occupation du sol, seule la texture des sols est restée plus similaire à celle de l'habitat antérieur aussi bien en forêt récente qu'en prairie récente. Par conséquent, la texture des sols, principalement héritée de la disposition non aléatoire des occupations du sol, semble relativement peu impactée par les occupations du sol (forêt et prairie) par rapport à d'autres conditions environnementales directement induites par les habitats (intensité lumineuse, propriétés chimiques des sols, *etc*...). Néanmoins, au sein des versants, le colluvionnement peut être réduit ou accéléré selon les occupations du sol actuelles et passées (Vinnikov et al. 1996). En effet, la texture des sols (teneurs en argiles et limons) des forêts et prairies récentes qui a été trouvée intermédiaire entre celles des forêts et prairies anciennes (chapitre 1), semble confirmer un changement progressif de la texture par colluvionnement. Par conséquent, la quantification de l'influence de la topographie et de la texture des sols sur la distribution des espèces le long des interfaces forêt-prairie, quasi absente de la littérature, pourrait également permettre de mieux comprendre les différences floristiques observées entre forêt et prairie. Nos résultats ayant révélé des communautés végétales de forêts récentes et de prairies anciennes plus hygrophiles que celles des prairies

récentes et forêts anciennes (chapitre 2), un contrôle encore plus fin de la topographie, de la texture des sols et de l'humidité des sols pourrait permettre d'écarter l'influence de ces facteurs sur la distribution des espèces au sein des communautés.

Afforestation

En cas d'afforestation, nous avons montré que les forêts récentes présentent une luminosité, au niveau du sol et au-dessus de la strate herbacée, significativement plus élevée qu'au sein des forêts anciennes, tandis que les propriétés des sols changent rapidement vers des conditions relativement proches de ces dernières (Chapitre 1). Les différences d'intensité lumineuse entre forêts récentes et forêts anciennes peuvent s'expliquer par une fermeture progressive et non soudaine de la canopée arborée et un remplacement progressif des espèces pionnières par des espèces de fin de succession s'étalant sur plusieurs décennies (Chabrerie et al. 2013). En effet, la forte influence de l'intensité lumineuse sur la distribution des traits de vie des espèces (chapitre 3) confirme le rôle majeur de celle-ci sur la distribution des espèces au sein des communautés. Néanmoins, l'observation d'une dette d'extinction (chapitre 2) et d'une hauteur végétative significativement plus élevée (chapitre 3) au sein des communautés végétales de forêts récentes indiquent un décalage temporel encore présent entre communautés végétales et intensité lumineuse, lequel se traduit par des communautés végétales restées plus héliophiles au sein des forêts récentes qu'au sein des forêts anciennes (chapitre 2). Comparé aux forêts anciennes, Dzwonko (2001) a également montré une plus faible corrélation entre intensité lumineuse bio-indiquée par les plantes et mesurée au sein des forêts récentes, reflétant ainsi ce décalage.

De façon concomitante, le changement rapide des propriétés des sols au sein des forêts récentes, notamment l'acidification du sol et la diminution de la richesse en carbone, azote et phosphore, semble dû (i) au renouvellement rapide de l'humus et des horizons de sol de surface en raison d'un important apport de litière par les arbres et arbustes (von Oheimb et al. 2008), lequel est associé à l'arrêt de l'export de biomasse par la fauche; et (ii) à un arrêt de la fertilisation chimique et organique suite à l'abandon de la gestion des prairies. Toutefois, cela peut aussi signifier que la fertilisation des prairies était moins intense par le passé qu'actuellement (Flinn & Marks 2007). Face au changement rapide des propriétés des sols, les communautés de forêts récentes semblent également montrer une réponse décalée temporellement, car restées plus nitrophiles que celles des forêts anciennes. Encore une fois, Dzwonko (2001) a montré une corrélation plus faible au sein des forêts récentes comparé aux forêts anciennes entre valeurs bio-indicatrices moyennes pour la réaction du sol (R) et la richesse en nutriment des sols (N) et pH et CEC, respectivement.

Déforestation

A l'inverse, en cas de déforestation, nous avons montré que les prairies récentes étaient significativement moins riches en éléments organiques et minéraux (C, N et Na) que les prairies anciennes, tandis que l'intensité lumineuse n'était pas significativement différente même si plus élevée en prairie ancienne. En prairie récente, les traces du passé forestier

restent relativement présentes au sein des horizons superficiels du sol, mais uniquement concernant les différences de propriétés des sols non liées aux pratiques de fertilisation. En effet, tandis que les propriétés des sols fortement liées aux pratiques de fertilisation (K, P, voire le ratio C/N) ont montré des valeurs similaires entre prairies récentes et prairies anciennes, seules les propriétés des sols fortement concernées par les *plant-soil feedbacks* (C, N principalement) et celles vraisemblablement issues ou modifiées par des facteurs externes comme le battement de nappe (Na) ou la compaction du sol (densité apparente) ont gardées des différences significatives.

La plus faible richesse en carbone et azote des sols de prairies récentes par rapport aux sols de prairies anciennes, peut s'expliquer (i) par une accumulation lente et sur un laps de temps plus court de la matière organique dans ces prairies plus récentes, et (ii) par des sols naturellement plus filtrants et plus prompts au lessivage (Seibert et al. 2007) en raison de leur texture plus limoneuse que celle des prairies anciennes. En effet, au sein des sols prairiaux, la matière organique issue de la décomposition annuelle de la nécromasse racinaire s'accumule au cours des décennies (Guo & Gifford 2002; Guo et al. 2007). Néanmoins, au sein des sols de prairies récentes, l'absence de couvert forestier, ainsi que la présence d'une épaisseur de limons plus épaisse que pour les prairies anciennes, facilitent l'infiltration de l'eau au sein des horizons supérieurs (Seibert et al. 2007), limitant ainsi l'accumulation de matière organique et d'éléments minéraux. A côté de cela, l'absence de différence significative d'intensité lumineuse s'explique par le retrait soudain des strates arborées et arbustives au cours de la déforestation. Malgré des différences persistantes de richesse en nutriments des sols entre prairies récentes et prairies anciennes (texture du sol, N, Na), l'absence de différences significatives entre leurs communautés végétales, au niveau taxonomique (chapitre 2) et au niveau des valeurs de traits (chapitre 3), confirme encore une fois le rôle prépondérant de l'intensité lumineuse sur la distribution des espèces au sein des interfaces forêt-prairie.

Changement des conditions environnementales au sein des habitats et paiement de la dette d'extinction et du crédit de colonisation

Au sein des habitats récents, nous avons montré que les conditions environnementales sont souvent intermédiaires entre celles de l'habitat antérieur et celles normalement trouvées au sein de l'habitat actuel. Par conséquent, les conditions environnementales des forêts et prairies récentes peuvent être placées le long d'un gradient temporel dont les bornes minimales et maximales prennent comme références les conditions environnementales des deux habitats anciens (Figure 37). Dans les cas d'afforestation et de déforestation, lorsque les conditions environnementales d'un habitat récent sont capables de retourner naturellement vers un climax forestier, cas des forêts tempérées, ou un climax intermédiaire, cas des prairies tempérées, il pourrait être possible d'estimer l'âge approximatif d'un changement d'occupation du sol à partir des conditions environnementales des habitats.

Dans cette thèse, nous avons montré un changement progressif des principales conditions environnementales induites par les habitats au sein des interfaces forêt-prairie, à savoir l'intensité lumineuse, l'acidité du sol et les nutriments du sol. Tandis que l'intensité lumineuse

est principalement dépendante de la structure et de la densité de végétation (Naumburg & DeWald 1999), les propriétés des sols sont le résultat de l'effet combiné de rétroactions entre sols et végétations (Ehrenfeld et al. 2005) et des pratiques de fertilisation (Gaujour et al. 2012). D'après ces résultats, contrairement à l'afforestation d'anciennes cultures, où des différences environnementales et floristiques irréversibles ont été plusieurs fois rapportées (Dupouey et al. 2002; Dambrine et al. 2007), un retour des forêts récentes et prairies récentes vers des conditions environnementales proches de celles des habitats anciens semble possible lorsque ces habitats sont issus d'afforestation et de déforestation réciproque. Ainsi, au sein des forêts récentes issues de prairies et des prairies récentes issues de forêts, un remboursement de la dette d'extinction et du crédit de colonisation devrait succéder à l'évolution des conditions environnementales, selon un temps de relaxation plus ou moins long (Diamond 1972).

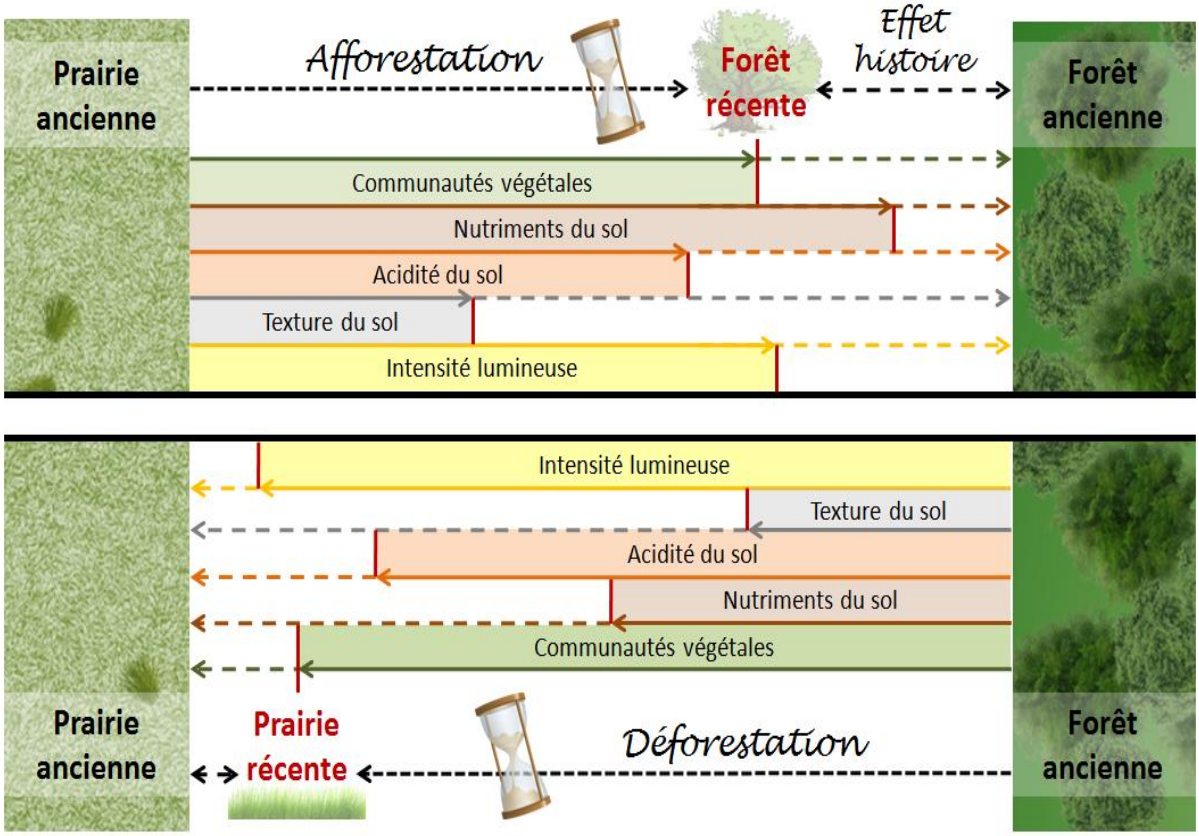


Figure 37. Changement progressif des conditions environnementales et de la composition des communautés végétales au sein des forêts récentes et des prairies récentes après afforestation (partie supérieure) et déforestation (partie inférieure). La surface en couleur des barres horizontales représente le changement effectif au sein des habitats récents et la surface restée blanche représente le changement attendu. Le changement attendu détermine la présence ou non d'un effet histoire entre habitat récent et habitat ancien.

4. Effet lisière et effet histoire : influences relatives et liens espace-temps entre forêts et prairies

Au sein des interfaces forêt-prairie, nous avons montré la présence d'un fort effet lisière sur les conditions environnementales (intensité lumineuse et richesse en nutriment des sols) et sur la composition taxonomique des communautés végétales en prairie alors que l'effet lisière est faible en forêt, mis à part concernant l'acidité du sol. A l'inverse, un fort effet histoire sur l'intensité lumineuse et sur la composition taxonomique et fonctionnelle (hauteur végétative moyenne) des communautés a été montré en forêt, tandis qu'en prairie, seules certaines propriétés des sols (notamment texture du sol, densité apparente, N, Na et C) ont montré un effet histoire quelle que soit la distance à la limite forêt-prairie. Toutefois, l'intensité lumineuse et la composition taxonomique des communautés végétales ont également montré un effet histoire en lisière de prairie, voire en périphérie de prairie.

Par conséquent, au sein des interfaces forêt-prairie, l'intensité lumineuse semble être le principal facteur responsable de la distribution des espèces au sein des communautés aussi bien le long des interfaces qu'entre habitats anciens et récents, excepté en cœur de prairie. Comme un reflet des patrons de distribution de l'intensité lumineuse le long des interfaces, la composition des communautés végétales a ainsi révélé (i) un effet histoire plus fort que l'effet lisière en forêt (Figure 38a), (ii) un effet lisière plus fort que l'effet histoire en prairie (Figure 38b) et (iii) une forte interaction entre effet lisière et effet histoire lorsque les deux habitats sont considérés ensemble (Figure 38c).

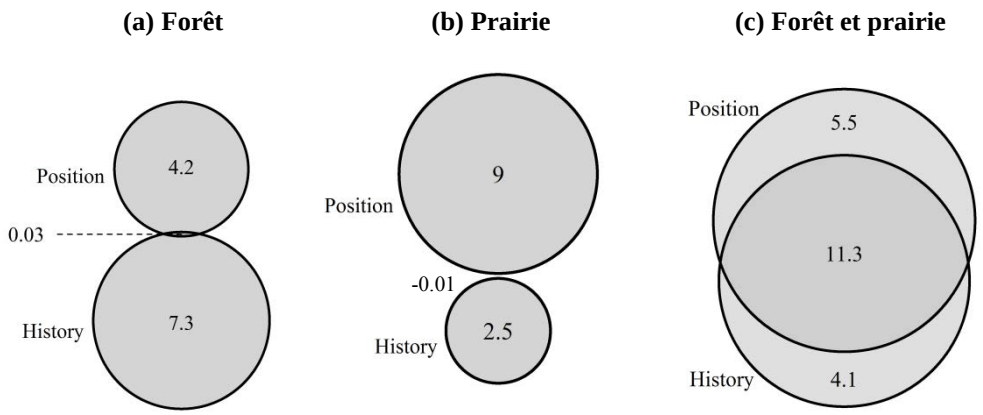


Figure 38. Partition de variance de l'effet lisière (*Position*) et de l'effet histoire (*History*) uniquement en forêt (a), uniquement en prairie (b) et le long des interfaces forêt-prairie (c).

