



Université Bordeaux 1  
UFR des Sciences Biologiques

Master 2 Recherche Sciences et Technologies  
Mention « Systèmes Ecologiques »,  
Spécialité « Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres »  
Année universitaire 2005-2006

## Rapport de Stage

Emmanuelle HELION

# Modélisation de la distribution de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers en France



Maîtres de stage : Marie-Laure Desprez-Loustau et Corinne Vacher  
UMR BIOGECO, Pathologie Forestière, INRA Bordeaux



Biodiversité, gènes & communautés

## Remerciements

Tout d'abord un grand merci à Marie-Laure de m'avoir accueillie dans son équipe, pour son dynamisme et son optimisme qui m'ont fortement encouragée.

Un grand merci également à Corinne pour tous les conseils qu'elle m'a donnés.

Merci à toutes les deux pour les relectures de ce rapport et de m'avoir donné confiance et assurance dans mon projet de devenir chercheur.

Merci à Dominique, le lien essentiel sans qui ce travail n'aurait pas pu être mené.

Merci à Olivier pour la découverte de la SSCP et de Narbonne ; à Amira, Cécile, Brigitte et Simone pour les renseignements donnés.

Merci à Martine et à Thibaut pour leur patience et leur aide lors des manip que j'ai pu faire.

Merci aux anciens et actuels résidents de la salle stagiaire, Régis, Alice, Jérémy C., Maïa, François et Fabian pour leur bonne humeur.

Et merci aux autres, les personnes de la promo du Master avec qui j'ai passé de bons moments Marie, Maïmiti, Marc, les deux Yoann..., ainsi qu'à Alexandre et Jérémy D.

Merci à Laure.

## Sommaire

Résumé .....	4
Introduction .....	5
Méthodes .....	6
Données de distribution des maladies forestières causées par des champignons parasites....	6
Données géographiques.....	7
Données climatiques .....	7
Données sur la distribution spatiale des essences forestières.....	8
Modélisation de la richesse spécifique .....	10
Résultats .....	15
Variabilité spatiale de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers en France .....	15
Modèle géographique.....	16
Modèle climatique.....	16
Modèle lié aux hôtes .....	17
Modèle complet.....	18
Comparaison des trois modèles.....	18
Discussion .....	19
Conclusion.....	23
Bibliographie.....	25
Liste des sites Internet.....	28
Annexes.....	29

## Résumé

Le but de notre étude est de mieux comprendre la distribution spatiale de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers en France. Nous avons utilisé la base de données du Département Santé des Forêts pour déterminer la richesse spécifique par département administratif. Notre étude révèle l'existence de trois « hotspots » de richesse spécifique des champignons parasites forestiers en France : le nord-est avec la Haute Saône, le sud-ouest avec les Pyrénées Atlantiques et la pointe de la Bretagne avec les Côtes-d'Armor. Un modèle linéaire généralisé suivi d'une analyse en « stepwise » ont été utilisés pour déterminer la combinaison de variables expliquant le mieux cette distribution spatiale. Les variables liées aux hôtes, c'est-à-dire à la qualité (composition spécifique des forêts) et à la quantité (surface forestière) de leur habitat, expliquent 53,42 % de la variabilité observée de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers. Les variables climatiques, en particulier les précipitations et l'humidité expliquent 21,4%. Nous concluons qu'il est important de prendre en compte les précipitations et l'humidité pour prédire les effets du changement climatique sur une modification potentielle des aires de distribution des parasites et de ne pas seulement se focaliser sur la température.

*Mots clefs* : Champignons parasites forestiers, Richesse spécifique, Modèle linéaire généralisé.

## Abstract

The aim of our study is to better understand the spatial distribution of species richness of parasitic fungi of trees in France. We used the database of the French Forest Health Department to determine the species richness in administrative departments. Our study reveals the existence of three parasitic fungi species richness areas in France: the South-Western with Pays Basque, the North-eEastern with les Vosges and the North-Western tip Brittany with les Côtes-d'Armor. A generalized linear model and a stepwise technique were used to determine the best combination of explicative variables to explain this observed spatial distribution. The variables linked with hosts, i.e. quality (forest species composition) and quantity (forest area) of their habitat, explain 53,42% of the observed variation in parasit fungi species richness. Climatic variables, especially precipitations and humidity, explain 21,4%. We conclude that it is important to consider precipitations and humidity to predict the global change effects on a potential modification of area distribution and not only temperature.

*Keywords*: parasitic fungi of trees, species richness, generalized linear model.

## Introduction

Les parasites ont un rôle important dans la structuration des communautés des organismes libres (Morand et Gonzalez, 1997 ; Hudson et Greenman, 1998 ; Poulin, 1999). Ils peuvent affecter l'abondance relative de leurs espèces hôtes en ayant des effets directs sur la fécondité et la survie ou des effets indirects sur la physiologie et le comportement (Minchella et Scott, 1991 ; Thomas *et al.*, 2000). Pourtant, la distribution spatiale de leur diversité spécifique est mal connue, et la plupart des études portent sur les macro-organismes libres tels que les insectes herbivores, les mammifères et les angiospermes (Hawkins *et al.*, 2003 ; Willig *et al.*, 2003 ; Turner, 2004). Les parasites les plus étudiés au niveau de la richesse spécifique sont les parasites des poissons et des mammifères (Nunn *et al.*, 2005 ; Poulin, 2004) et certains groupes, pourtant importants en nombre d'espèces, tels que les champignons, sont laissés de côté. En effet, le nombre d'espèces de champignons est estimé à 1,5 millions et moins de 5% ont été décrites (Hawksworth et Rossman, 1997).

L'étude pionnière de Guernier *et al.* (2004) a révélé l'existence d'un gradient latitudinal de diversité des maladies infectieuses et parasitaires humaines, causées par des bactéries, des virus, des helminthes, des protozoaires et des champignons, largement gouverné par des facteurs climatiques. La richesse spécifique, déclinant lorsque l'on s'éloigne des tropiques, est fortement corrélée positivement à l'amplitude annuelle des précipitations et, dans une moindre mesure, des températures. Ce résultat est en accord avec les observations réalisées sur la distribution des espèces animales et végétales à l'échelle du globe (Hawkins *et al.*, 2003 ; Willig *et al.*, 2003 ; Turner, 2004) et avec l'hypothèse de la dynamique eau-énergie mise en avant par O'Brien (1998). Cette dernière suggère que les patrons de richesse spécifique des plantes à grande échelle dépendent de l'interaction entre l'énergie disponible, représentée par la chaleur et la lumière, et l'eau disponible, représentée par les précipitations. D'autres études appuient cette hypothèse comme celle d'Hawkins *et al.* (2003), où la dynamique eau-énergie fournit une forte explication du gradient de diversité dans l'ensemble de la planète pour une large gamme de groupes taxonomiques, animaux et végétaux.