Influence relative de l'effet lisière et de l'effet histoire en forêt

L'influence des facteurs environnementaux comme l'acidité des sols ou de l'intensité lumineuse sur la distribution des espèces végétales entre forêts anciennes et forêts récentes est bien connue (Hermy et al. 1999). Ici, le protocole de sélection des sites visant à limiter les différences de sols non induites par l'occupation du sol au sein des interfaces a réduit les différences d'acidité entre forêts anciennes et forêts récentes. Il en découle que la structure du

couvert forestier est ici déterminante pour la composition des communautés de sous-bois (Hermy et al. 1999; Naumburg & DeWald 1999). Par conséquent, suite à l'afforestation d'une prairie, l'existence d'une dette d'extinction (persistance d'espèces spécialistes de prairie) et d'un crédit de colonisation (absence d'espèces spécialistes de forêt) seraient sur nos sites d'études surtout liées à la capacité de filtration du rayonnement incident par les strates arborée et arbustive, laquelle dépend (i) de la gestion sylvicole (éclaircissement du sous-bois), (ii) de la largeur des houppiers (Naumburg & DeWald 1999), et (iii) de l'orientation, épaisseur et surface des feuilles des essences dominantes (Grime & Jeffrey 1965). En effet, les essences pionnières ou post-pionnières caractéristiques des forêts récentes, tel que l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*), le peuplier tremble (*Populus tremula*) ou encore le frêne (*Fraxinus excelsior*), sont en général moins couvrantes et par conséquent moins filtrantes pour la lumière que les espèces post-pionnières et dryades de forêts anciennes, tel que le chêne pédondulé (*Quercus robur*), le charme (*Carpinus betulus*) ou le hêtre (*Fagus sylvatica*). Cependant, de nombreuses études ont également montré un effet lisière a priori indépendant des processus d'afforestation sur l'intensité lumineuse (Brothers & Spingarn 1992; Matlack 1993; Young & Mitchell 1994; Marchand & Houle 2006) et sur la réponse des espèces à la lumière en forêt (Honnay, Verheyen, et al. 2002; Bergès et al. 2013). Bien que Bergès et al. (2016) aient montré que ces effets lisières sont accentués par les processus d'afforestation, ils sont susceptibles, à travers la présence d'un gradient d'intensité lumineuse, d'influencer fortement les communautés végétales en forêt et de prendre le pas sur les effets liés à l'afforestation (effet histoire). Au sein des forêts étudiées, la présence d'un effet histoire relativement fort par rapport à l'effet lisière peut néanmoins s'expliquer par le choix d'un type unique d'interfaces forêt-prairie anthropogéniques, sans végétation intercalaire et structurées verticalement (voir Méthodologie générale), lesquelles ne laissent que peu entrer le rayonnement incident oblique au sein des lisières forestières (Cadenasso et al. 2003) et diminuant ainsi d'autant l'effet lisière.

Influence relative de l'effet lisière et de l'effet histoire en prairie

Au sein des prairies, de nombreux facteurs environnementaux sont connus pour influencer la diversité des communautés végétales comme la fauche, le pâturage ou encore la fertilisation (Gaujour et al. 2012). Parmi les prairies étudiées dans cette thèse, n'ont été retenues que des prairies de fauche, au sein desquelles les principaux facteurs environnementaux capables d'influencer la distribution des espèces sont l'humidité et la richesse en nutriments des sols (Cornwell & Grubb 2003). Cependant, en raison de la proximité aux forêts, des facteurs paysagers tel que l'ombrage des arbres sur une partie des parcelles de prairies peuvent être responsable d'un effet lisière sur la composition des communautés végétales (Gaujour et al. 2012). En effet, au sein des interfaces forêt-prairie, nous avons montré la présence d'un effet lisière en prairie bien plus élevé que l'effet histoire (chapitre 2) grâce notamment à la présence d'un fort gradient d'intensité lumineuse entre lisière et cœur de prairie, alors que la différence d'intensité lumineuse était plus faible entre prairies anciennes et prairies récentes. De plus, la différence d'intensité lumineuse entre prairies anciennes et prairies récentes était exclusivement présente au sein des lisières et périphéries de prairie en raison d'un ombrage

plus élevé en cas de déforestation. L'absence totale d'effet histoire au sein des cœurs de prairie semble démontrer la plus faible influence des autres gradients environnementaux sur la distribution des espèces au sein des communautés végétales prairiales. En effet, la composition floristique des communautés entre cœurs de prairies anciennes et cœurs de prairies récentes était quasi similaire malgré les différences de richesse en nutriments des sols. Au cœur des parcelles de prairie, les pratiques de gestion comme la fréquence de fauche semblent alors homogénéiser la composition floristique au sein des communautés (Bissels et al. 2006). A côté de cela, l'influence majeure de l'intensité lumineuse sur la transgression des espèces forestières en prairie semble confirmée par les différences de hauteur végétative entre espèces spécialistes strictes et transgressives de forêt.

Liens entre patrons spatiaux et patrons temporels entre forêts et prairies

Entre forêts et prairies, nous avons montré des gradients spatiaux et des gradients temporels aussi bien environnementaux (chapitre 1) que floristiques (chapitre 2). De ce fait, malgré la transition brusque de physionomie et de structure des formations végétales entre forêt et prairie au sein des interfaces anthropogéniques contraintes par la fauche, les effets lisières permettent la présence de conditions environnementales et floristiques proches de celles des manteaux arbustifs en lisière de forêt et proches des ourlets herbacées en lisière de prairie, lesquels sont observés uniquement au sein des interfaces décontraintes (Vanpeene Bruhier 1998). De plus, ces conditions environnementales et floristiques se rapprochent de celles des stades intermédiaires de succession végétale telles que la fruticée en lisière de forêt et la friche herbacée en lisière de prairie. Nous pouvons alors proposer un tableau montrant les liens floristiques entre les habitats s'étalant spatialement d'après la zonation préforestière (forêt, lisière de forêt ou manteau arbustif, lisière de prairie ou ourlet herbacé, prairie ancienne) et ceux se succédant temporellement après afforestation (prairie ancienne, friche arbustive, fruticée, forêt récente, forêt ancienne) et après déforestation (forêt ancienne, coupe forestière, friche herbacée, prairie récente, prairie ancienne) (Figure 39).

De tels liens entre patrons spatiaux et patrons temporels s'expliquent notamment par le remplacement progressif des espèces spécialistes d'un habitat par les espèces spécialistes de l'autre habitat au cours de la succession végétale, tout comme les espèces spécialistes de forêt et de prairie se remplacent graduellement le long des interfaces stables. Ainsi, de prairie à forêt le long d'une interface stable dans le temps, et de prairie ancienne à une forêt ancienne dans la succession suivant une afforestation, la proportion d'espèces spécialistes de prairie au sein des communautés végétales diminue progressivement tandis que la proportion d'espèces spécialistes de forêt augmente (Figure 39). Au contraire, de forêt à prairie le long d'une interface stable dans le temps et de forêt ancienne à prairie ancienne dans la succession suivant une déforestation, la proportion d'espèces spécialistes de prairie au sein des communautés végétales augmente progressivement, tandis que la proportion d'espèces spécialistes de forêt diminue (Figure 39).

Au cours des second et troisième chapitres de cette thèse, nos résultats ont montré qu'après déforestation, les espèces spécialistes strictes de forêt disparaissaient les premières

(complément chapitre 2), et cela en raison de valeurs de traits inadaptées (notamment un investissement élevé dans la SLA) aux conditions environnementales des prairies (intensité lumineuse élevée et richesse en nutriment du sol). Au contraire, les valeurs de traits des espèces spécialistes transgressives de forêt, plus proches de celles des espèces spécialistes de prairie (chapitre 3), leur permettent un sursis. De même, en forêt récente, la majorité des espèces spécialistes transgressives de prairie participent à la dette d'extinction, alors qu'une faible proportion d'espèces spécialistes strictes de prairie est capable de se maintenir.

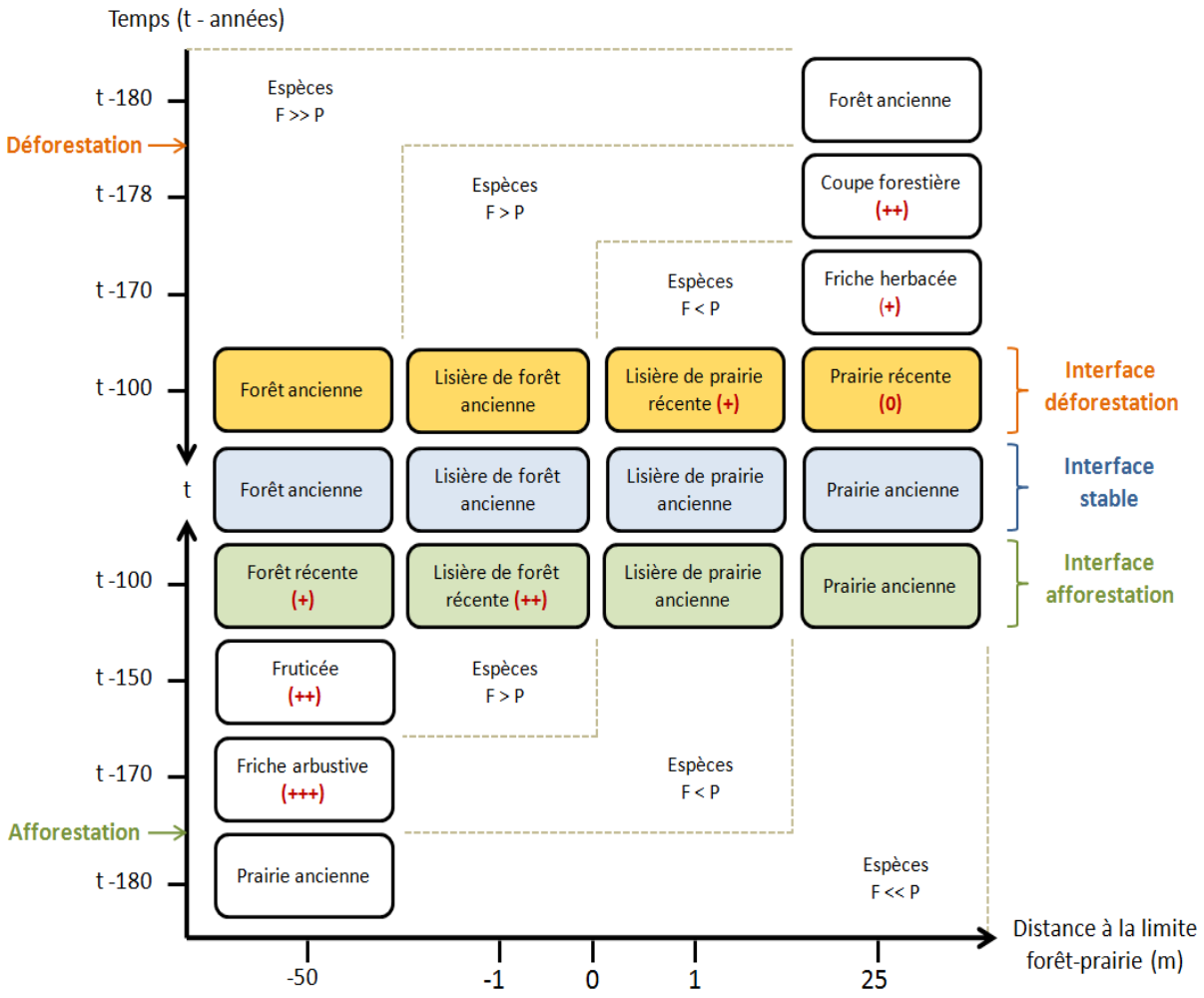


Figure 39. Liens spatiaux et temporels entre végétations au niveau de la strate herbacée le long trois types d'interfaces forêt-prairie (stables dans le temps, issues d'afforestation ou issues de déforestation). Les échelles de temps indiqués sont arbitraires, mais représentatives des temps observés et/ou relevés dans la littérature. La dette d'extinction/crédit de colonisation est indiquée au sein des habitats récents avec les symboles (+++), (++) et (+) et (0) équivalent à une présence forte, modérée, faible et quasi nulle, respectivement. Pour chaque habitat, la proportion relative d'espèces spécialistes de forêt (F) par rapport aux spécialistes de prairie (P) est donnée par les symboles '>>', '>', '<' et '<<' correspondant à une proportion 'très supérieure', 'supérieure', 'inférieure' et 'très inférieure', respectivement.

Même après plusieurs décennies, la transition environnementale et floristique reste alors le plus souvent incomplète. En effet, les forêts récentes, mais aussi les lisières de prairies récentes, ont montré une rémanence des conditions environnementales antérieures, ainsi qu'une dette d'extinction et un crédit de colonisation. La dette d'extinction des espèces spécialistes de prairie est même responsable d'une hauteur végétative plus élevée au sein des forêts récentes (chapitre 3). La dette d'extinction et le crédit de colonisation au sein des forêts récentes rapprochent alors floristiquement et fonctionnellement les forêts récentes des lisières anciennes (Figure 39), pouvant ainsi faire croire à des effets lisières sur de longues distances après afforestation (Pellissier et al. 2013; Bergès et al. 2013; Bergès et al. 2015). A l'inverse, en prairie récente, seules les lisières de prairie ont montré une dette d'extinction (Figure 39), les rapprochant floristiquement des lisières de forêt. De par la dette d'extinction et le crédit de colonisation des espèces, nos résultats ont ainsi montré que les communautés végétales des lisières de forêts issues d'afforestation et des lisières de prairies issues de déforestation étaient très proches en terme de composition floristique (chapitre 2), alors que ces communautés étaient floristiquement très différentes lorsque les habitats étaient anciens. Par conséquent, nous pouvons en conclure que la dette d'extinction et le crédit de colonisation restent plus élevées au sein des lisières d'habitats récents, notamment au sein des lisières de prairies récentes, en raison d'une interaction positive entre effet histoire et effet lisière.

Deuxième partie :

Distribution des espèces au sein des interfaces forêt-prairie et interaction entre effet lisière et effet histoire : quels enseignements ?

1. Les lisières des interfaces forêt-prairie : un refuge pour la biodiversité végétale ?

Les communautés végétales de lisières : principalement un mélange d'espèces spécialistes transgressives, parfois suppléé d'espèces en dette d'extinction

Au sein des interfaces forêt-prairie, lorsque les interfaces sont stables dans le temps, nous avons montré que les lisières hébergent un mélange d'espèces spécialistes des habitats (forêt et prairie), mais uniquement des espèces spécialistes transgressives. Dans ces interfaces stables, un certain nombre d'espèces spécialistes strictes des habitats, exclues des lisières, semblent au contraire défavorisées par les gradients environnementaux engendrés par l'effet lisière. Comme dans d'autres études (Lloyd et al. 2000; Ries & Sisk 2010), peu d'espèces spécialistes de lisière ont été trouvées, confirmant ainsi la quasi absence de conditions environnementales et de ressources propres aux lisières, mais confortant la présence de conditions environnementales intermédiaires issues des gradients entre habitats (Ries et al. 2004; Schmidt et al. 2017). Néanmoins, les interfaces forêt-prairie anthropogéniques peuvent être dynamiques (Vanpeene Bruhier 1998), et en conséquence la plupart des lisières actuelles sont issues de déplacements ayant eu lieu par le passé (Pellissier et al. 2013; Bergès et al. 2016), notamment au cours des dernières décennies. Au sein des habitats récents, tandis que les espèces spécialistes des habitats antérieurs déclinent, les espèces généralistes augmentent (McKinney & Lockwood 1999), et par conséquent la richesse spécifique reste très similaire (Fischer & Stöcklin 1997). Toutefois, lorsque la dette d'extinction est forte, la richesse spécifique est alors plus élevée (Kuussaari et al. 2009). Nous avons en effet montré que les lisières récentes, issues de déplacement après 1830, hébergent un plus grand nombre d'espèces spécialistes des habitats ayant régressés, non seulement des espèces spécialistes transgressives mais aussi des espèces spécialistes strictes en dette d'extinction. D'après nos résultats, cela est surtout vrai en forêt récente avec la présence d'une dette d'extinction d'espèces spécialistes de prairie quelle que soit la distance à la lisière. Néanmoins, cela est aussi vrai en lisière de prairie récente, grâce à un fort effet lisière permettant le maintien à plus long terme des espèces spécialistes de forêt à proximité de la limite forêt-prairie. Les lisières de prairies récentes possèdent alors la plus forte richesse spécifique trouvée au sein des interfaces forêt-prairie (jusqu'à 79 espèces pour 100 m², d'après nos résultats). Au sein de ces lisières, la coexistence d'espèces inféodées à des habitats aussi contrastés que les forêts et prairies est alors autant due (i) aux patrons spatiaux de distribution des espèces induit par les effets lisières, notamment la transgression d'espèces spécialistes de forêt, qu' (ii) aux patrons temporels de distribution des espèces résultants des successions végétales régressives, telle que la persistance d'espèces en dette d'extinction.

Impacts de l'afforestation et de la déforestation sur la biodiversité végétale et possibilités de restauration des habitats et des espèces

En cas de **déforestation** ou d'**afforestation**, le plus souvent seule une partie et non la totalité d'un habitat est sujette à régression. La régression des forêts se fait alors en marge de massifs forestiers anciens, tandis que la régression des prairies se fait par l'abandon de tout ou partie d'une ou plusieurs parcelles de prairies au sein d'un ensemble prairial plus important. Dans les

deux cas, les espèces spécialistes des habitats ne sont pas forcément menacées à l'échelle du paysage, mais parfois uniquement localement.

Toutefois, même si les surfaces de **forêts** ont globalement progressé en France depuis 1830, de petits massifs forestiers anciens ont pu et peuvent encore aujourd'hui subir une **déforestation** de l'ensemble de leur surface. D'après nos résultats, en cas de déforestation de l'ensemble de la surface d'un patch de forêt, le maintien des espèces spécialistes de forêt ne peut plus être assuré au sein des prairies et notamment en raison de l'absence de forêts adjacentes à ces prairies pouvant permettre un maintien à long terme des espèces spécialistes de forêt grâce à l'appui de l'effet lisière. Par conséquent, en l'**absence de dette d'extinction**, la restauration des conditions environnementales au sein des prairies récentes semble vaine. De plus, les espèces typiques de forêts anciennes (Augusto et al. 2001; Bossuyt & Honnay 2008) ne semblent pas capables de se maintenir au sein des banques de graines. Face au risque de déforestation, encore parfois bien présent, les petits massifs forestiers parsemant les territoires méritent alors une attention particulière selon qu'ils hébergent des espèces spécialistes strictes de forêt (Liira & Paal 2013) ou spécialistes de forêts anciennes (Hermy et al. 1999).

Contrairement aux forêts, et malgré une forte augmentation en France de la seconde moitié du XIXème siècle à la seconde moitié du XXème siècle (Amiaud, com. pers.), les **prairies** sont en forte **régression** depuis quelques décennies (Huyghe 2009). De nombreuses prairies, notamment des prairies anciennes, peuvent entièrement disparaître par drainage et mise en culture, surtout dans les vallées à forte vocation agricole (Huyghe 2009), ou par abandon de la fauche ou du pâturage, surtout au sein des essarts de tailles modestes (Husson 1984; Rochel 2009). Dans le premier cas, après **retournement des prairies**, la **perte des espèces spécialistes** de prairie semble irrémédiable et ne peut être inversée que par la réintroduction des espèces éteintes après restauration du milieu (Vécrin et al. 2002; Vécrin & Muller 2003). Au contraire, dans le cas d'abandon et d'**afforestation des prairies**, la **dette d'extinction** d'espèces spécialistes de prairie (Bagaria et al. 2015), c'est-à-dire le maintien de populations déclinantes, pourrait permettre un rétablissement des populations des espèces spécialistes de prairie après simple réouverture du milieu. Par conséquent, la réouverture de certaines forêts récentes et le retour de la fauche ou du pâturage pourrait permettre le maintien, voire la ré-expansion d'un certain nombre d'espèces actuellement en dette d'extinction (Jonason et al. 2014; Lehtilä et al. 2016). De plus, d'autres espèces éteintes en surface, mais dormantes dans les banques de graines du sol pourraient ainsi ré-émerger (Piessens & Hermy 2006). Toutefois, en prairie, peu d'espèces semblent capables de se maintenir à long terme au sein des banques de graines (McDonald et al. 1996).

Une **dette d'extinction** composée de plus de 55% des espèces spécialistes d'anciennes prairies a été trouvée au sein de **forêts récentes** en Espagne après 50 ans d'afforestation (Bagaria et al. 2015). En Belgique, Bossuyt & Hermy (2000) ont montré une décroissance de la proportion en espèces héliophiles au sein de forêts récentes seulement 90 ans après afforestation. Toutefois, cette proportion d'espèces héliophiles a ensuite rapidement chutée et a été trouvée équivalente à celle des forêts anciennes au bout de 105 ans (Bossuyt & Hermy 2000). Par conséquent, de façon quasi certaine, les forêts récentes semblent pouvoir héberger des espèces spécialistes des habitats antérieurs (notamment de prairies), pendant presque un siècle. Ce

laps de temps presque séculaire pourrait aujourd'hui être un marqueur pour l'identification des forêts récentes susceptibles d'héberger encore une dette d'extinction d'espèces spécialistes de prairies et pourrait ainsi permettre d'envisager leur restauration. Afin de prioriser les prairies à restaurer parmi les forêts récentes actuelles, il est possible de déterminer l'occupation du sol avant afforestation à partir des cartes anciennes en fonction de leur disponibilité au sein des territoires. En France, plusieurs projets récents ont pris conscience de l'importance de la vectorisation des cartes anciennes et ont engagé des travaux de vectorisation en s'appuyant notamment sur les travaux de Favre et al. (2013), ce qui permettra à terme d'envisager l'usage de ces données historiques au niveau national.

Quid de la fragmentation des habitats

Face aux enjeux de conservation de la biodiversité végétale des forêts anciennes (Hermy et al. 1999), mais aussi de celle des prairies anciennes, la restauration de la plupart des conditions environnementales des habitats (intensité lumineuse, acidité des sols, richesse en nutriments des sols) semble possible moyennant une plus ou moins longue période de temps. Toutefois, de nombreuses espèces, notamment spécialistes strictes des habitats et spécialistes des habitats anciens, ne tolèrent pas les conditions environnementales transitoires des habitats récents et par conséquent sont rapidement vouées à l'extinction après un changement d'occupation du sol. Ces espèces nécessitent alors absolument le maintien des habitats anciens pour leur pérennité face aux rapides changements d'occupation du sol actuels.

De plus, la plupart de ces espèces ont également de faibles capacités de dispersion (Hermy et al. 1999; Verheyen et al. 2003) et en conséquence sont le plus souvent incapables de migration lorsque les patchs d'habitats anciens sont fragmentés. Au sein d'une méta-communauté, les espèces spécialistes strictes d'un habitat ancien fragmenté ne sont alors plus capables de participer aux flux de diaspores entre les communautés de différents patchs d'habitat. Cela est particulièrement vrai entre patchs de prairies anciennes, lesquels à l'image des patchs de pelouses calcicoles sont aujourd'hui de plus en plus isolés (Helm et al. 2006; Piqueray et al. 2011). Toutefois, d'après la littérature, la dette d'extinction trouvée au sein des fragments d'habitats anciens semble se maintenir plus longtemps que celle trouvée au sein des habitats récents. En effet, il a été montré que seulement un quart de la dette d'extinction est payée au sein de fragments de forêt ancienne après 120 ans (Paltto et al. 2006). De même, il a été montré que seuls les trois quarts de la dette d'extinction était payée au sein de ces mêmes fragments au bout de 210-225 ans (Vellend et al. 2006; Piessens & Hermy 2006). Au sein de pelouses calcaires, il a été montré que 28% à 40% des espèces actuelles étaient encore en dette d'extinction 70 à 90 ans après une forte fragmentation d'habitat (Helm et al. 2006; Piqueray et al. 2011). Cependant, il faut noter que la dette d'extinction au sein des fragments d'habitats anciens est surtout liée à l'intensité de la fragmentation ayant eu lieu par le passé (Cousins 2009; Kolk & Naaf 2015). Dans les paysages ayant été très fortement fragmentés par le passé, la dette d'extinction des fragments d'habitats restants est alors faible, voire absente (Adriaens et al. 2006). Seuls les paysages moins fortement fragmentés gardent alors une dette d'extinction au delà d'un siècle après fragmentation (Cousins 2009). Par conséquent,

en cas de fragmentation d'un habitat, la restauration de l'habitat peut également être envisagée afin de rétablir les surfaces nécessaires au maintien d'espèces en dette d'extinction au sein de fragments d'habitats anciens. En restaurant cette surface de façon centrifuge en marge des fragments d'habitats anciens, les espèces en dette d'extinction devraient également être préservées au sein des lisières de ces fragments d'habitats, en éloignant ainsi l'influence des habitats adjacents (Laurance & Yensen 1991; Ewers et al. 2007; Laurance 2008).

2. Faut-il revoir les pools d'espèces associés aux habitats à la lumière des perturbations passées ?

Même si les espèces associées aux forêts et aux prairies semblent connues, peu d'études ont pris en compte les liens spatiaux et temporels pouvant exister entre ces deux habitats. Du point de vue spatial, les espèces caractéristiques des associations forestières et des associations prairiales peuvent donner une bonne image des pools d'espèces spécialistes de forêt et de prairie. En effet, le respect des conditions d'homogénéité des communautés végétales (syntaxons élémentaires) lors de la description des associations de forêt ou de prairie (Guinochet 1973) exclu la présence d'un possible effet lisière pouvant biaiser la détermination des espèces caractéristiques. Du point de vue temporel, l'homogénéité relative de chacune des associations vouée à se succéder au sein d'un lieu donné (sères) devrait également exclure la présence d'un possible effet histoire pouvant biaiser la détermination des espèces caractéristiques. Cependant, en cas de persistance à long terme d'une dette d'extinction et/ou d'un crédit de colonisation, certaines espèces qui auraient pu être caractéristiques d'une association donnée (de l'habitat antérieur ou d'une sère pionnière), n'ont pas été ou ne seront pas définies comme telles.

D'après nos résultats, les associations décrites au sein de forêts récentes peuvent héberger un nombre non négligeable d'espèces en dette d'extinction, lesquelles après afforestation de prairies peuvent être soit spécialistes de prairie, soit spécialistes de lisière (c'est-à-dire vraisemblablement d'ourlet ou de manteau). En raison de la présence de ces espèces au sein de plusieurs associations végétales différentes et de surcroît appartenant à des syntaxons supérieurs différents (des alliances jusqu'aux classes), elles ont été le plus souvent définies comme espèces compagnes (Guinochet 1973), ce qui correspond à un pool d'espèces généralistes ou à des espèces peu fréquentes. Par conséquent, nous pensons que par l'identification des pools d'espèces en dette d'extinction au sein des forêts récentes et de tous autres habitats récents, certaines espèces considérées aujourd'hui comme généralistes pourraient être réassociées à un habitat ou à une sère particulière. Ces travaux pourraient ainsi permettre de mieux comprendre les trajectoires des associations végétales après changement d'occupation du sol. En retour, grâce à l'identification de pools d'espèces en dette d'extinction, de « simples » relevés floristiques pourraient permettre d'identifier des changements d'occupation du sol non connus au sein des habitats actuels, ainsi que la nature des habitats antérieurs, même sans informations cartographiques historiques.

De par l'existence d'une dette d'extinction et dans une moindre mesure d'un crédit de colonisation au sein des forêts récentes et des lisières de prairies récentes, nous pensons qu'une meilleure connaissance des changements d'occupation du sol ayant eu lieu par le passé devrait ainsi permettre (i) une meilleure connaissance des pools d'espèces spécialistes des habitats (forêt, prairie, *etc*...) et micro-habitats (ourlets, manteaux ou autres), et par conséquent permettre (ii) un ajustement de la description des associations végétales en excluant les biais pouvant être liés à l'histoire.

3. Quels critères permettent de définir objectivement une dette d'extinction et/ou un crédit de colonisation ?

Suite à ce travail de thèse, il nous est apparu important de recenser les critères permettant ou non de définir une dette d'extinction et un crédit de colonisation. En effet, bien que ces termes aient été définis dans plusieurs *reviews* (Kuussaari et al. 2009; Jackson & Sax 2010), les critères permettant de les définir objectivement n'ont, semble-t-il, jamais été précisés. A l'heure actuelle, aucune publication ne semble préciser si une dette d'extinction et/ou un crédit de colonisation désignent le décalage temporel entre l'extinction et/ou la colonisation des espèces par rapport à la fragmentation ou à la perturbation d'un habitat, ou par rapport aux conditions environnementales des habitats. Par exemple, peut-on parler de dette d'extinction et de crédit de colonisation au cours (i) de la phase d'instabilité environnementale des habitats après perturbation (fragmentation, changement d'occupation du sol, changement climatique, *etc*...) ou (ii) seulement dans des habitats à environnement stable ?

A partir de la littérature et de nos observations, nous avons relevé **trois cas de figure** ayant à ce jour été utilisés pour étudier la dette d'extinction et de crédit de colonisation :

- Concernant le premier cas de figure, la **dette d'extinction et/ou le crédit de colonisation sont évalués quelque soit la stabilité environnementale de l'habitat**. Ce cas de figure est semble-t-il le plus fréquent (voir Lindborg & Eriksson 2004; Helm et al. 2006; Cristofoli et al. 2010; Piqueray et al. 2011; Guardiola et al. 2013; Bagaria et al. 2015).

Dans ce cas de figure, se trouve par exemple des études qui évaluent la dette d'extinction et/ou le crédit de colonisation au sein de forêts récentes après seulement quelques décennies d'afforestation sur pelouses calcicoles. La dette d'extinction et le crédit de colonisation peuvent alors tous deux être évalués. Cependant, en l'absence de données environnementales, les espèces en dette d'extinction ou en crédit de colonisation peuvent ne refléter que la transition de ces conditions environnementales vers un nouvel équilibre. De ce fait, les espèces ne font que répondre à la modification progressive de leur environnement, lequel peut présenter une rémanence des conditions passées sur un laps de temps plus ou moins long. Pour les études appartenant à ce cas de figure, la dette d'extinction ne traduit alors pas forcément la persistance des espèces au sein d'un habitat où les conditions environnementales seraient devenues défavorables (ce qui serait une vraie dette d'extinction), et le crédit de colonisation ne traduit alors pas forcément une capacité de dispersion limitée de certaines

espèces vers un habitat où les conditions environnementales seraient devenues favorables (ce qui serait un vrai crédit de colonisation).

- Concernant le second cas de figure, la **dette d'extinction et/ou le crédit de colonisation sont évalués en considérant les paysages comme stables spatialement et les habitats comme stables environnementalement en raison de l'ancienneté des dernières perturbations**. Ce cas de figure semble toutefois plus rare que le précédent (voir Vellend et al. 2006; Kolk & Naaf 2015).

Dans ce cas de figure, la dette d'extinction et/ou le crédit de colonisation ont par exemple été évalués au sein de fragments forestiers anciens résultant d'une forte fragmentation forestière il y a plus d'un siècle, mais quasi absente au cours du siècle dernier (Vellend et al. 2006). En estimant les paysages comme stables durant un siècle, une partie des espèces qui se sont maintenues au sein des fragments d'habitats anciens peut être considérée comme en dette d'extinction (Kuussaari et al. 2009). De la même façon, lorsque des changements d'occupation du sol ont eu lieu il y a plus d'un siècle, les conditions environnementales des habitats récents peuvent être considérées comme stables. Dans ce cas, au sein des habitats récents, la persistance d'espèces spécialistes de l'habitat antérieur peut traduire un décalage temporel entre ces espèces végétales et les conditions environnementales de l'habitat, c'est-à-dire une vraie dette d'extinction. De plus, l'absence d'espèces habituellement trouvées au sein de l'habitat actuel peut alors être attribuée à un crédit de colonisation d'espèces dont la capacité de dispersion est limitée.

- Ces travaux de thèse mettent en évidence la possibilité d'un troisième cas de figure où la **dette d'extinction et/ou le crédit de colonisation sont évalués en même temps que la stabilité environnementale de l'habitat**. A notre connaissance, ce cas est resté inexploré au sein de la littérature jusqu'à ce travail de thèse.