D'autres études montrent que les variables climatiques ne sont pas les seuls facteurs explicatifs de la distribution de la richesse spécifique. L'hypothèse de l'hétérogénéité spatiale est également souvent utilisée (Kerr et Packer, 1997 ; Ziv, 1998). Celle-ci suppose une relation positive entre la complexité d'habitat et la diversité spécifique : plus un habitat est

hétérogène et plus le nombre d'espèces présentes dans cet habitat est important. A l'échelle continentale, cette hypothèse est proposée pour expliquer l'augmentation de la diversité spécifique des pôles vers les tropiques : la richesse spécifique est plus importante dans les tropiques car ils contiennent plus d'habitats (Davidowitz et Rosenzweig, 1998). Pour les parasites, l'hôte est leur source de nutriments et le lieu de reproduction. Il peut donc être assimilé à l'habitat. Ainsi sur la base de l'hypothèse de l'hétérogénéité spatiale, l'étude de Krasnov *et al.* (2004) met en évidence une corrélation positive entre la richesse spécifique des puces et celle de leurs hôtes suggérant que la diversité des parasites est une réponse à la diversité des hôtes.

Notre étude a pour but de mieux comprendre la distribution de la diversité spécifique des parasites. En se basant sur les données collectées depuis plus de 15 ans par le Département Santé des Forêts, nous examinons les patrons de diversité des maladies forestières causées par des champignons parasites, à l'échelle de la France. Il y a deux objectifs principaux : (1) Décrire la variabilité spatiale de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers en France ; et (2) Rechercher à cette échelle régionale les facteurs pouvant expliquer les patrons observés, c'est-à-dire géographiques, abiotiques (climatiques) ou/et biotiques (distribution des hôtes).

## **Méthodes**

### *Données de distribution des maladies forestières causées par des champignons parasites*

Les données de distribution des maladies forestières causées par des champignons parasites proviennent de la base de données du Département Santé des Forêts (DSF, p.28). Celle-ci recense les problèmes rencontrés dans les forêts françaises depuis 1989. Les personnes chargées de ce recensement sont appelées correspondants observateurs (CO). Les données sont constituées à partir d'observations spontanées de maladies réalisées par les CO. Il ne s'agit donc pas d'un inventaire systématique et le système s'apparente plutôt à un réseau épidémiologique médical. Les champignons parasites sont identifiés à partir des symptômes lorsqu'il n'y a pas d'ambiguïté ou après observation microscopique et isolement par un laboratoire spécialisé (LNPNV Nancy) si besoin. L'observation contient de nombreuses

informations dont la localisation et l'hôte. La base comprend actuellement environ 60 000 fiches dont 19 068 observations de maladies causées par des champignons parasites forestiers. Seulement 11 809 contenant l'identification des champignons et des hôtes au niveau spécifique ont été retenues pour déterminer la richesse spécifique dans chaque département administratif français ; les noms des espèces de champignons ont été mis à jour en utilisant l'Index Fungorum (p.28), la base de données mondiale des champignons, et les espèces synonymes ont ainsi été regroupées. A partir de ces 11 809 fiches la matrice associant la présence ou l'absence de chaque espèce de champignon à chaque département administratif français a été créée. Cette matrice nous a permis de déterminer la richesse spécifique par département. A cause de leurs petites surfaces, les départements de Paris (75), des Yvelines (78), de l'Essonne (91), des Hauts-de-Seine (92), de Seine-Saint-Denis (93), du Val-de-Marne (94) et du Val-d'Oise (95) ont été regroupés en « Paris et Ile de France ». Les communes du département du Territoire de Belfort ont été partagées entre les différents départements alentour.

### *Données géographiques*

Chaque département est caractérisé par la latitude et la longitude de son centre géographique, ainsi que par l'étendue altitudinale de la forêt. Les données sur la latitude et la longitude proviennent de l'article de Dennis *et al.* (2002). L'altitude de la forêt provient de la base de données du DSF en prenant en compte les fiches non associées à un problème lié à un champignon. L'altitude est mentionnée pour 30 491 fiches à partir desquelles a été déduite l'étendue altitudinale de la forêt par département en faisant la différence entre l'observation la plus haute et la plus basse.

### *Données climatiques*

Les données climatiques utilisées (température, précipitation et humidité) sont les normales mensuelles (1961-1990) de 65 stations du réseau Météo France. Ces données ont été interpolées au centre de chaque département par pondération avec la distance sur les cinq stations les plus proches (Bartier et Keller, 1996) :

$$\text{Valeur département} = \frac{\sum (\text{valeur station} \times \frac{1}{d^2})}{\sum \frac{1}{d^2}}$$

La distance  $d$  entre le centre des départements et les différentes stations météo a été calculée en utilisant la formule suivante (p28) :

$$d(A, B) = R \times \text{Arccos} [\cos(\text{lat}A) \times \cos(\text{lat}B) \times \cos(\text{long}A - \text{long}B) + \sin(\text{lat}A) \times \sin(\text{lat}B)]$$

où  $d(A, B)$  est la distance entre le point  $A$  et le point  $B$ ,  $lat$  et  $long$  représentent la latitude et la longitude (exprimées en radian) et  $R$  le rayon de la Terre (6 371 km).

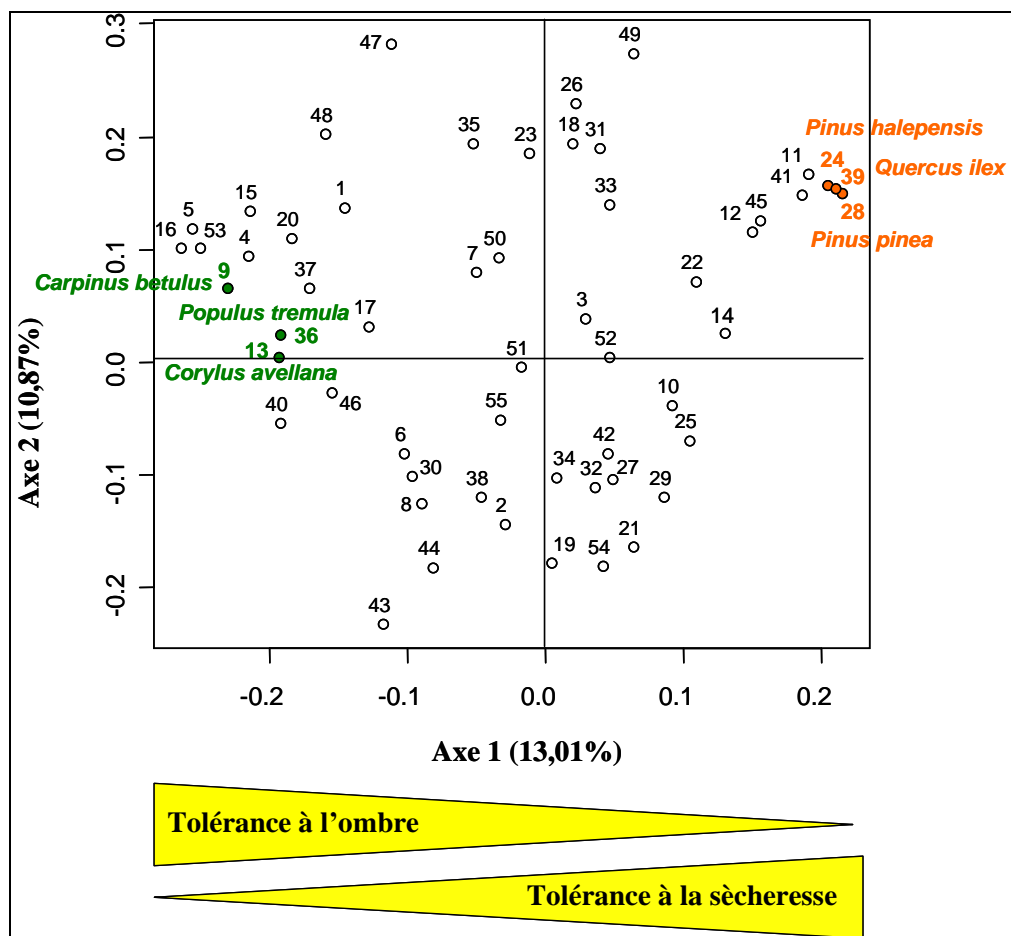
### *Données sur la distribution spatiale des essences forestières*