Dans ce cas, on peut par exemple évaluer la dette d'extinction et le crédit de colonisation au sein de forêts récentes issues de l'afforestation d'anciennes prairies ou au sein de prairies récentes issues de déforestation, sans préjuger de la stabilité environnementale des habitats, mais en testant l'absence de différences environnementales entre habitats récents et habitats anciens. Nous pouvons alors considérer la dette d'extinction et le crédit de colonisation comme le fruit d'un décalage temporel entre les communautés végétales et leurs habitats actuels (c'est-à-dire dès le changement d'occupation du sol), ou bien considérer que la dette d'extinction et le crédit de colonisation nécessitent un décalage entre la composition des communautés végétales et les conditions environnementales des habitats. De notre avis, en l'absence de décalage temporel entre (i) les conditions environnementales changeant progressivement au sein des habitats récents et (ii) la réponse de la flore, nous ne pouvons considérer les différences floristiques entre habitats anciens et habitats récents, autrement que comme le simple résultat d'une succession végétale inachevée.

4. Quels enseignements pour la mise en place de trames vertes ?

Des corridors boisés et/ou herbacés suffisent-ils au déplacement des espèces spécialistes de forêt et de prairie ?

Nos résultats ont montré que les communautés végétales des interfaces forêt-prairie sont constituées d'espèces provenant des différents pools d'espèces locaux, parmi lesquels se trouvent (i) des pools d'espèces plus ou moins spécialistes des habitats (espèces spécialistes strictes ou transgressives de forêt ou de prairie), (ii) un pool d'espèces inféodées aux conditions environnementales intermédiaires et particulières trouvées au sein des lisières (espèces spécialistes des lisières) et (iii) un pool d'espèces généralistes indifférentes aux gradients environnementaux trouvés le long des interfaces. Nous avons également montré que la plupart des espèces spécialistes de forêt étaient des espèces capables de s'établir au sein des lisières de forêt, voire de transgresser la limite entre forêt et prairie.

Par conséquent, comme montré dans d'autres études (Corbit et al. 1999; Sitzia 2007; Liira & Paal 2013), un certain nombre d'**espèces spécialistes de forêt**, celles que nous avons appelées **transgressives**, sont capables d'emprunter des corridors arborés tel que des haies pour leurs déplacements en dehors des massifs forestiers, et ce grâce à des traits favorables à leur dispersion (Brunet et al. 2012; Pellissier et al. 2013). Les espèces spécialistes strictes de forêt ne semblent pas capables de faire de même (Honnay, Bossuyt, et al. 2002; Pellissier et al. 2013). En effet, les espèces spécialistes strictes de forêt, lesquelles d'après nos résultats sont pour la plupart également spécialistes de forêts anciennes, sont extrêmement limitées dans leurs déplacements en raison du poids de leurs diaspores (Liira & Paal 2013) et de leur mode de dispersion (principalement barochore, myrméchochore, *etc*...) (Hermy et al. 1999; Honnay, Bossuyt, et al. 2002). La migration des espèces spécialistes strictes de forêts et spécialistes de forêts anciennes semble ainsi vaine face aux changements rapides d'occupation du sol (Foley et al. 2005) ou encore face aux changements climatiques (Bertrand et al. 2016). A côté de cela, la migration des espèces spécialistes transgressives de forêt semble également limitée au sein des milieux ouverts lorsque des pratiques agricoles intensives (fauches fréquentes, fertilisations) sont en place (Verheyen et al. 2003).

En ce qui concerne la migration des **espèces spécialistes de prairie**, très peu d'espèces spécialistes transgressives sont capables de tolérer les stress environnementaux induit par la faible intensité lumineuse des sous-bois (Brothers & Spingarn 1992; Liira & Paal 2013). Un grand nombre d'espèces spécialistes strictes de prairies sont également moins compétitives au sein des lisières de prairie en raison de l'ombrage apporté par les forêts adjacentes. Toutefois, même si la magnitude de l'effet lisière exclues les espèces spécialistes strictes de prairie des lieux semi-ombragés, plusieurs études ont montré que la profondeur de l'effet lisière était faible (< 10 m) au sein des prairies (Dutoit et al. 2007; Gieselman et al. 2013). Par conséquent, des corridors fauchés ou pâturés de plus de 20 mètres de large longeant ou traversant les secteurs boisés pourraient suffire au déplacement des espèces spécialistes strictes de prairie au sein d'une matrice forestière.

De la prise en compte des changements d'occupation du sol aux trames vertes

Face à la rapidité actuelle des changements globaux (changements d'occupation du sol, changement climatique, *etc*...), il a été montré que les espèces spécialistes strictes des forêt peuvent toutefois se déplacer lorsqu'il existe (i) une continuité spatiale entre corridors arborés et massifs forestiers anciens et que (ii) les corridors arborés sont âgés de plus 50 ans et larges de plus de 10 mètres (Liira & Paal 2013). Cependant, une longue période de temps ne semble pas suffisante au déplacement de ces espèces en l'absence des conditions environnementales nécessaires à leur développement. En effet, il a été montré que l'autoécologie des espèces spécialistes strictes de forêt est différente de celles des espèces forestières transgressives (Liira & Paal 2013). De même, il a été montré que l'autoécologie des espèces spécialistes de forêt ancienne est différente de celle des espèces spécialistes de forêt récente (Hermy et al. 1999). Par conséquent, en cas de rémanence de conditions environnementales issues de l'habitat antérieur, Honnay et al. (1999) ont montré que les espèces spécialistes de forêt ancienne ne sont pas capables de coloniser les forêts récentes. En ce sens, nous avons montré dans cette thèse un léger crédit de colonisation au sein des forêts récentes, mais toutefois contrairement à Honnay et al. (1999), nous n'avons trouvé aucune différence d'acidité, ni de richesse en nutriments des sols. Seule une différence persistante d'intensité lumineuse a été trouvée, laquelle semble néanmoins pouvoir expliquer ce crédit de colonisation. En effet, les espèces spécialistes de forêts anciennes sont moins héliophiles que les espèces spécialistes de forêts récentes (Hermy et al. 1999). Toutefois, l'humidité du sol, non directement mesurée dans cette thèse, mais montrée plus importante au sein des forêts récentes qu'au sein des forêts anciennes par bio-indication, pourrait également expliquer la dette d'extinction de ces espèces. En effet, les espèces spécialistes de forêt ancienne sont également moins hygrophiles que les espèces spécialistes de forêt récente (Hermy et al. 1999).

En raison des différences écologiques entre espèces spécialistes de forêt ancienne et espèces spécialistes de prairie récente, mais aussi entre espèces spécialistes strictes et transgressives de forêt, nous pensons que les corridors écologiques envisagés dans le cadre des trames vertes devraient non seulement se baser sur les habitats, mais également sur les conditions environnementales des habitats. En effet, même si nous avons montré que l'héritage environnemental était relativement faible dans le cas d'afforestation d'anciennes prairies, cela n'est pas toujours le cas, notamment lorsque les forêts reprennent leurs droits au sein d'anciens parcellaires agricoles (Koerner et al. 1997; Dupouey et al. 2002; Dambrine et al. 2007). Lorsque les forêts récentes restent marquées par un héritage environnemental défavorable aux espèces spécialistes de forêt ancienne, nous pensons alors que les forêts récentes peuvent limiter le déplacement de ces espèces au sein de la **sous-trame forestière**.

En ce qui concerne la **sous-trame prairiale**, nos résultats ont montré que les prairies récentes gardaient des différences de richesse en nutriments des sols, mais aussi en termes de texture et de position topographique, par rapport aux prairies anciennes. De plus, nous avons montré l'existence d'espèces spécialistes de prairies anciennes. D'après ces résultats, nous pensons qu'au sein des trames vertes, la sous-trame prairiale devrait intégrer l'histoire des prairies afin de connecter ou reconnecter prioritairement les prairies anciennes en évitant les corridors constitués de prairies récentes dont l'environnement est trop différent de ces premières.

Références

Ackerly, D.D. & Cornwell, W.K. (2007) A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, **10**, 135–145.

Adler, P.B., HilleRisLambers, J. & Levine, J.M. (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters*, **10**, 95–104.

Adriaens, D., Honnay, O. & Hermy, M. (2006) No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation*, **133**, 212–224.

Agrawal, A.A. (2001) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, **294**, 321–326.

Agreste (2015) Utilisation du territoire. L'artificialisation des terres de 2006 à 2014 : pour deux tiers sur des espaces agricoles. *Agreste Primeur*, **326**, 1-6.

Agreste Lorraine (2013) *Atlas de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt en Lorraine.* DRAAF Lorraine, Service régional de l'information statistique et économique, pp. 32.

Agreste Lorraine (2014) *Analyses et résultats. Le territoire agricole du Parc Naturel régional de Lorraine.* DRAAF Lorraine, Service régional de l'information statistique et économique, pp. 12.

Agreste Lorraine (2015) *Analyses et résultats. La fertilisation azotée et les traitements phytosanitaires en Lorraine.* DRAAF Lorraine, Service régional de l'information statistique et économique, pp. 4.

Albert, C. (2009) *Variabilité Fonctionnelle Intraspécifique: Quantification in Situ et Implications Dans Une Vallée Alpine*. Université Joseph-Fourier-Grenoble I, pp. 285.

Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G. & Violle, C. (2011) When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **13**, 217–225.

Alignier, A. (2010) *Distribution des communautés végétales sous l'influence des lisières forestières dans des bois fragmentés*. Université de Toulouse, pp. 239.

Alignier, A., Alard, D., Chevalier, R. & Corcket, E. (2014) Can contrast between forest and adjacent open habitat explain the edge effects on plant diversity? *Acta Botanica Gallica*, **161**, 253–259.

Alignier, A. & Deconchat, M. (2013) Patterns of forest vegetation responses to edge effect as revealed by a continuous approach. *Annals of Forest Science*, **70**, 601–609.

Anderson, D.J. (1986) Ecological succession. *In*: *Community ecology: pattern and process*, ed. J Kikkawa & D.J. Anderson, Blackwell, London, pp. 269-285.

Augusto, L., Dupouey, J.-L., Picard, J.-F. & Ranger, J. (2001) Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecologica*, **22**, 87–98.

Bagaria, G., Helm, A., Rodà, F. & Pino, J. (2015) Assessing coexisting plant extinction debt and colonization credit in a grassland–forest change gradient. *Oecologia*, **179**, 823–834.

Bagaria Morató, G. (2015) *Time lags in plant community assembly after forest encroachment into Mediterranean grasslands: drivers and mechanisms*. Universitat Autònoma de Barcelona, pp. 161.

Baize, D. & Girard, M.-C. (2009) *Référentiel pédologique 2008*. Editions Quae. pp. 405.

Balée, W.L. (2002) *Advances in historical ecology*. Columbia University Press. pp. 450.

Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R. & Quézel, P. (1990) Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Vegetatio*, **87**, 151–173.

Bardgett, R.D., Mommer, L. & De Vries, F.T. (2014) Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 692–699.

Baudry, J. & Burel, F. (1999) *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications.* TEC & DOC, Paris, pp. 359.

Becker, M., Le Tacon, F. & Timbal, J. (1980) *Les Plateaux Calcaires de Lorraine: Types de Stations et Potentialités Forestières*. École nationale du génie rural, des eaux et des forêts. pp. 216.

Bellemare, J., Motzkin, G. & Foster, D.R. (2002) Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography*, **29**, 1401–1420.

Bergès, L., Avon, C., Arnaudet, L., Archaux, F., Chauchard, S. & Dupouey, J.-L. (2016) Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understorey plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions*, **22**, 3–16.

Bergès, L., Pellissier, V., Avon, C., Verheyen, K. & Dupouey, J.-L. (2013) Unexpected long-range edge-to-forest interior environmental gradients. *Landscape Ecology*, **28**, 439–453.

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

Bertrand, R., Riofrío-Dillon, G., Lenoir, J., Drapier, J., de Ruffray, P., Gégout, J.-C. & Loreau, M. (2016) Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nature Communications*, **7**, 12643.

Bieringer, G. & Zulka, K.P. (2003) Shading out species richness: edge effect of a pine plantation on the Orthoptera (Tettigoniidae and Acrididae) assemblage of an adjacent dry grassland. *Biodiversity & Conservation*, **12**, 1481–1495.

Billings, W.D. (1952) The environmental complex in relation to plant growth and distribution. *The Quarterly Review of Biology*, **27**, 251–265.

Binkley, D. & Fisher, R.F. (2013) *Ecology and management of forest soils*, 4th ed. Wiley, Hoboken, NJ. pp. 347.

Bissels, S., Donath, T.W., Hölzel, N. & Otte, A. (2006) Effects of different mowing regimes on seedling recruitment in alluvial grasslands. *Basic and Applied Ecology*, **7**, 433–442.

Blondel, J. (2006) The 'Design' of mediterranean landscapes: a millennial story of humans and ecological systems during the historic period. *Human Ecology*, **34**, 713–729.

Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J.-M., Walther, G.-R. & Dupouey, J.-L. (2013) Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: climate change or stand maturation? *Journal of Vegetation Science*, **24**, 269–283.

Bonneau, M. (1969) La fertilisation en sylviculture. *Revue Forestière Française*, fascicule thématique" Progrès techniques en sylviculture", 429-439.

Bossuyt, B. & Hermy, M. (2000) Restoration of the understorey layer of recent forest bordering ancient forest. *Applied Vegetation Science*, **3**, 43–50.

Bossuyt, B., Hermy, M. & Deckers, J. (1999) Migration of herbaceous plant species across ancient–recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology*, **87**, 629–638.

Bossuyt, B. & Honnay, O. (2008) Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 875–884.

Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., Ballon, P., Picard, J.-F. & Dupouey, J.-L. (2014) Decreasing deer browsing pressure influenced understory vegetation dynamics over 30 years. *Annals of Forest Science*, **72**, 367–378.

Brawn, J.D. & Robinson, S.K. (1996) Source-sink population dynamics may complicate the interpretation of long- term census data. *Ecology*, **77**, 3–12.

Brethes, A. (1976) *Catalogue des stations forestières du plateau lorrain*. ONF et INRA, publication interne. pp. 224.

Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18–34.

Brothers, T.S. & Spingarn, A. (1992) Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology*, **6**, 91–100.

Brougham, R.W. (1958) Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants. *Australian Journal of Agricultural Research*, **9**, 39–52.

Brubaker, S.C., Jones, A.J., Lewis, D.T. & Frank, K. (1993) Soil properties associated with landscape position. *Soil Science Society of America Journal*, **57**, 235–239.

Brunet, J., De Frenne, P., Holmström, E. & Mayr, M.L. (2012) Life-history traits explain rapid colonization of young post-agricultural forests by understory herbs. *Forest Ecology and Management*, **278**, 55–62.

Brunet, J. & Von Oheimb, G. (1998) Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology*, **86**, 429–438.

Bürgi, M., Östlund, L. & Mladenoff, D.J. (2016) Legacy Effects of Human Land Use: Ecosystems as Time-Lagged Systems. *Ecosystems*, 20th anniversary paper, 1–10.

Burke, I.C., Lauenroth, W.K., Vinton, M.A., Hook, P.B., Kelly, R.H., Epstein, H.E., Aguiar, M.R., Robles, M.D., Aguilera, M.O., Murphy, K.L. & Gill, R.A. (1998) Plant-Soil interactions in temperate grasslands. *In: Plant-induced soil changes: Processes and feedbacks*, Developments in Biogeochemistry, Springer Netherlands, pp. 121–143.

Burst, M., Chauchard, S., Dupouey, J.-L. & Amiaud, B. (2017) Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest–grassland interface. *Journal of Vegetation Science*, **28**, 515–526.

Cadenasso, M.L., Pickett, S.T., Weathers, K.C. & Jones, C.G. (2003) A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience*, **53**, 750–758.

Cadenasso, M.L., Traynor, M.M. & Pickett, S.T. (1997) Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 774–782.

Chabrerie, O., Jamoneau, A., Gallet-Moron, E. & Decocq, G. (2013) Maturation of forest edges is constrained by neighbouring agricultural land management. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 58–69.

Chantigny, M.H. (2003) Dissolved and water-extractable organic matter in soils: a review on the influence of land use and management practices. *Geoderma*, **113**, 357–380.

Chapin, F.S., Walker, L.R., Fastie, C.L. & Sharman, L.C. (1994) Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*, **64**, 149–175.

Chave, J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 241–253.

Chèvremont, P. (2004) *Carte géologique harmonisée du département de la Meurthe-et-Moselle*. BRGM, pp. 100.

Cinotti, B. (1996) Evolution des surfaces boisées en France: proposition de reconstitution depuis le début du XIXe siècle. *Revue Forestière Française*, **6**, 547-562.

Clavel, J. (2007) *Spécialistes et Généralistes Face Aux Changements Globaux: Approches Comportementales et Évolutives*. Université Paris 6. pp. 291.

Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 222–228.

Clements, F.E. (1916) *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington. pp. 656.

Clements, F.E. (1936) Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, **24**, 252–284.

Corbit, M., Marks, P.L. & Gardescu, S. (1999) Hedgerows as habitat corridors for forest herbs in central New York, USA. *Journal of Ecology*, **87**, 220–232.

Cornell, H.V. & Harrison, S.P. (2014) What are species pools and when are they important? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **45**, 45–67.

Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, **79**, 109–126.

Cornwell, W.K. & Grubb, P.J. (2003) Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos*, **100**, 417–428.

Cornwell, W.K., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, **87**, 1465–1471.

Cousins, S.A. (2009) Extinction debt in fragmented grasslands: paid or not? *Journal of Vegetation Science*, **20**, 3–7.

Cristofoli, S., Piqueray, J., Dufrêne, M., Bizoux, J.-P. & Mahy, G. (2010) Colonization credit in restored wet heathlands. *Restoration Ecology*, **18**, 645–655.

Dambrine, E., Dupouey, J.-L., Laüt, L., Humbert, L., Thinon, M., Beaufils, T. & Richard, H. (2007) Present forest biodiversity patterns in france related to former roman agriculture. *Ecology*, **88**, 1430–1439.

De Cáceres, M.D. & Legendre, P. (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, **90**, 3566–3574.

De Cáceres, M., Legendre, P. & Moretti, M. (2010) Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, **119**, 1674–1684.

Delcourt, P.A. & Delcourt, H.R. (1992) Ecotone dynamics in space and time. *Landscape Boundaries*, *in* Ecological Studies (eds A.J. Hansen & F. di Castri). Springer New York. pp. 19-54.

Delelis-Dusolier, A. (1973) *Contribution à l'étude des haies, des fourrés préforestiers, des manteaux sylvatiques de France*. Université Lille 2, pp. 146.

Devictor, V., Julliard, R. & Jiguet, F. (2008) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, **117**, 507–514.

Diamond, J.M. (1972) Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **69**, 3199–3203.

Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Gemmell, N.J., Rand, T.A. & Ewers, R.M. (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 489–496.

Dignan, P. & Bren, L. (2003) A study of the effect of logging on the understorey light environment in riparian buffer strips in a south-east Australian forest. *Forest Ecology and Management*, **172**, 161–172.

Donsimoni, M. (2007) *Carte Géologique Harmonisée Du Département de La Meuse*. BRGM, pp. 112.

Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N.E., Guisan, A., Willner, W., Plutzar, C., Leitner, M., Mang, T., Caccianiga, M., Dirnböck, T., Ertl, S., Fischer, A., Lenoir, J., Svenning, J.-C., Psomas, A., Schmatz, D.R., Silc, U., Vittoz, P. & Hülber, K. (2012) Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Climate Change*, **2**, 619–622.

Dupouey, J.-L., Bachacou, J., Cosserat, R., Aberdam, S., Vallauri, D., Chappart, G. & Corvisier de Villèle, M.-A. (2007) Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Revue du Comité Français de Cartographie (CFC)*, **191**, 85–98.

Dupouey, J.-L., Dambrine, E., Laffite, J.-D. & Moares, C. (2002a) Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, **83**, 2978–2984.

Dupouey, J.-L., Sciama, D., Dambrine, E. & Rameau, J.C. (2002b) La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française*, **54**, 521–532.

Dutoit, T., Buisson, E., Gerbaud, E., Roche, P. & Tatoni, T. (2007) The status of transitions between cultivated fields and their boundaries: ecotones, ecoclines or edge effects? *Acta Oecologica*, **31**, 127–136.

Dwyer, J.M., Hobbs, R.J. & Mayfield, M.M. (2014) Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. *Ecology*, **95**, 399–410.

Dzwonko, Z. (2001) Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 942–951.

Ehrenfeld, J.G., Ravit, B. & Elgersma, K. (2005) Feedback in the Plant-Soil System. *Annual Review of Environment and Resources*, **30**, 75–115.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulißen, D. (1992) Zeigerwerte von pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, **18**, 1–258.

Erdős, L., Gallé, R., Bátori, Z., Papp, M. & Körmöczi, L. (2011) Properties of shrubforest edges: a case study from South Hungary. *Open Life Sciences*, **6**, 639–658.

Erdős, L., Gallé, R., Körmöczi, L. & Bátori, Z. (2013) Species composition and diversity of natural forest edges: edge responses and local edge species. *Community Ecology*, **14**, 48–58.

Ewers, R.M., Thorpe, S. & Didham, R.K. (2007) Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology*, **88**, 96–106.

Favre, C., Grel, A., Granier, E., Cosserat-Mangeot, R., Bachacou, J. & Dupouey, J.-L. (2013) *Digitalisation des cartes anciennes. Manuel pour la vectorisation de l'usage des sols et le géoréférencement des minutes 1:40000 de la carte d'Etat-Major. v.12.7.3.* INRA Nancy, pp. 54.

Fischer, M. & Stöcklin, J. (1997) Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950 –1985. *Conservation Biology*, **11**, 727–737.

Flinn, K.M. & Marks, P.L. (2007) Agricultural legacies in forest environments: tree communities, soil properties, and light availability. *Ecological Applications*, **17**, 452–463.

Flinn, K.M. & Vellend, M. (2005) Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3**, 243–250.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. (2005) Global consequences of land use. *Science*, **309**, 570–574.

Forman, R.T. (2014) *Land Mosaics: The ecology of landscapes and regions (1995)*. Springer, pp. 633.

Forman, R.T.T. & Godron, M. (1981) Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience*, **31**, 733–740.

Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D. & Knapp, A. (2003) The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience*, **53**, 77–88.

Fox, B.J., Taylor, J.E., Fox, M.D. & Williams, C. (1997) Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation*, **82**, 1–13.

Frécaut, R. (1983) *Géographie de La Lorraine*. Presses Universitaires de Nancy. pp. 633.

Frenne, P.D., Rodríguez-Sánchez, F., Coomes, D.A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Römermann, M., Brown, C.D., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G.M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F.S., Hédl, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M.A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petřík, P., Schultz, J., Sonnier, G., Calster, H.V., Waller, D.M., Walther, G.-R., White, P.S., Woods, K.D., Wulf, M., Graae, B.J. & Verheyen, K. (2013) Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 18561–18565.

Fridley, J.D., Vandermast, D.B., Kuppinger, D.M., Manthey, 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**, 707–722.

Fukami, T. (2015) Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **46**, 1–23.

Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S.R. & van der Putten, W.H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, **8**, 1283–1290.

Futuyma, D.J. & Moreno, G. (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**, 207–233.

Galochet, M. (2009) Le massif forestier du dehors et du dedans: limites, marges et discontinuités de l'espace forestier. *Revue Géographique de l'Est*, **49**, 2-3.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.

Garnier, E. & Navas, M.-L. (2012) A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **32**, 365–399.

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. (2001) A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, **15**, 688–695.

Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C. & Plantureux, S. (2012) Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **32**, 133–160.

Gause, G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. Courier Corporation, pp. 129.

Gehlhausen, S.M., Schwartz, M.W. & Augspurger, C.K. (2000) Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, **147**, 21–35.

Gieselman, T.M., Hodges, K.E. & Vellend, M. (2013) Human-induced edges alter grassland community composition. *Biological Conservation*, **158**, 384–392.

Glatzel, G. (1991) The impact of historic land use and modern forestry on nutrient relations of Central European forest ecosystems. *Fertilizer research*, **27**, 1–8.

Gleason, H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53**, 7–26.

Gonzalez, M., Ladet, S., Deconchat, M., Cabanettes, A., Alard, D. & Balent, G. (2010) Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants. *Forest Ecology and Management*, **259**, 266–274.

Goovaerts, P., Frankart, R. & Gérard, G. (1990) Effet de la succession de differentes affections sur les propriétés chimiques de pedons en Fagne de Chimay (Belgique). *Pédologie*, **40**, 179–194.

Grime, J.P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**, 344–347.

Grime, J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**, 26–31.

Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.

Grime, J.P. (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 255–260.

Grime, J.P. & Jeffrey, D.W. (1965) Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology*, **53**, 621–642.

Guardiola, M., Pino, J. & Rodà, F. (2013) Patch history and spatial scale modulate local plant extinction and extinction debt in habitat patches. *Diversity and Distributions*, **19**, 825–833.

Guinochet, M. (1973) *Phytosociologie*. Masson Paris, pp. 227.

Guo, L.B. & Gifford, R.M. (2002) Soil carbon stocks and land use change: a meta-analysis. *Global Change Biology*, **8**, 345–360.

Guo, L.B., Wang, M. & Gifford, R.M. (2007) The change of soil carbon stocks and fine root dynamics after land use change from a native pasture to a pine plantation. *Plant and Soil*, **299**, 251–262.

Hale, S.E. (2003) The effect of thinning intensity on the below-canopy light environment in a Sitka spruce plantation. *Forest Ecology and Management*, **179**, 341–349.

Hanski, I. (1994) A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 151–162.

Hanski, I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature*, **396**, 41–49.

Hanski, I. (2000) Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici*, **37**, 271–280.

Hanski, I. (2013) Extinction debt at different spatial scales: extinction debt and spatial scale. *Animal Conservation*, **16**, 12–13.

Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brosofske, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S. & Esseen, P.-A. (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, **19**, 768–782.

Harris, L.D. (1988) Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology*, **2**, 330–332.

Hassink, J. (1994) Effects of soil texture and grassland management on soil organic C and N and rates of C and N mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*, **26**, 1221–1231.

Hassink, J. (1997) The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles. *Plant and Soil*, **191**, 77–87.

Haynes, R.J. & Naidu, R. (1998) Influence of lime, fertilizer and manure applications on soil organic matter content and soil physical conditions: a review. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, **51**, 123–137.

Helm, A., Hanski, I. & Pärtel, M. (2006) Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters*, **9**, 72–77.

Herlin, I.S. (2001) Approaches to forest edges as dynamic structures and functional concepts. *Landscape Research*, **26**, 27–43.

Hermy, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C. & Lawesson, J.E. (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, **91**, 9–22.

Hill, M.O. (ed). (1999) *Ellenberg's indicator values for British plants*. Center for Ecology and Hydrology, Natural Environment research Council, Abbots Ripton, Huntingdon, pp. 46.

Hobbs, R.J. (1993) Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australian wheatbelt. *Biological Conservation*, **64**, 193–201.

Hodgson, J.A., Moilanen, A., Wintle, B.A. & Thomas, C.D. (2011) Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 148–152.

Hodgson, J.A., Thomas, C.D., Wintle, B.A. & Moilanen, A. (2009) Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 964–969.

Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., Hédl, R. & Modrý, M. (2013) Strong influence of long-distance edge effect on herb-layer vegetation in forest fragments in an agricultural landscape. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 293–303.

Honnay, O., Bossuyt, B., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H. & Hermy, M. (2002a) Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity & Conservation*, **11**, 213–242.

Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. (1999) Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management*, **115**, 157–170.

Honnay, O., Verheyen, K. & Hermy, M. (2002b) Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management*, **161**, 109–122.

Hook, P.B. & Burke, I.C. (2000) Biogeochemistry in a shortgrass landscape: control by topography, soil texture, and microclimate. *Ecology*, **81**, 2686–2703.

Horn, H.S. (1974) The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**, 25–37.

Hubbell, S.P. (2001) *The unified theory of biogeography and biodiversity*. University Press, Princeton, pp. 377.

Hubbell, S.P. (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, **19**, 166–172.

Husson, J.-P. (1984) Les lisières forestières au XVIlle siècle. L'exemple lorrain. *Revue Forestière Française*, **5**, 415-424.

Huyghe, C. (2009) Evolution des prairies et cultures fourragères et de leurs modalités culturales et d'utilisation en France au cours des cinquante dernières années. *Fourrages*, **200**, 407–428.

Hylander, K. & Ehrlén, J. (2013) The mechanisms causing extinction debts. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 341–346.

Jabiol, B., Brêthes, A., Ponge, J.-F., Toutain, F. & Brun, J.-J. (2007) *L'humus sous toutes ses formes (2nd édition)*. Engref, pp. 67.

Jackson, S.T. & Sax, D.F. (2010) Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 153–160.

Jenness, J., Brost, B. & Beier, P. (2013) Land facet corridor designer: extension for ArcGIS.

Jenny, H. (1994) *Factors of soil formation: a system of quantitative pedology*. Dover, New York, pp. 281.

Jobbágy, E.G. & Jackson, R.B. (2003) Patterns and mechanisms of soil acidification in the conversion of grasslands to forests. *Biogeochemistry*, **64**, 205–229.

Jobbágy, E.G. & Jackson, R.B. (2004) Groundwater use and salinization with grassland afforestation. *Global Change Biology*, **10**, 1299–1312.

Johnson, C.N. (2009) Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb.2008.1921.

Johnston, V.R. (1947) Breeding Birds of the Forest Edge in Illinois. *The Condor*, **49**, 45–53.

Jonason, D., Ibbe, M., Milberg, P., Tunér, A., Westerberg, L. & Bergman, K.-O. (2014) Vegetation in clear-cuts depends on previous land use: a century-old grassland legacy. *Ecology and Evolution*, **4**, 4287–4295.

Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F. & Couvet, D. (2006) Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, **9**, 1237–1244.

Julve, P. (1998) Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. *Institut Catholique de Lille, Lille (base de données en ligne accessible à http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm)*.

Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly: Intraspecific variability and community assembly. *Journal of Ecology*, **98**, 1134–1140.

Kaplan, J.O., Krumhardt, K.M. & Zimmermann, N. (2009) The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews*, **28**, 3016–3034.

Kattge, J., DíAz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., BöNisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van BODEGOM, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin Iii, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., FernáNdez-MéNdez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., KüHn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., MüLler, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, ü., NöLlert, S., NüSke, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., OrdoñEz, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., PatiñO, S., Paula, S., Pausas, J.G., PeñUelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E. & Wirth, C. (2011) TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, **17**, 2905–2935.

Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157–164.

Kent, M., Gill, W.J., Weaver, R.E. & Armitage, R.P. (1997) Landscape and plant community boundaries in biogeography. *Progress in Physical Geography*, **21**, 315–353.

Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E. & Peco, B. (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, **96**, 1266–1274.

Kleyer, M., Dray, S., Bello, F., Lepš, J., Pakeman, R.J., Strauss, B., Thuiller, W. & Lavorel, S. (2012) Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science*, **23**, 805–821.

Koerner, W., Dupouey, J.L., Dambrine, E. & Benoit, M. (1997) Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *The Journal of Ecology*, **85**, 351-358.

Kolk, J. & Naaf, T. (2015) Herb layer extinction debt in highly fragmented temperate forests – Completely paid after 160 years? *Biological Conservation*, **182**, 164–172.