Les données de départ, c'est-à-dire la surface de chaque essence forestière par département, proviennent de l'Inventaire Forestier National (IFN, p.28). A partir de ces données ont été déterminées la richesse spécifique (55 espèces au total) et la surface en essences forestières pour chaque département. Afin d'affiner l'analyse, nous avons défini quelques variables caractérisant la composition spécifique.

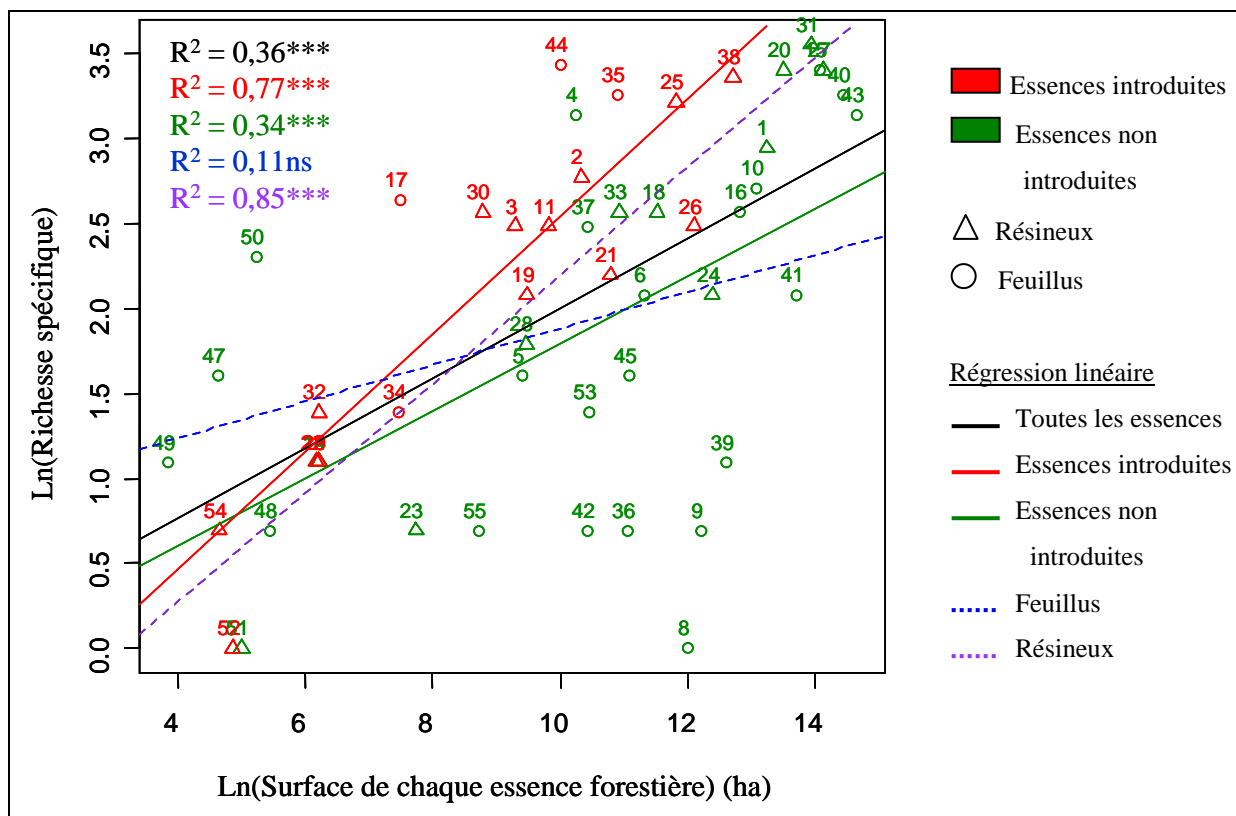
Une Analyse en Composante Principale (ACP) a été effectuée sur la matrice donnant la surface des différentes essences par département (Fig. 1). Les coordonnées des axes 1 et 2 pour chaque département, expliquent respectivement 13% et 11% de la variation observée. L'axe 1 peut être interprété comme un axe de tolérance à l'ombre dans le sens négatif, avec des essences forestières telles que *Corylus avellana*, *Populus tremula*, *Carpinus betulus* bien représentées sur l'axe 1 avec des valeurs fortement négatives, et de tolérance à la sécheresse dans le sens positif avec des essences telles que *Pinus pinea*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis* bien représentées sur l'axe 1 avec des valeurs fortement positives (Rameau *et al.*, 2001). Pour l'axe 2, nous n'avons pas trouvé d'interprétation (édaphique, physiologique...).

A partir de la surface forestière par département, ont été déduits les pourcentages en feuillus et en essences introduites. Les essences forestières ont été considérées comme introduites lorsqu'elles ne sont pas originaires d'Europe et lorsqu'elles l'ont été après 1492, la fin du Moyen-Age correspondant au début de la vague d'introduction de nouveaux végétaux. Le choix de ces deux variables a été déterminé après l'analyse de la relation entre la surface des différents hôtes et le nombre d'espèces de champignons parasites forestiers mentionnées sur chaque hôte (Fig.2).