Körner, C. (2012) *Alpine Treelines*. Springer Basel, Basel, pp. 220.

Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. & Steffan-Dewenter, I. (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels: Immediate and time-delayed biodiversity loss. *Ecology Letters*, **13**, 597–605.

Krebs, C.J. (1972) *Ecology; the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row, Publishers, pp. 694.

Kuhn, E., Lenoir, J., Piedallu, C. & Gégout, J.-C. (2016) Early signs of range disjunction of submountainous plant species: an unexplored consequence of future and contemporary climate changes. *Global Change Biology*, **22**, 2094–2105.

Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. & Steffan-Dewenter, I. (2009) Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 564–571.

Laakso, J., Kaitala, V. & Ranta, E. (2001) How does environmental variation translate into biological processes? *Oikos*, **92**, 119–122.

Landolt, E., Bäumler, B., Erhardt, A., Hegg, O., Klötzli, F., Lämmler, W., Nobis, M., Rudmann-Maurer, K., Schweingruber, F.H., Theurillat, J.P. & others. (2010) Flora indicativa–ecological indicator values and biological attributes of the flora of Switzerland and the Alps. *Haupt, Bern, Switzerland*. pp. 378.

Laurance, W.F. (2008) Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, **141**, 1731–1744.

Laurance, W.F. & Cochrane, M.A. (2001) Special section: synergistic effects in fragmented landscapes. Introduction. *Conservation Biology*, **15**, 1488–1489.

Laurance, W.F. & Yensen, E. (1991) Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*, **55**, 77–92.

Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C. & Urcelay, C. (2007) Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? *In: Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, Global Change — The IGBP Series (eds J.G. Canadell, D.E. Pataki & L.F. Pitelka). Springer Berlin Heidelberg, pp. 149-164.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 474–478.

Le Tacon, F. (1967) Aperçu sur l'importance des limons en Lorraine et sur leur rôle dans l'évolution des sols. *Bulletin d'information des géologues du bassin de Paris*, **5**, pp. 113-116.

Lehtilä, K., Dahlgren, J.P., Garcia, M.B., Leimu, R., Syrjänen, K. & Ehrlén, J. (2016) Forest succession and population viability of grassland plants: long repayment of extinction debt in Primula veris. *Oecologia*, **181**, 125–135.

Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601–613.

Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P. & Brisse, H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th Century. *Science*, **320**, 1768–1771.

Lepš, J. (1999) Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 219–230.

Lessard, J.-P., Belmaker, J., Myers, J.A., Chase, J.M. & Rahbek, C. (2012) Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 600–607.

Levin, S.A. & Paine, R.T. (1974) Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **71**, 2744–2747.

Levins, R. (1968) *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton University Press, pp. 123.

Levins, R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **15**, 237–240.

Liira, J. & Paal, T. (2013) Do forest-dwelling plant species disperse along landscape corridors? *Plant Ecology*, **214**, 455–470.

Lindborg, R. & Eriksson, O. (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, **85**, 1840–1845.

Lippok, D., Beck, S.G., Renison, D., Hensen, I., Apaza, A.E. & Schleuning, M. (2014) Topography and edge effects are more important than elevation as drivers of vegetation patterns in a neotropical montane forest. *Journal of Vegetation Science*, **25**, 724–733.

Livingston, B.E. (1903) The Distribution of the upland plant Societies of Kent County, Michigan. *Botanical Gazette*, **35**, 36–55.

Lloyd, K.M., McQueen, A.A.M., Lee, B.J., Wilson, R.C.B., Walker, S. & Wilson, J.B. (2000) Evidence on ecotone concepts from switch, environmental and anthropogenic ecotones. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 903–910.

Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.

Lososová, Z., Šmarda, P., Chytrý, M., Purschke, O., Pyšek, P., Sádlo, J., Tichý, L. & Winter, M. (2015) Phylogenetic structure of plant species pools reflects habitat age on the geological time scale. *Journal of Vegetation Science*, **26**, 1080–1089.

Łuczaj, Ł. & Sadowska, B. (1997) Edge effect in different groups of organisms: vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **32**, 343–353.

MacArthur, R.H. (1972) *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press, pp. 288.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Press, Princeton, pp. 216.

Madry, S., Jones, A.E., Tickner, A. & Murray, S. (2011) Une micro-histoire de la terre et de l'utilisation des ressources. 1: L'intégration des SIG-H (Systèmes d'information géogra- phique historiques) et des données qui y sont liées en Bourgogne du sud. *Le Monde des cartes*, **208**, 75–94.

Maire, V., Wright, I.J., Prentice, I.C., Batjes, N.H., Bhaskar, R., van Bodegom, P.M., Cornwell, W.K., Ellsworth, D., Niinemets, Ü., Ordonez, A., Reich, P.B. & Santiago, L.S. (2015) Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 706-717.

Marchand, P. & Houle, G. (2006) Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: What are their determinants? *Forest Ecology and Management*, **223**, 113–124.

Marozas, V. (2014) Effect of the coniferous forest-grassland edge on ground vegetation in the mixed European forest zone, Lithuania. *Dendrobiology*, **71,** 15-22.

Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, **111**, 112–118.

Mather, A.S., Fairbairn, J. & Needle, C.L. (1999) The course and drivers of the forest transition: The case of France. *Journal of Rural Studies*, **15**, 65–90.

Mathis, D. (2009) *Géohistoire agraire d'un pays lorrain: Le Saulnois*. Université Nancy 2, pp. 968.

Matlack, G.R. (1993) Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, **66**, 185–194.

Mccarthy, M.C. & Enquist, B.J. (2007) Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, **21**, 713–720.

McCook, L.J. (1994) Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. *Vegetatio*, **110**, 115–147.

McDonald, A. w., Bakker, J. p. & Vegelin, K. (1996) Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 157–164.

Mcgill, B., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.

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**, 450–453.

Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A. & Callaway, R.M. (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, **9**, 767–773.

Mouquet, N. & Loreau, M. (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, **162**, 544–557.

Mourelle, C., Kellman, M. & Kwon, L. (2001) Light occlusion at forest edges: an analysis of tree architectural characteristics. *Forest Ecology and Management*, **154**, 179–192.

Mudrák, O., Janeček, Š., Götzenberger, L., Mason, N.W.H., Horník, J., de Castro, I., Doležal, J., Klimešová, J. & de Bello, F. (2016) Fine-scale coexistence patterns along a productivity gradient in wet meadows: shifts from trait convergence to divergence. *Ecography*, **39**, 338–348.

Murcia, C. (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 58–62.

Myster, R.W. (ed). (2012) *Ecotones between forest and grassland*. Springer New York, New York, NY, pp. 327.

Naaf, T. & Kolk, J. (2015) Colonization credit of post-agricultural forest patches in NE Germany remains 130–230 years after reforestation. *Biological Conservation*, **182**, 155–163.

Nagelkerke, C.J. (2001) Biodiversity transients in degrading and recovering mosaic landscapes. *Workshop Proceedings' The balance between biodiversity conservation and sustainable use of tropical rain forests', 6-8 December 1999.*The Tropenbos Foundation, pp. 161-168.

Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. (2008) Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 638–647.

Naumburg, E. & DeWald, L.E. (1999) Relationships between Pinus ponderosa forest structure, light characteristics, and understory graminoid species presence and abundance. *Forest Ecology and Management*, **124**, 205–215.

Neilson, R.P. (1993) Transient ecotone response to climatic change: some conceptual and modelling approaches. *Ecological Applications*, **3**, 385–395.

Nelson, C.R. & Halpern, C.B. (2005) Edge-related responses of understory plants to aggregated retention harvest in the Pacific Northwest. *Ecological Applications*, **15**, 196–209.

Nosetto, M.D., Jobbágy, E.G. & Paruelo, J.M. (2005) Land-use change and water losses: the case of grassland afforestation across a soil textural gradient in central Argentina. *Global Change Biology*, **11**, 1101–1117.

Odum, E.P., Odum, H.T. & Andrews, J. (1971) *Fundamentals of Ecology*. HB, Hault, Saunders editors, pp. 574.

Ohara, R.G. & Ushimaru, A. (2015) Plant beta-diversity is enhanced around grassland–forest edges within a traditional agricultural landscape. *Applied Vegetation Science*, **3**, 493-502.

von Oheimb, G., Härdtle, W., Naumann, P.S., Westphal, C., Assmann, T. & Meyer, H. (2008) Long-term effects of historical heathland farming on soil properties of forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **255**, 1984–1993.

Oosterhoorn, M. & Kappelle, M. (2000) Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management*, **126**, 291–307.

Paltto, H., Nordén, B., Götmark, F. & Franc, N. (2006) At which spatial and temporal scales does landscape context affect local density of Red Data Book and Indicator species? *Biological Conservation*, **133**, 442–454.

Pärtel, M. (2002) Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, **83**, 2361–2366.

Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K. & Maarel, E. van der. (1996) The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, **75**, 111–117.

Pautz, F. (1999) *Les pelouses calcicoles de Lorraine: étude phytosociologique et écologique: impact de la gestion sur les populations végétales*. Université de Metz, pp. 278.

Pellissier, V., Bergès, L., Nedeltcheva, T., Schmitt, M.-C., Avon, C., Cluzeau, C. & Dupouey, J.-L. (2013) Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 9–24.

Peterken, G.F. (1974) A method for assessing woodland flora for conservation using indicator species. *Biological Conservation*, **6**, 239–245.

Peterken, G.F. (1993) *Woodland conservation and management*. Springer Science & Business Media, pp. 404.

Peyraud, J.-L., Peeters, A. & De Vliegher, A. (2012) Place et atouts des prairies permanentes en France et en Europe. *Prairies Permanentes: de nouveaux atouts pour demain, Actes des Journées AFPF*, 3–4.

Pickett, S.T.A. (1989) Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. *In : Long-Term Studies in Ecology* (ed G.E. Likens), Springer New York, pp. 110-135.

Piessens, K. & Hermy, M. (2006) Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt? *Biological Conservation*, **132**, 382–394.

Piessens, K., Honnay, O., Devlaeminck, R. & Hermy, M. (2006) Biotic and abiotic edge effects in highly fragmented heathlands adjacent to cropland and forest. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **114**, 335–342.

Piqueray, J., Bisteau, E., Cristofoli, S., Palm, R., Poschlod, P. & Mahy, G. (2011a) Plant species extinction debt in a temperate biodiversity hotspot: Community, species and functional traits approaches. *Biological Conservation*, **144**, 1619–1629.

Piqueray, J., Cristofoli, S., Bisteau, E., Palm, R. & Mahy, G. (2011b) Testing coexistence of extinction debt and colonization credit in fragmented calcareous grasslands with complex historical dynamics. *Landscape Ecology*, **26**, 823–836.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, **182**, 565–588.

Poschlod, P., Kleyer, M., Jackel, A.-K., Dannemann, A. & Tackenberg, O. (2003) BIOPOP—a database of plant traits and internet application for nature conservation. *Folia Geobotanica*, **38**, 263–271.

Quezel, P. (1999) Les grandes structures de végétation en région méditerranéenne: Facteurs déterminants dans leur mise en place post-glaciaire. *Geobios*, **32**, 19–32.

Rackham, O. (1971) Historical studies and woodland conservation. *Brit. Ecol. Soc. Symp.,* **11**, 563-580.

Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P. & Keller, R. (1989) *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1: Plaines et collines.* Institut pour le développement forestier, Paris, pp. 1785.

Raunkiaer, C. & al. (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer.* Arno press, pp. 632.

Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J. & Sisk, T.D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 491–522.

Ries, L. & Sisk, T.D. (2004) A predictive model of edge effects. *Ecology*, **85**, 2917–2926.

Ries, L. & Sisk, T.D. (2010) What is an edge species? The implications of sensitivity to habitat edges. *Oikos*, **119**, 1636–1642.

Robson, T.M., Lavorel, S., Clement, J.-C. & Roux, X.L. (2007) Neglect of mowing and manuring leads to slower nitrogen cycling in subalpine grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, **39**, 930–941.

Rochel, X. (2004) *Gestion forestière et paysages dans les Vosges d'après les registres de martelages du XVIIIe siècle: essai de biogéographie historique*. Université Nancy 2, pp. 609.

Rochel, X. (2009) Doit-on réhabiliter les milieux ouverts dans les massifs forestiers vosgiens? Un enjeu écologique et paysager revu par la biogéographie historique. *Revue Géographique de l'Est*, **49,** 2-3.

Rochel, X. (2016) *Paysages naturels, paysages construits*. Nancy, France, pp. 209.

Roger, J. (2007) *Carte géologique harmonisée du département de la Moselle*. BRGM, pp. 114.

Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K. & Stokes, A. (2016) Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, **210**, 815–826.

Rudel, T.K., Coomes, O.T., Moran, E., Achard, F., Angelsen, A., Xu, J. & Lambin, E. (2005) Forest transitions: towards a global understanding of land use change. *Global Environmental Change*, **15**, 23–31.

Ryser, P. (2006) The mysterious root length. *Plant and Soil*, **286**, 1–6.

Schimel, D., Stillwell, M.A. & Woodmansee, R.G. (1985) Biogeochemistry of C, N, and P in a Soil Catena of the Shortgrass Steppe. *Ecology*, **66**, 276–282.

Schmidt, M., Jochheim, H., Kersebaum, K.-C., Lischeid, G. & Nendel, C. (2017) Gradients of microclimate, carbon and nitrogen in transition zones of fragmented landscapes – a review. *Agricultural and Forest Meteorology*, **232**, 659–671.

Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J.-L., Gonzalez, M. & Moares Domínguez, C. (2009) Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and Management*, **258**, 600–608.

Seibert, J., Stendahl, J. & Sørensen, R. (2007) Topographical influences on soil properties in boreal forests. *Geoderma*, **141**, 139–148.

Sélinger-Looten, R. (2000) *Déterminisme de la biodiversité des formations herbacées alluviales du bassin versant de la Sarre: phytosociologie, dynamique, fonctionnement et restauration*. Université de Metz, pp. 397.

Selleck, G.W. (1960) The climax concept. *The Botanical Review*, **26**, 534–545.

Siebel, H.N. & Blom, C. (1998) Effects of irregular flooding on the establishment of tree species. *Acta Botanica Neerlandica*, **47**, 231–240.

da Silveira Pontes, L., Louault, F., Carrère, P., Maire, V., Andueza, D. & Soussana, J.-F. (2010) The role of plant traits and their plasticity in the response of pasture grasses to nutrients and cutting frequency. *Annals of Botany*, **105**, 957–965.

Simberloff, D.S. (1974) Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual review of Ecology and Systematics*, **5**, 161–182.

Sitzia, T. (2007) Hedgerows as corridors for woodland plants: a test on the Po Plain, northern Italy. *Plant Ecology*, **188**, 235–252.

Soga, M. & Koike, S. (2013) Mapping the potential extinction debt of butterflies in a modern city: implications for conservation priorities in urban landscapes: Mapping the potential extinction debt of butterflies. *Animal Conservation*, **16**, 1–11.

Soga, M., Yamaura, Y. & Koike, S. (2013) From ecological pessimism to conservation chance: reviving living dead in changing landscapes. *Animal Conservation*, **16**, 16–18.

Soliveres, S., Eldridge, D.J., Maestre, F.T., Bowker, M.A., Tighe, M. & Escudero, A. (2011) Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of facilitation across environmental gradients: Towards a unifying framework. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **13**, 247–258.

Solon, J., Degórski, M. & Roo-Zielińska, E. (2007) Vegetation response to a topographical-soil gradient. *CATENA*, **71**, 309–320.

Strayer, D.L., Power, M.E., Fagan, W.F., Pickett, S.T.A. & Belnap, J. (2003) A classification of ecological boundaries. *BioScience*, **53**, 723–729.

Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T. & Navas, M.-L. (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, **14**, 1125–1140.

Takhtajan, A.L., Crovello, T.J. & Cronquist, A. (1986) *Floristic regions of the World*. University of California Press, Berkeley, pp. 401.

Tansley, A.G. (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, **16**, 284–307.

Taylor, D.R., Aarssen, L.W. & Loehle, C. (1990) On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, **58**, 239–250.

Thimonier, A., Dupouey, J.L. & Timbal, J. (1992) Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, **55**, 149–167.

Thoreau, H.D. (1887) *The succession of forest trees: and wild Apples*. Houghton, Mifflin, pp. 90.

Tilman, D. (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, **58**, 3–15.

Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371**, 65–66.

Tilman, E.A., Tilman, D., Crawley, M.J. & Johnston, A.E. (1999) Biological weed control via nutrient competition: potassium limitation of dandelions. *Ecological Applications*, **9**, 103–111.

Tüxen, R. (1952) Hecken und gebüsche. *Mitt. Geogr. Ges. Hamburg,* **50**, 85-117.

Van Breemen, N. (ed). (1998) *Plant-induced soil changes: processes and feedbacks*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 254.

Van der Maarel, E. (1990) Ecotones and ecoclines are different. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 135–138.

Van Der Maarel, E. & Westhoff, V. (1964) The vegetation of the dunes near Oostvoorne (the Netherlands) with a vegetation Map1. *Wentia*, **12**, 1–61.

Van Tienderen, P.H. (1991) Evolution of generalists and specialist in spatially heterogeneous environments. *Evolution*, **45**, 1317–1331.

Vanpeene Bruhier, S. (1998) *Transformations des paysages et dynamique de la biodiversité végétale. Les écotones, un concept clé pour l'étude des végétations post-culturales. L'exemple de la commune d'Aussois (Savoie).* ENGREF Paris, pp. 590.

Vecrin, M.-P. (2003) *Mécanismes de restauration de la biodiversité végétale dans les prairies alluviales après une phase de culture*. Université de Metz, pp. 231.

Vécrin, M. p., van Diggelen, R., Grévilliot, F. & Muller, S. (2002) Restoration of species-rich flood-plain meadows from abandoned arable fields in NE France. *Applied Vegetation Science*, **5**, 263–270.

Vécrin, M.P., Grévilliot, F. & Muller, S. (2007) The contribution of persistent soil seed banks and flooding to the restoration of alluvial meadows. *Journal for Nature Conservation*, **15**, 59–69.

Vécrin, M. p. & Muller, S. (2003) Top-soil translocation as a technique in the re-creation of species-rich meadows. *Applied Vegetation Science*, **6**, 271–278.

Vellend, M. & Kharouba, H.M. (2013) Setting conservation priorities when what you see is not what you get. *Animal Conservation*, **16**, 14–15.

Vellend, M., Srivastava, D.S., Anderson, K.M., Brown, C.D., Jankowski, J.E., Kleynhans, E.J., Kraft, N.J.B., Letaw, A.D., Macdonald, A.A.M., Maclean, J.E., Myers-Smith, I.H., Norris, A.R. & Xue, X. (2014) Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, **123**, 1420–1430.

Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G. & Hermy, M. (2006) Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology*, **87**, 542–548.

Verheyen, K., Guntenspergen, G.R., Biesbrouck, B. & Hermy, M. (2003a) An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology*, **91**, 731–742.

Verheyen, K. & Hermy, M. (2004) Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 125–134.

Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M. & Foster, D.R. (2003b) Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology*, **91**, 563–577.

Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290–2301.

Vinnikov, K.Y., Robock, A., Speranskaya, N.A. & Schlosser, C.A. (1996) Scales of temporal and spatial variability of midlatitude soil moisture. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **101**, 7163–7174.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.

Voicu, M.F. & Comeau, P.G. (2006) Microclimatic and spruce growth gradients adjacent to young aspen stands. *Forest Ecology and Management*, **221**, 13–26.

Wang, J., Fu, B., Qiu, Y. & Chen, L. (2001) Soil nutrients in relation to land use and landscape position in the semi-arid small catchment on the loess plateau in China. *Journal of Arid Environments*, **48**, 537–550.

Weathers, K.C., Cadenasso, M.L. & Pickett, S.T.A. (2001) Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology*, **15**, 1506–1514.

Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E.J.W., van Ruijven, J., Kuyper, T.W., Mohren, G.M.J. & Sterck, F.J. (2016) Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytologist*, **211**, 1159–1169.

Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. (2011) Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 2403–2413.

Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**, 213–227.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 125–159.

Whittaker, R.H. (1953) A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs*, **23**, 41–78.

Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279–338.

Whittaker, R.H. (1967) Gradient analysis of vegetation*. *Biological Reviews*, **42**, 207–264.

Whittaker, R.H. (1975) *Communities and ecosystems*. Macmillan, pp. 434.

Whittaker, R.H. & Levin, S.A. (1977) The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology*, **12**, 117–139.

Wilson, J.B. (1999) Assembly rules in plant communities. In: *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, pp. 130–164.

Wilson, J.B., Peet, R.K., Dengler, J. & Pärtel, M. (2012) Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 796–802.

Woodwell, G.M. & Whittaker, R.H. (1968) Primary production in terrestrial ecosystems. *American Zoologist*, **8**, 19–30.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.

Young, A. & Mitchell, N. (1994) Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation*, **67**, 63–72.

Zobel, M., Maarel, E. & Dupré, C. (1998) Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science*, **1**, 55–66.

Annexes

Annexe 1. Classification des espèces en pools d'espèces spatiaux selon leur position le long des interfaces forêt-prairie et en pools d'espèces temporels selon l'histoire de l'habitat en forêt et en prairie. Nomenclature suivant TAXREF version 7 (https://inpn.mnhn.fr).

	Pool spatial	Pool temporel en forêt	Pool temporel en prairie	Dette d'extinction	Crédit de colonisation
Athyrium filix-femina	f	u	u		
Carex sylvatica	f	af	u		rf
Circaea lutetiana	f	rf	u		
Dryopteris carthusiana	f	u	NA		
Dryopteris filix-mas	f	rf	i		
Fagus sylvatica	f	af	i		rf
Galeopsis tetrahit	f	u	i		
Geranium robertianum	f	rf	u		
Lamium galeobdolon	f	af	i		rf
Luzula pilosa	f	af	NA		rf
Milium effusum	f	u	i		
Phyteuma spicatum	f	af	NA		rf
Primula elatior	f	af	u		rf
Veronica montana	f	af	u		rf
Acer campestre	fe	u	u		
Anemone nemorosa	fe	af	rg	rg	rf
Brachypodium sylvaticum	fe	rf	u		
Carpinus betulus	fe	af	rg	rg	rf
Convallaria majalis	fe	af	i		rf
Crataegus laevigata	fe	af	u		rf
Crataegus monogyna	fe	rf	u		
Deschampsia cespitosa	fe	u	u		
Fragaria vesca	fe	u	u		
Fraxinus excelsior	fe	u	u		
Geum urbanum	fe	rf	u		
Hedera helix	fe	af	u		rf
Polygonatum multiflorum	fe	u	u		
Potentilla sterilis	fe	af	rg	rg	rf
Quercus robur	fe	u	u		
Rosa arvensis	fe	u	u		
Rubus fruticosus	fe	u	u		
Rubus idaeus	fe	u	u		
Sorbus torminalis	fe	u	u		
Stellaria holostea	fe	u	rg	rg	
Viola reichenbachiana	fe	af	rg	rg	rf
Carex riparia	e	rf	u		
Cornus sanguinea	e	rf	u		
Dactylis glomerata	e	u	u		
Ligustrum vulgare	e	u	u		

	Pool spatial	Pool temporel en forêt	Pool temporel en prairie	Dette d'extinction	Crédit de colonisation
Poa nemoralis	e	u	u		
Prunus spinosa	e	rf	u		
Scrophularia nodosa	e	u	u		
Vicia sepium	e	u	rg		
Filipendula ulmaria	eg	rf	ag	rf	rg
Juncus conglomeratus	eg	rf	ag	rf	rg
Lathyrus pratensis	eg	u	u		
Lysimachia nummularia	eg	rf	u	rf	
Poa trivialis	eg	rf	u	rf	
Rumex crispus	eg	rf	u	rf	
Veronica chamaedrys	eg	i	u		
Achillea ptarmica	g	NA	ag		rg
Agrostis stolonifera	g	u	u		
Ajuga reptans	g	u	u		
Alopecurus geniculatus	g	rf	u	rf	
Anthoxanthum odoratum	g	i	u		
Bellis perennis	g	NA	u		
Bromus racemosus	g	NA	u		
Cardamine pratensis	g	rf	u	rf	
Carex disticha	g	NA	ag		rg
Centaurea jacea	g	NA	u		
Cerastium fontanum	g	i	u		
Cynosurus cristatus	g	NA	u		
Dactylorhiza majalis	g	NA	u		
Holcus lanatus	g	rf	u	rf	
Lolium perenne	g	NA	u		
Lotus corniculatus	g	NA	u		
Lychnis flos-cuculi	g	rf	u	rf	
Medicago lupulina	g	NA	u		
Molinia caerulea	g	NA	u		
Myosotis scorpioides	g	i	u		
Plantago lanceolata	g	NA	u		
Prunella vulgaris	g	i	u		
Ranunculus repens	g	rf	ag	rf	rg
Rumex acetosa	g	i	u		
Schedonorus pratensis	g	i	u		
Selinum carvifolia	g	NA	u		
Silaum silaus	g	NA	u		
Stellaria graminea	g	i	u		
Succisa pratensis	g	NA	u		
Trifolium dubium	g	NA	u		
Trifolium pratense	g	NA	u		
Trifolium repens	g	NA	u		
Vicia cracca	g	NA	u		
Alopecurus pratensis	u	i	u		

	Pool spatial	Pool temporel en forêt	Pool temporel en prairie	Dette d'extinction	Crédit de colonisation
Angelica sylvestris	u	rf	u		
Arrhenatherum elatius	u	i	u		
Arum maculatum	u	rf	rg		
Bromus hordeaceus	u	NA	u		
Carex acuta	u	i	u		
Carex flacca	u	rf	u		
Carex ovalis	u	i	u		
Carex pallescens	u	u	u		
Carex pilulifera	u	u	i		
Carex remota	u	u	i		
Colchicum autumnale	u	i	u		
Corylus avellana	u	u	u		
Festuca rubra	u	u	u		
Galium aparine	u	rf	u		
Galium mollugo	u	NA	rg		
Galium palustre	u	rf	u		
Glechoma hederacea	u	u	u		
Glyceria fluitans	u	u	u		
Heracleum sphondylium	u	u	u		
Hypericum hirsutum	u	u	u		
Iris pseudacorus	u	rf	u		
Juncus effusus	u	u	u		
Lapsana communis	u	u	rg		
Leucanthemum vulgare	u	NA	u		
Lonicera periclymenum	u	u	u		
Luzula campestris	u	NA	u		
Lysimachia vulgaris	u	i	u		
Medicago sativa	u	NA	u		
Phalaris arundinacea	u	rf	u		
Pilosella officinarum	u	NA	u		
Poa chaixii	u	af	i		
Poa pratensis	u	NA	u		
Potentilla erecta	u	i	u		
Primula veris	u	i	u		
Ranunculus acris	u	NA	u		
Ranunculus flammula	u	NA	ag		
Rhinanthus minor	u	NA	u		
Rubus caesius	u	rf	u		
Schedonorus giganteus	u	u	u		
Stachys sylvatica	u	u	u		
Taraxacum officinale	u	u	u		
Tilia cordata	u	af	NA		
Urtica dioica	u	rf	u		
Valeriana officinalis	u	rf	u		
Veronica officinalis	u	u	u		

	Pool spatial	Pool temporel en forêt	Pool temporel en prairie	Dette d'extinction	Crédit de colonisation
Viburnum opulus	u	rf	u		
Acer pseudoplatanus	i	i	NA		
Achillea millefolium	i	NA	u		
Adoxa moschatellina	i	i	i		
Aegopodium podagraria	i	i	i		
Agrimonia eupatoria	i	i	u		
Agrostis canina	i	i	i		
Agrostis capillaris	i	i	NA		
Allium sphaerocephalon	i	NA	i		
Allium vineale	i	NA	i		
Alopecurus rendlei	i	NA	i		
Anthriscus sylvestris	i	NA	i		
Arctium lappa	i	NA	i		
Argentina anserina	i	NA	u		
Betonica officinalis	i	NA	u		
Betula pendula	i	i	i		
Briza media	i	NA	u		
Calamagrostis epigejos	i	NA	i		
Caltha palustris	i	i	i		
Calystegia sepium	i	rf	u		
Campanula trachelium	i	u	i		
Cardamine amara	i	i	i		
Carex acutiformis	i	i	i		
Carex cuprina var. curpina	i	NA	i		
Carex hirta	i	rf	u		
Carex muricata	i	u	u		
Carex nigra	i	NA	i		
Carex panicea	i	i	u		
Carex pendula	i	u	u		
Carex umbrosa	i	i	NA		
Carex vulpina	i	i	u		
Castanea sativa	i	NA	i		
Centaurea nigra	i	NA	u		
Cirsium arvense	i	i	u		
Circium olearaceum	i	rf	u		
Cirsium palustre	i	i	u		
Cirsium vulgare	i	rf	i		
Cruciata laevipes	i	NA	i		
Daucus carota	i	NA	rg		
Epilobium angustifolium	i	NA	i		
Epilobium montanum	i	rf	i		
Epipactis purpurata	i	i	NA		
Euonymus europaeus	i	u	u		
Euphorbia amygdaloides	i	i	i		
Euphorbia stricta	i	NA	i		

	Pool spatial	Pool temporel en forêt	Pool temporel en prairie	Dette d'extinction	Crédit de colonisation
Festuca heterophylla	i	NA	i		
Ficaria verna	i	u	u		
Fragaria moschata	i	i	NA		
Frangula dodonei	i	i	i		
Galium verum	i	NA	u		
Geranium dissectum	i	NA	i		
Hieracium murorum	i	i	NA		
Holcus mollis	i	i	NA		
Hypericum perforatum	i	u	u		
Hypochaeris radicata	i	NA	u		
Jacobaea aquatica	i	NA	i		
Jacobaea erucifolia	i	NA	i		
Knautia arvensis	i	NA	i		
Koeleria pyramidata	i	NA	i		
Lathyrus linifolius subsp. Montanus	i	i	u		
Leontodon hispidus	i	NA	u		
Lycopus europaeus	i	rf	u		
Lythrum salicaria	i	rf	u		
Malus sylvestris	i	rf	i		
Melampyrum pratense	i	i	i		
Mentha aquatica	i	NA	i		
Mentha arvensis	i	NA	u		
Moehringia trinervia	i	rf	NA		
Myosotis arvensis	i	i	i		
Neottia nidus-avis	i	u	NA		
Oenanthe fistulosa	i	NA	i		
Oxalis acetosella	i	u	NA		
Paris quadrifolia	i	u	i		
Picris hieracioides	i	NA	i		
Pimpinella major	i	NA	u		
Plantago major	i	NA	u		
Plantago media	i	NA	u		
Polygala comosa	i	NA	i		
Polygala vulgaris	i	NA	i		
Populus tremula	i	u	rg		
Potentilla reptans	i	NA	u		
Poterium sanguisorba	i	NA	u		
Prunella laciniata	i	NA	u		
Prunus avium	i	u	NA		
Pulmonaria montana	i	u	u		
Pulmonaria obscura	i	i	NA		
Ranunculus auricomus	i	u	u		
Rosa canina	i	u	i		
Rosa spinosissima	i	i	NA		
Rumex obtusifolius	i	u	u		