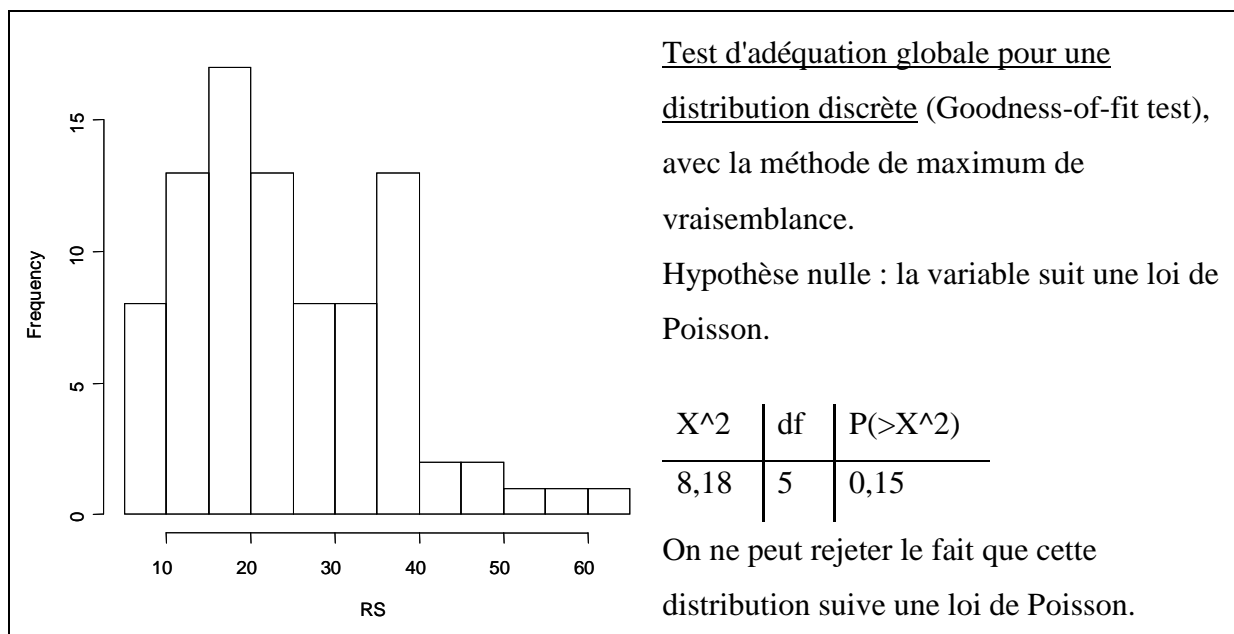
**Figure 1.** Analyse en Composante Principale des essences forestières sur la matrice des surfaces des essences forestières associées à chaque département. La correspondance entre les numéros et le nom des espèces est donnée en annexe (Annexe 1).



**Figure 2.** Relation entre la surface de chaque hôte et le nombre d'espèces de champignons parasites forestiers associé à chacun de ces hôtes (Annexe 1).

### *Modélisation de la richesse spécifique*

La variable dépendante, c'est-à-dire la richesse spécifique des champignons parasites forestiers par département, suit plutôt une distribution de Poisson (Fig. 3) alors que la normalité est rejetée (test de Shapiro-Wilk, p-value = 0,002 avec pour hypothèse nulle le fait que la variable suive une loi normale). Les variables explicatives sont décrites dans le tableau 1. La matrice de corrélation entre les différentes variables est donnée en annexe (Annexe 2). Certaines variables explicatives ont été transformées en logarithme népérien (Effort et SurfF) ou en polynôme de degré 2 (Tmin et Tmax) afin d'améliorer la linéarité de leur relation avec la richesse spécifique.



**Figure 3.** Distribution de la variable dépendante et résultat du test d'adéquation globale.

Nous avons utilisé le modèle linéaire généralisé pour analyser la relation entre la richesse spécifique des champignons parasites forestiers et les différentes variables. Ce modèle permet d'avoir une variable dépendante suivant une distribution autre que la distribution normale (Guisan et Zimmermann, 2000), ici une distribution de Poisson, en utilisant une fonction de lien logarithmique entre la variable dépendante, ici la richesse spécifique des champignons parasites forestiers et le prédicteur linéaire (Eilstein et al, 2005) :

$$\text{Log}(\mu) = \eta \text{ où } \mu \text{ est l'espérance de la variable dépendante } Y : \mu = E[Y]$$

Avec le prédicteur  $\eta = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots$  où les  $X_i$  sont les variables explicatives.

La régression linéaire multiple et sa forme généralisée (modèle linéaire généralisé), sont souvent utilisées pour modéliser les distributions d'espèces (Cocu, 2005 ; Lobo and Martin-Piera, 2002 ; Lobo *et al.*, 2002 ; Lobo *et al.*, 2004 ; Moser *et al.*, 2005).

En plus des données géographiques, climatiques et liées aux hôtes, nous avons inclus deux variables liées à l'échantillonnage : la surface forestière et l'effort d'échantillonnage par département. La relation entre la richesse spécifique et l'aire est une des plus vieilles lois en écologie (Newton et Haigh, 1998 ; Ricklefs et Miller, 2000 ; Allen et White, 2003 ; Lewis,

2006). Nous avons choisi d'inclure comme variable explicative la « surface forestière » des départements, plus liée à l'habitat des organismes étudiés que l'aire totale. La surface forestière varie de 20 000 ha à 550 000 ha selon les départements et la corrélation avec la richesse spécifique des champignons parasites forestiers est significativement positive (Fig.4). Comme indiqué précédemment, le système de collecte des données n'est ni exhaustif, ni systématique. L'intensité d'échantillonnage pourrait ainsi varier selon les CO, les essences forestières (sur-échantillonnage des « essences précieuses ») et plus généralement la « perception de la maladie ». De plus le nombre de CO par unité de surface forestière n'est pas le même pour tous les départements. Nous avons donc créé une variable caractérisant cette intensité d'échantillonnage égale au rapport entre le nombre total d'observations effectuées pour des problèmes non liés à des champignons parasites forestiers et la surface forestière. Cette variable est également corrélée positivement à la richesse spécifique (Fig.5).

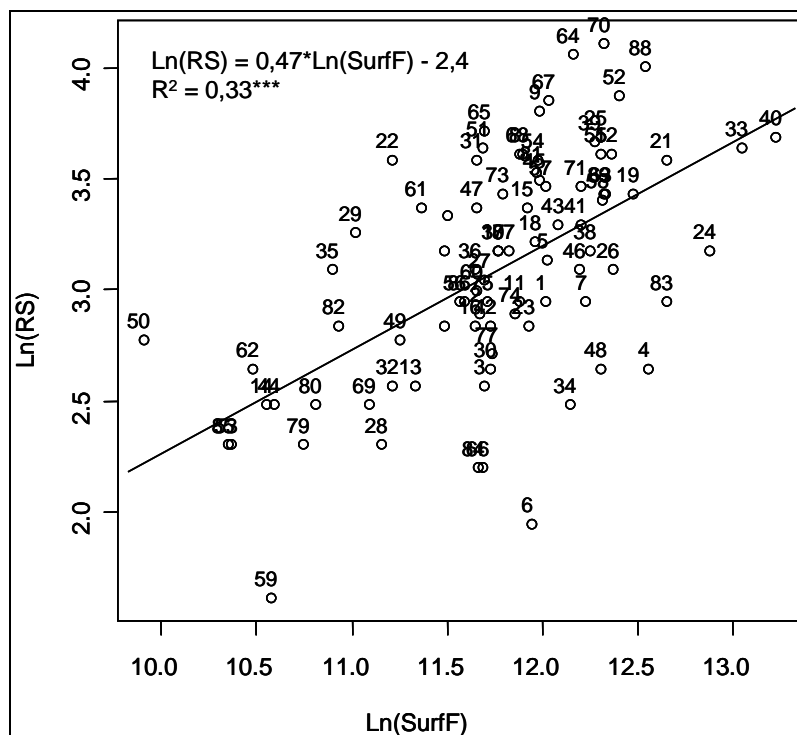
Pour identifier la combinaison de variables qui explique le mieux la variance de la variable dépendante, nous avons effectué une analyse en « stepwise ». Cette analyse entre d'abord la variable qui explique le mieux la variable dépendante, puis à chaque étape, elle cherche la variable qui explique le mieux la variance qui reste à expliquer et teste si les variables entrées auparavant peuvent être éliminées (Lobo and Martin-Piera, 2002). Nous avons testé plusieurs modèles constitués, en plus des variables liées à l'échantillonnage : (1) des variables géographiques, (2) des variables climatiques, (3) des variables liées aux hôtes, et (4) de la combinaison des variables climatiques et liées aux hôtes.

La validité des modèles finaux a été vérifiée en analysant les résidus, en particulier en vérifiant la normalité de la distribution des résidus en effectuant un test de Shapiro-Wilk, et l'homogénéité de la variance après regroupement des valeurs prédites en classes.

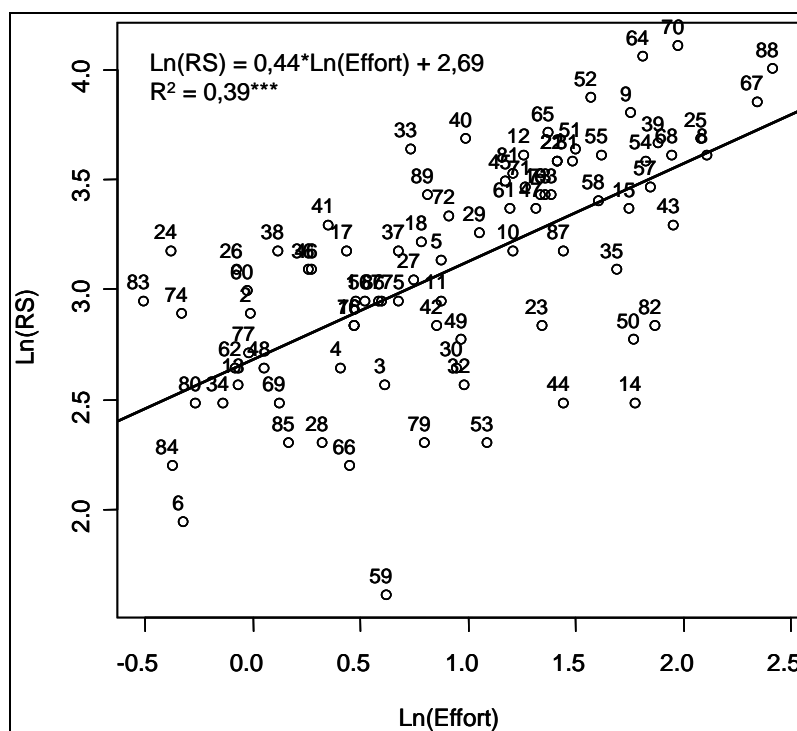
Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel R (p.28).

**Tableau 1.** Liste des variables explicatives.

Variables	Abréviations
<i>Géographiques</i>	
Latitude (degrés décimaux)	Lat
Longitude (degrés décimaux)	Long
Amplitude altitudinale des forêts (mètres)	AltdiffF
<i>Climatiques</i>	
Précipitations totales annuelles (mm)	Ptot
Précipitations moyennes du mois le plus sec (mm)	Pmin
Précipitations moyennes du mois le plus humide (mm)	Pmax
Température moyenne du mois le plus froid (°C)	Tmin
Température moyenne du mois le plus chaud (°C)	Tmax
Humidité moyenne à 9h (%)	H9moy
Différence entre l'humidité moyenne à 15h et 9h (%)	Hmoydiff
<i>Essences forestières (hôtes)</i>	
Richesse spécifique des essences forestières	RSF
Pourcentage de feuillus (par rapport à la surface en forêt)	PF
Pourcentage d'essences introduites (par rapport à la surface en forêt)	Pintro
Axe 1 de l'ACP sur la surface des essences forestières (13,01%)	ACPaxe1
Axe 2 de l'ACP sur la surface des essences forestières (10,87%)	ACPaxe2
<i>Echantillonnage</i>	
Effort d'échantillonnage	Effort
Surface forestière	SurfF



**Figure 4.** Relation entre la surface en essences forestières et la richesse spécifique pour chaque département.



**Figure 5.** Relation entre l'effort d'échantillonnage et la richesse spécifique pour chaque département.

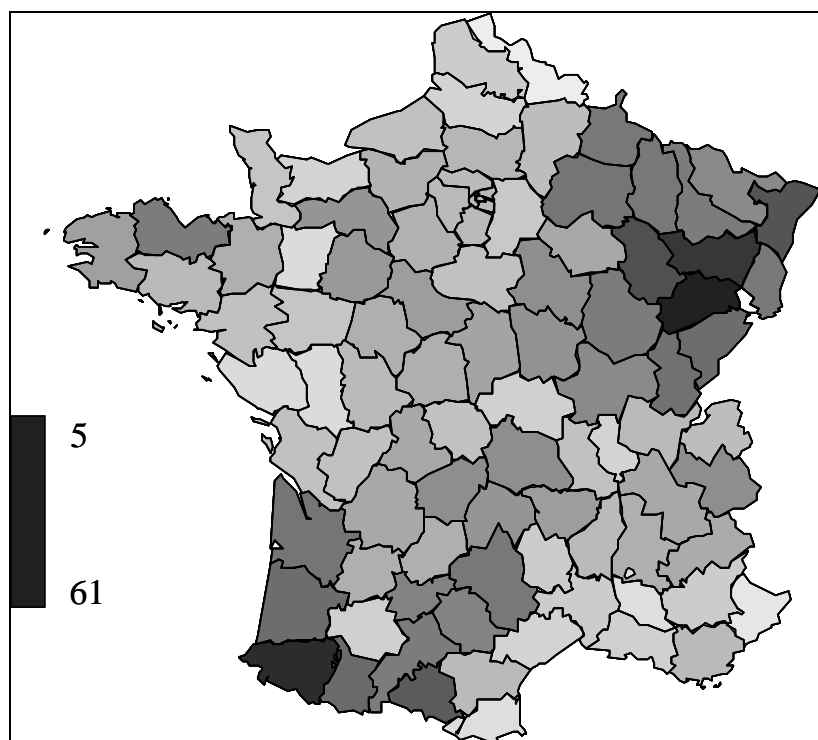
## Résultats

### *Variabilité spatiale de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers en France*

La richesse spécifique des champignons parasites forestiers varie de 5 à 61 selon les départements (Fig. 6), pour une richesse totale de 165 au niveau de la France entière.