	Pool spatial	Pool temporel en forêt	Pool temporel en prairie	Dette d'extinction	Crédit de colonisation
Rumex sanguineus	i	rf	i		
Salix aurita	i	NA	i		
Salix caprea	i	i	i		
Salix cinerea	i	i	u		
Sanguisorba officinalis	i	NA	i		
Schedonorus arundinaceus	i	NA	i		
Serratula tinctoria	i	NA	i		
Solanum dulcamara	i	rf	i		
Sonchus asper	i	NA	i		
Sonchus oleraceus	i	NA	i		
Stachys palustris	i	i	i		
Stellaria media	i	NA	i		
Tanacetum vulgare	i	NA	i		
Tilia platyphyllos	i	i	i		
Tragopogon pratensis	i	NA	i		
Trisetum flavescens	i	NA	i		
Ulmus minor	i	i	NA		
Valeriana dioica	i	rf	u		
Viburnum lantana	i	u	NA		
Vicia sativa	i	NA	i		
Viola hirta	i	NA	i		
Viola mirabilis	i	u	i		
Viola odorata	i	NA	i		
Viola riviniana	i	i	i		
x Schedolium loliaceum	i	NA	i		
Alchemilla xanthochlora	NA	NA	i		
Alliaria petiolata	NA	NA	i		
Alnus glutinosa	NA	rf	i		
Anisantha sterilis	NA	NA	i		
Apera spica-venti	NA	NA	i		
Arenaria serpyllifolia	NA	NA	rg		
Asparagus officinalis	NA	i	NA		
Bromopsis benekenii	NA	i	NA		
Bromopsis erecta	NA	NA	i		
Campanula cervicaria	NA	NA	i		
Carex digitata	NA	i	NA		
Carex elongata	NA	i	i		
Cardamine flexuosa	NA	i	NA		
Carex vesicaria	NA	i	NA		
Chaerophyllum temulum	NA	i	NA		
Chenopodium album	NA	i	NA		
Clinopodium vulgare	NA	NA	i		
Convolvulus arvensis	NA	NA	i		
Crepis biennis	NA	NA	u		
Cystopteris fragilis	NA	i	NA		

	Pool spatial	Pool temporel en forêt	Pool temporel en prairie	Dette d'extinction	Crédit de colonisation
Dactylorhiza fuchsii	NA	NA	i		
Daphne mezereum	NA	i	NA		
Elymus caninus	NA	i	NA		
Epilobium hirsutum	NA	rf	NA		
Epipactis helleborine	NA	rf	i		
Equisetum arvense	NA	rf	u		
Equisetum telmateia	NA	rf	i		
Eupatorium cannabinum	NA	rf	i		
Glyceria maxima	NA	i	NA		
Hieracium vulgatum	NA	i	NA		
Humulus lupulus	NA	i	NA		
Hylotelephium telephium	NA	i	i		
Hypericum montanum	NA	i	u		
Impatiens noli-tangere	NA	i	NA		
Loncomelos pyrenaicus	NA	u	i		
Lonicera xylosteum	NA	i	NA		
Lotus pedunculatus	NA	rf	NA		
Luzula luzuloides	NA	i	NA		
Melissa officinalis	NA	NA	i		
Persicaria amphibia	NA	NA	i		
Phleum pratense	NA	i	NA		
Picea abies	NA	i	NA		
Pyrus communis subsp. pyraster	NA	i	NA		
Ranunculus tuberosus	NA	i	NA		
Rhamnus cathartica	NA	NA	i		
Ribes nigrum	NA	i	NA		
Ribes uva-crispa	NA	i	NA		
Sambucus nigra	NA	i	NA		
Saxifraga granulata	NA	NA	i		
Scirpus sylvaticus	NA	rf	u		
Scutellaria galericulata	NA	i	NA		
Senecio sylvaticus	NA	i	NA		
Solidago virgaurea	NA	i	NA		
Symphytum officinale	NA	i	u		
Thysselinum palustre	NA	i	NA		
Vicia villosa	NA	NA	i		
Viola alba	NA	NA	i		

Pool spatial : f (espèces spécialistes strictes de forêt), fe (espèces spécialistes transgressives de forêt), e (espèces spécialistes de lisière), eg (espèces spécialistes transgressives de prairie), g (espèces spécialistes strictes de prairie). Pool temporel en forêt : af (espèces spécialistes de forêt ancienne), rf (espèces spécialistes de forêt récente). Pool temporel en prairie : ag (espèces spécialistes de prairie ancienne), rg (espèces spécialistes de prairie récente). Quelque soit le pool : u (espèces généralistes), i (espèces peu fréquentes) et NA (espèces absentes). Dette d'extinction et crédit de colonisation: rf (espèces en dette d'extinction ou crédit de colonisation en forêt récente), rg (espèces en dette d'extinction ou crédit de colonisation en prairie récente). Les espèces en dette d'extinction ou en crédit de colonisation sont indiquées par ombrage.

Index des figures

Figure 1. Exemple de succession autogénique progressive en Amérique du Nord et évolution de la biomasse végétale.....8

Figure 2. Changements d'occupation du sol et dynamique des formations végétales entre forêt et milieux ouverts (cultures, prairies, pâtures).....10

Figure 3. Zonation pré-forestière dans une lisière extra-forestière non contrainte.....11

Figure 4. Les communautés végétales vues selon Clements, Gleason et Whittaker exprimées sous forme de courbes de réponse des espèces le long d'un gradient environnemental.....13

Figure 5. Mécanismes de dispersion des espèces au sein des ou entre communautés selon les modèles île-continent, méta-communauté et intégré.....15

Figure 6. Concept de communauté intégrée.....17

Figure 7. Filtrage et distribution des espèces du pool d'espèces régional aux communautés végétales entre deux habitats, forêt et prairie.....18

Figure 8. Exemples de fonctions et marqueurs fonctionnels associés.....19

Figure 9. Filtrage par les valeurs de traits en absence et présence de variabilité intra-spécifique.....21

Figure 10. Délinéation d'une interface forêt-prairie.....25

Figure 11. Principaux gradients environnementaux et biotiques et distribution supposée des pools d'espèces au sein des interfaces forêt-prairie.....27

Figure 12. Evolution de la surface des bois et forêts en France depuis le début du XIXème siècle.....31

Figure 13. Changements d'occupation du sol en France entre 2006 et 2014.....32

Figure 14. Changement ou continuité de l'état boisé au cours du temps et termes associés.....33

Figure 15. Déplacement de lisière par afforestation et héritage floristique au sein des communautés végétales de forêt récente.....35

Figure 16. Evolution au cours du temps de la dette d'extinction selon la longueur de vie des espèces et richesse spécifique attendue selon la surface des patchs d'habitats.....38

Figure 17. Effet lisière sur la composition des communautés au sein de patchs d'habitats de surface décroissante.....39

Figure 18. Organisation de la thèse selon les objectifs et problématiques. Les numéros correspondent aux objectifs détaillés dans le texte.....47

Figure 19. Localisation du Parc Naturel Régional de Lorraine et de ses principales régions naturelles en France. En bleu : plaines argileuses de la Woëvre et du Pays des Etangs étudiées dans cette thèse.....51

Figure 20. Topographie et profils de sols le long d'un flanc de colline steppique.....52

Figure 21. Surfaces et pourcentages du territoire du PNRL occupés par les forêts, prairies et cultures prises ensembles et séparément.....55

Figure 22. Surfaces des occupations selon leur histoire au sein du PNRL.....56

Figure 23. Distribution des forêts, prairies et cultures par classes de TPI selon leur histoire au sein du PNRL.....58

Figure 24. Clé dichotomique des interfaces entre milieux fermés et milieux ouverts.....64

Figure 25. Design d'étude des interfaces forêt-prairie.....66

Figure 26. Nombre d'échantillons utilisés pour les analyses de traits par niveau hiérarchique.....70

Figure 27. Relations entre tables de données et variables utilisées dans les modèles pour chacun des trois chapitres.....75

Figure 28. Rayonnement photosynthétiquement actif à 1,30 m au dessus du sol et au niveau du sol selon la position le long des interfaces forêt-prairie et selon l'histoire de l'habitat.....115

Figure 29. Recouvrement arboré, arbustif et herbacée selon la position le long des interfaces forêt-prairie et selon l'histoire de l'habitat.....116

Figure 30. Rayonnement photosynthétiquement actif à 1,30 m au dessus du sol selon la position le long des interfaces forêt-prairie et selon l'histoire de l'habitat et selon l'histoire de l'habitat.....118

Figure 31. Orientation de la limite forêt-prairie par rapport au sud selon l'histoire de l'habitat.....119

Figure 32. Croisement entree pools d'espèces temporellement spécialistes des habitats et pools d'espèces spatialement spécialistes des habitats.....154

Figure 33. Distribution des espèces spécialistes de forêts anciennes et de forêts récentes parmi les pools d'espèces identifiées le long des interfaces forêt-prairie.....156

Figure 34. Distribution des espèces spécialistes de prairies récentes et de prairies anciennes parmi les pools d'espèces identifiées le long des interfaces forêt-prairie.....157

Figure 35. Distribution topographique moyenne des interfaces forêt-prairie au sein des plaines argileuses de la Woëvre et du Pays des étangs selon le type d'interface.....192

Figure 36. Principaux gradients environnementaux trouvés le long des interfaces forêt-prairie et influence sur la composition des communautés végétales.....195

Figure 37. Changement progressif des conditions environnementales et de la composition des communautés végétales au sein des forêts récentes et des prairies récentes après afforestation et déforestation.....201

Figure 38. Partition de variance de l'effet lisière (*Position*) et de l'effet histoire (*History*) uniquement en forêt, uniquement en prairie et le long des interfaces forêt-prairie.....202

Figure 39. Liens spatiaux et temporels entre végétations au niveau de la strate herbacée le long trois types d'interfaces forêt-prairie.....205

Index des tableaux

Tableau 1. Facteurs de dette d'extinction/crédit de colonisation selon l'histoire de l'habitat....42

Tableau 2. Critères environnementaux utilisés pour la sélection des interfaces forêt-prairie..64

Tableau 3. Propriétés des sols analysées.....68

Tableau 4. Positions le long des interfaces utilisées pour la définition des pools d'espèces....72

Tableau 5. Significativité des différences de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) à 1,30 m au dessus du sol et au niveau du sol selon la position le long des interfaces forêt-prairie après contrôle du recouvrement arboré, arbustif et herbacé.....117

Tableau 6. Significativité des différences de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) à 1,30 m au dessus du sol et au niveau du sol selon la position le long des interfaces forêt-prairie après contrôle du recouvrement arboré, arbustif et herbacé.....118

Tableau 7. Nombre d'espèces et valeurs comparatives de traits aériens pour les pools d'espèces déterminés le long des interfaces forêt-prairie.....197

Résumé

En Europe tempérée, les paysages sont dominés par une mosaïque de forêts, prairies et cultures depuis plusieurs siècles. Cette longue période de temps a permis la spécialisation d'espèces au sein des habitats et de leurs interfaces grâce à de forts contrastes environnementaux. Cependant, de fréquents changements d'occupation du sol ont eu lieu par le passé, lesquels se sont accélérés dans les dernières décennies, remettant en cause la stabilité des communautés végétales et de leur environnement. L'afforestation d'anciennes prairies et l'extension de prairies par déforestation, le plus souvent issues de la progression et de la régression d'anciennes lisières, n'ont que peu été étudiées. Au sein des interfaces foret-prairie, en plus d'un effet lisière induit au sein de chaque habitat par la proximité de l'habitat adjacent, un effet histoire peut s'ajouter au sein des habitats récents, c'est-à-dire un héritage environnemental et/ou floristique (dette d'extinction, crédit de colonisation). Au sein des lisières d'habitats récents, une interaction entre effet lisière et effet histoire peut également être rencontrée. Dans cette thèse, les objectifs ont été d'évaluer l'influence relative de l'effet lisière et de l'effet histoire le long d'interfaces forêt-prairie stables, issues d'afforestation et issues de déforestation en s'intéressant (i) aux conditions environnementales, (ii) à la richesse et à la composition floristique des communautés végétales, et (iii) aux valeurs de traits au sein des communautés. Nos résultats ont montré des gradients croissants d'intensité lumineuse et de nutriments des sols allant des lisières aux cœurs de prairies. En réponse à ces gradients, un fort effet lisière sur la composition des communautés végétales a été trouvé en prairie. Ces différences floristiques entre lisières et cœurs de prairies s'expliquent par la présence d'un grand nombre d'espèces transgressives parmi les espèces spécialistes de forêt, lesquelles ont des valeurs de traits favorisant leur transgression en prairie. A côté de cela, une dette d'extinction d'espèces spécialistes de prairie a été trouvée au sein des forêts récentes, laquelle est responsable d'une hauteur végétative plus importante par rapport aux forêts anciennes. Ces résultats s'expliquent par une intensité lumineuse restée plus élevée au sein des forêts récentes, même après plusieurs décennies. Une dette d'extinction d'espèces spécialistes de forêt a aussi été mise en évidence en lisière de prairie récente, laquelle est le résultat d'une interaction entre effet lisière et effet histoire. En prairie récente, l'effet lisière favorise le maintien des espèces forestières. D'après nos résultats, les lisières de forêt et de prairie, dont la plupart ont subi un déplacement au cours des deux derniers siècles, hébergent de nombreuses espèces végétales spécialistes des habitats anciens, parfois en dette d'extinction. Une réévaluation de la distribution des espèces au sein des communautés végétales de forêts et prairies semble alors nécessaire en tenant en compte de l'histoire des habitats. Face à l'instabilité croissante des forêts et prairies, l'identification des espèces en dette d'extinction représente une chance pour la conservation et la restauration de la biodiversité végétale.

Mots-clés : Communauté végétale, forêt, prairie, effet lisière, afforestation, déforestation, dette d'extinction, trait fonctionnel.

Summary

In temperate Europe, landscapes are dominated by a mosaic of forests, grasslands and crops since several centuries. This long period of time allowed the specialization of species within the habitats and their interfaces thanks to strong environmental contrasts. However, there have been frequent land-use changes in the past, which have accelerated in recent decades, challenging the stability of plant communities and their environment. The afforestation of former grasslands and the extension of grasslands by deforestation, mostly resulting from the progression and regression of the edges, have been poorly studied. In the forest-grassland interfaces, in addition to an edge effect induced in each habitat by the proximity to the adjacent habitat, a history effect can be added in recent habitats, i.e. an environmental and/or floristic legacy (extinction debt, colonization credit). In the recent habitat edges, an interaction between edge effect and history effect can also be encountered. In this thesis, the objectives were to evaluate the relative abundance of the edge effect and the history effect along forest-grassland interfaces stable, from afforestation process and from deforestation process, by studying (i) environmental conditions, (ii) the richness and floristic composition of plant communities, and (iii) trait values within communities. Our results showed increasing gradients of light intensity and soil nutrients ranging from grassland edges to grassland cores. In response to these gradients, a strong edge effect on the composition of plant communities was found in grasslands. These floristic differences between grassland edges and grassland cores are explained by the presence of a large number of transgressive species among the forest specialist species, which have trait values favoring their transgression in grasslands. Besides this, an extinction debt of grassland specialist species has been found in recent forests, which is responsible for a higher vegetative height compared to ancient forests. These results can be explained by the fact that light intensity remained higher in recent forests, even after several decades. An extinction debt of forest specialist species has also been demonstrated in the recent grassland edges, which is the result of an interaction between edge effect and history effect. In recent grasslands, the edge effect favors the maintenance of forest species. According to our findings, forest and grassland edges, most of which have been displaced over the past two centuries, are home to many plant species that are habitat specialists, sometimes in extinction debt. A re-evaluation of the distribution of species within forest and grassland plant communities then seems necessary, taking into account the history of habitats. In a context of increasing forests and grasslands instability, the identification of species in extinction debt represents an opportunity for the conservation and restoration of plant biodiversity.

Keywords: plant community, forest, grassland, edge effect, afforestation, deforestation, extinction debt, functional trait.