Trois principales zones ayant une plus grande richesse spécifique sont visibles :

- le nord-est, en particulier les Vosges avec un maximum de 61 espèces pour le département de la Haute Saône ;
- le sud-ouest, en particulier le Pays Basque avec un maximum de 58 espèces pour le département des Pyrénées-Atlantiques ;
- et dans une moindre mesure, la pointe de la Bretagne avec un maximum de 36 espèces pour le département des Côtes-d'Armor.



**Figure 6.** Richesse spécifique des champignons parasites forestiers par département.

### Modèle géographique

Le modèle explique 76,74% de la variation observée de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers. Toutes les variables géographiques ont été retenues après l'analyse en stepwise (Tab.2). Le modèle est :

$$RS = \exp(0,065 * \text{Lat} - 0,054 * \text{Long} + 0,0002 * \text{Altdiff} + 0,396 * \text{Ln}(\text{Effort}) + 0,536 * \text{Ln}(\text{SurfF}) - 6,014)$$

Les variables liées à l'échantillonnage expliquent une part très importante de la déviance (70%). Les variables géographiques expliquent seulement 6,75% de la variation observée de la richesse spécifique (Fig.7). Celle-ci est surtout expliquée par la longitude, avec une richesse spécifique qui a tendance à être plus importante à l'ouest, et l'amplitude altitudinale des forêts, avec une richesse spécifique plus importante lorsque l'amplitude augmente.

**Tableau 2.** Résultats de l'analyse en stepwise du modèle géographique.

	Coefficients	Erreur Standard	Valeur de Z	Pr(> z )
(Intercept)	-6,014	1,155	-5,207	1,92e-07 ***
Lat	0,065	0,019	3,481	0,00050 ***
Long	-0,054	0,012	-4,484	7,32e-06 ***
AltdiffF	0,0002	0,00006	2,819	0,00482 **
Ln(Effort)	0,396	0,034	11,691	< 2e-16 ***
Ln(SurfF)	0,536	0,047	11,511	< 2e-16 ***

	Df	Déviance	Df résidus	Déviance résidus	% de déviance expliquée	% cumulé de la déviance expliquée
NULL	1		86	484,36		
Lat	1	0,1	85	484,25	0,02	0,02
Long	1	16,21	84	468,05	3,34	3,37
AltdiffF	1	16,37	83	451,67	3,38	6,75
Ln(Effort)	1	202,64	82	249,03	41,84	48,59
Ln(SurfF)	1	136,01	81	112,66	28,15	76,74

### Modèle climatique

Le modèle explique 77,51% de la variation observée de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers. Les variables climatiques retenues par l'analyse en stepwise



sont les précipitations totales annuelles et l'humidité moyenne annuelle à 9 heures (Tab.3).  
Le modèle est :

$$RS = \exp(0,0004 \cdot P_{tot} + 0,021 \cdot H_{9moy} + 0,374 \cdot \ln(\text{Effort}) + 0,412 \cdot \ln(\text{SurfF}) - 4,032)$$

Les variables liées à l'échantillonnage expliquent une part importante de la déviance (56%).  
Les variables climatiques expliquent 21,4% de la variation observée de la richesse spécifique (Fig.7). La richesse spécifique augmente avec la disponibilité en eau représentée par les précipitations et, dans une moindre mesure, l'humidité.

**Tableau 3.** Résultats de l'analyse en stepwise du modèle climatique.

	Coefficients	Erreur Standard	Valeur de Z	Pr(> z )
(Intercept)	-4,032	0,674	-5,984	2,18e-09 ***
Ptot	0,0004	0,0002	2,243	0,0249 *
H9moy	0,021	0,005	3,958	7,55e-05 ***
Ln(Effort)	0,374	0,032	11,751	< 2e-16 ***
Ln(SurfF)	0,412	0,041	10,042	< 2e-16 ***

	Df	Déviance	Df résidus	Déviance résidus	% déviance expliquée	% cumulé de la déviance expliquée
NULL			86	484,36		
Ptot	1	83,4	85	400,96	17,219	17,22
H9moy	1	20,24	84	380,72	4,179	21,40
Ln(Effort)	1	167,22	83	213,5	34,524	55,92
Ln(SurfF)	1	104,57	82	108,93	21,589	77,51

#### *Modèle lié aux hôtes*

Le modèle explique 75,21% de la variation observée de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers. Les variables liées aux hôtes retenues par l'analyse en stepwise sont les axes 1 et 2 de l'ACP (Tab. 4). Le modèle est :

$$RS = \exp(-0,029 \cdot \text{ACPaxe1} - 0,026 \cdot \text{ACPaxe2} + 0,362 \cdot \ln(\text{Effort}) + 0,402 \cdot \ln(\text{SurfF}) - 1,603)$$

Les variables liées à l'échantillonnage expliquent une part importante de la déviance (45,6%).  
Les variables liées aux hôtes expliquent 29,65% de la variation observée de la richesse

spécifique (Fig.7). La richesse spécifique augmente lorsque la présence d'essences forestières tolérantes à l'ombre est plus importante. Par rapport à l'axe 1, l'axe 2 explique très peu la variation de richesse spécifique.

Les variables richesse spécifique en essences forestières, pourcentage en feuillus et en essences introduites ne sont pas retenues.

**Tableau 4.** Résultats de l'analyse en stepwise du modèle lié aux hôtes.

	Coefficients	Erreur Standard	Valeur de Z	Pr(> z )
(Intercept)	-1,603	0,491	-3,264	0,00110 **
ACPaxe1	-0,029	0,01	-2,897	0,00377 **
ACPaxe2	-0,026	0,009	-2,828	0,00468 **
Ln(Effort)	0,362	0,035	10,26	< 2e-16 ***
Ln(SurfF)	0,402	0,039	10,203	< 2e-16 ***

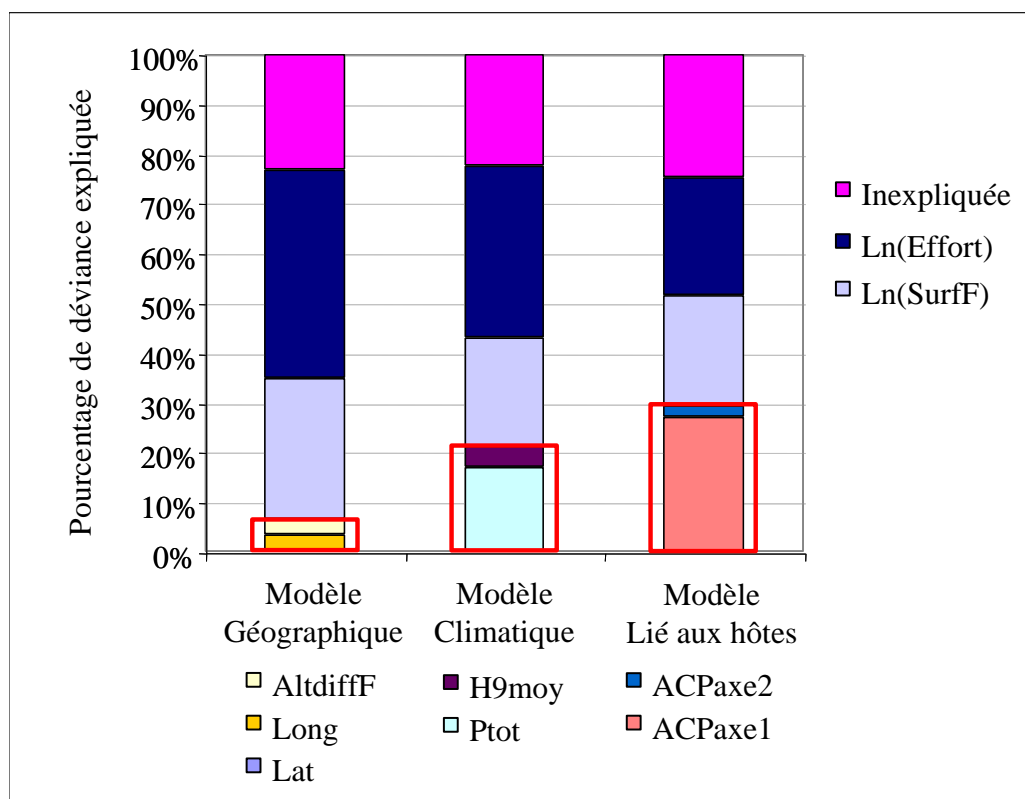
	Df	Déviante	Df résidus	Déviante résidus	% de déviante expliquée	% cumulé de la déviante expliquée
NULL			86	484,36		
ACPaxe1	1	130,76	85	353,6	26,996	26,996
ACPaxe2	1	12,84	84	340,76	2,651	29,65
Ln(Effort)	1	115,14	83	225,62	23,772	53,42
Ln(SurfF)	1	105,54	82	120,08	21,79	75,21

#### *Modèle complet*

Après analyse en stepwise, le modèle complet incluant les variables climatiques et liées aux hôtes est identique au modèle climatique.

#### *Comparaison des trois modèles*

La figure 7 permet de comparer les trois modèles. En ne tenant pas compte des variables liées à l'échantillonnage, le modèle expliquant le mieux la variation de richesse spécifique observée est le modèle lié aux hôtes. En comparaison, le modèle géographique explique très peu la déviance.



**Figure 7.** Pourcentage de déviance expliqué par chacune des variables pour chaque modèle.

## Discussion

Notre étude révèle l'existence de trois « hotspots » de richesse spécifique des champignons parasites forestiers en France : le nord-est avec la Haute Saône, le sud-ouest avec les Pyrénées Atlantiques et la pointe de la Bretagne avec les Côtes-d'Armor. Cette distribution de la diversité spécifique est comparable à celle trouvée dans l'étude de Lobo *et al.* (2004) sur les Aphodiidae (coléoptères) en France.

Les problèmes d'échelle et d'échantillonnage sont à prendre en compte lors des analyses et de la création de modèles explicatifs de la distribution de la richesse spécifique en fonction des variables environnementales.

Les quatre modèles mettent en évidence l'importance de l'effort d'échantillonnage et de la surface en essences forestières dans l'explication de la distribution de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers en France.

L'inégalité des échantillonnages est un problème typique des études sur la biodiversité lorsque différentes personnes ont collecté les données. Cela implique des différences dans la qualité et l'intensité d'échantillonnage et ainsi, quelques régions sont plus étudiées alors que d'autres sont sous échantillonnées (Lobo et Martin-Piera, 2002 ; Wohlgemuth, 1998). La base DSF utilisée pour notre étude présente l'avantage de contenir des observations relatives à différents types d'organismes (champignons et insectes) et à des facteurs abiotiques (accidents climatiques, pollution...). Cela permet de définir une variable d'intensité d'échantillonnage pour chaque type d'observation à partir des autres, par analogie avec les mentions de références en épidémiologie médicale (Lawson, 2001). Par contre, les observations des correspondants observateurs sont basées sur les symptômes et seuls les champignons parasites forestiers posant un problème phytosanitaire sont recensés, entraînant certainement une sous estimation de la diversité spécifique. De plus, la taxonomie des champignons évolue constamment et ainsi certaines espèces recensées dans la base DSF ont récemment été subdivisées en plusieurs espèces (c'est le cas par exemple de *Heterobasidion annosum* et de l'oïdium des chênes).

Prendre en considération l'échelle spatiale est devenu de plus en plus important en particulier pour les études de gradients de richesse spécifique à grande échelle. La notion d'échelle spatiale est alors principalement caractérisée par l'étendue géographique de l'analyse et la taille des unités d'échantillonnage (Rahbek, 2005 ; Willig *et al.*, 2003). L'élaboration d'un modèle et l'identification des variables explicatives dépendent de ces facteurs. En effet, le choix de l'échelle spatiale peut affecter directement les résultats des analyses et ainsi la comparaison des résultats avec d'autres études similaires. Nous avons choisi les départements administratifs comme unité spatiale, compte tenu de la disponibilité de certaines données à cette échelle.

L'augmentation du nombre d'espèces,  $S$ , avec l'aire,  $A$ , est un patron souvent mis en évidence (Newton et Haigh, 1998 ; Ricklefs et Miller, 2000 ; Allen, 2003 ; Lewis, 2006). La relation entre l'aire et la richesse spécifique est une fonction de la forme  $S = cA^z$ , avec  $c$  et  $z$  deux constantes. Après une transformation en logarithme on obtient une relation linéaire  $\ln(S) = z\ln(A) + \ln(c)$ . Pour notre étude, la valeur de  $z$  est de 0,47 ce qui est supérieur aux valeurs habituellement trouvées variant entre 0,1 et 0,25. Cette relativement forte valeur de  $z$  pourrait s'expliquer par le fait que les départements administratifs français sont très hétérogènes les uns par rapport aux autres au niveau de l'habitat des champignons parasites forestiers, avec une évolution historique différente (Allen et White, 2003).

Dans notre étude, les variables liées à l'échantillonnage ajoutées à chacun des modèles permettent d'analyser les résultats en tenant compte du biais généré par l'aire de la surface forestière et la différence d'intensité d'échantillonnage. En effet, ces deux variables sont conservées après les différentes analyses en stepwise et donc les autres variables retenues dans les modèles expliquent la variance autre que celle expliquée par les variables liées à l'échantillonnage.

Le modèle complet (variables climatiques et liées aux hôtes) suggère que ce sont les facteurs climatiques qui expliquent le mieux la variabilité spatiale de la richesse spécifique. Les variables retenues, les précipitations et l'humidité, vont dans le sens d'une augmentation de la richesse spécifique.

L'importance des précipitations et de l'humidité pourrait s'expliquer par le fait que l'eau est un facteur essentiel de croissance et de reproduction des champignons. Elle est indispensable pour la germination et la libération des spores fongiques et joue un rôle important dans la distribution et la dissémination d'un grand nombre de pathogènes dans la même plante ou leur dissémination d'une plante à l'autre. De plus, l'eau augmente la « succulence » des plantes hôtes et ainsi la susceptibilité pour certains pathogènes d'étendre l'affection et la sévérité de la maladie (Agrios, 2005). La température n'apparaît pas comme variable explicative de la diversité, contrairement à d'autres études (Guernier *et al.*, 2004). Cela pourrait s'expliquer par l'échelle régionale de notre étude et le fait que la plupart des champignons ont des formes de survie hivernale et montrent une grande plasticité vis-à-vis de la température. Dans l'étude de Lobo *et al.* (2004) les variables climatiques influençant le plus la richesse spécifique sont également les précipitations et la température a une importance plus limitée.

L'analyse des pourcentages de déviance expliquée dans le modèle climatique et le modèle lié aux hôtes montre que ce dernier explique également bien la distribution de la richesse spécifique (respectivement 21,4% et 29,65% de la déviance totale). L'axe 1 de l'ACP explique 27% de la variance observée, alors que les précipitations et l'humidité expliquent 21,4%. Ces deux modèles reflètent probablement des phénomènes communs puisque l'axe 1 de l'ACP apparaît comme un axe de tolérance à l'ombre dans le sens négatif et à la sécheresse dans le sens positif. De plus, cet axe est significativement corrélé négativement à l'humidité (H9moy) et aux précipitations du mois le plus sec (Pmin).

Contrairement à ce qui était attendu (Krasnov, 2004), la richesse spécifique des hôtes n'est pas incluse dans le modèle en tant que telle, mais elle est fortement corrélée à la variable de l'axe 1 de l'ACP.

Les pourcentages en feuillus et en essences forestières introduites sortent également du modèle. D'après la figure 2, il semblerait que la richesse spécifique en champignons parasites des essences forestières introduites soit souvent supérieure, à surface égale, à celle des espèces indigènes. Pourtant, certaines études mettent en évidence une diminution du nombre de champignons pathogènes infectant les espèces de plantes lorsqu'elles sont établies hors de leur aire d'origine (Mitchell et Alison, 2003). L'effet du pourcentage d'essences introduites est probablement pris en compte dans la variable d'effort d'échantillonnage car ces essences sont utilisées pour le reboisement et sont susceptibles d'être plus surveillées. Par exemple, le pin laricio (*Pinus nigra laricio*), qui est une essence introduite, couvre une surface 8 fois plus petite que le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), qui est une essence indigène, et présente un effort d'échantillonnage (Nombre de fiches autres que liées à des champignons / surface forestière) 6 fois plus important. Certaines espèces indigènes de feuillus occupant des surfaces importantes mais présentes dans des forêts non productives, comme le bouleau (*Betula pendula*) ou le chêne tauzin (*Quercus pyrenaica*) sont sous-représentées. En effet, en comparaison avec le chêne rouge (*Quercus rubra*) qui est une essence introduite, le chêne tauzin, pour une surface forestière équivalente, a un effort d'échantillonnage 53 fois moins important et le bouleau, avec une surface 7 fois plus importante, a un effort d'échantillonnage 118 fois moins important.

Contrairement à ce qui a été montré dans d'autres études (Lobo et al, 2002), les variables géographiques expliquent peu la distribution des espèces de champignons parasites forestiers en France. La richesse spécifique a tendance à augmenter avec la latitude. Ce résultat est en contradiction avec le gradient de diversité spécifique latitudinal observé pour de nombreux groupes taxonomiques (Grytnes et Vetaas, 2002 ; Hawkins *et al.*, 2003 ; Willig *et al.*, 2003 ; Guernier *et al.*, 2004 ; Turner, 2004) montrant une diminution de la richesse spécifique avec l'augmentation de la latitude. Cela peut s'expliquer par l'étendue géographique faible de l'étude par rapport à un gradient observé à l'échelle du globe. La latitude est d'autre part fortement corrélée positivement avec l'humidité dans notre jeu de données.

La richesse spécifique a tendance à diminuer avec la longitude. La corrélation négative entre la longitude et l'humidité est importante et l'humidité explique une bonne part de la variance dans le modèle climatique.

Une étendue altitudinale de la forêt plus grande est associée à une augmentation de la richesse spécifique. Le relief pourrait augmenter la diversité des habitats (étagement et orientation). Dans de nombreuses études, un patron en forme de bosse a été décrit entre la richesse spécifique et l'altitude et ainsi la plus forte richesse spécifique est observée pour des altitudes moyennes (Grytnes, J. A.. 2003 ; Rahbek, 2005 ; Hausdorf, 2006). Il est à noter que les 2 « hotspots » les plus importants de diversité de champignons parasites forestiers observés dans notre étude correspondent à des zones de moyenne montagne avec un étendue altitudinale de 1 707m pour les Pyrénées-Atlantiques et de 1 049m pour la Haute Saône.

## **Conclusion**

A notre connaissance, cette étude est la première sur la distribution spatiale de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers. Seules deux autres études ont été publiées sur ce type d'organismes, centrées sur la richesse spécifique par hôte au niveau de l'espèce pour la première (Strong et Levin, 1975) et du genre pour la seconde (Brändle et Brandl, 2003). De plus, ces études sont basées sur des Atlas et différentes sources de données (10 pour la première étude et 5 pour la seconde) et non pas une base de données d'observations hôtes - champignons parasites.

Notre étude met en évidence l'explication importante de distribution de la richesse spécifique des champignons parasites forestiers par des variables quantitatives et qualitatives liées à l'habitat de ces organismes, c'est-à-dire leurs hôtes : la surface et la composition spécifique de la forêt expliquent 53,42% de la déviance totale observée. Les variables climatiques ont également un fort pouvoir indicatif, en particulier les variables de précipitations et d'humidité, mais pas les variables de température.

Il est donc important de prendre en compte les précipitations et l'humidité pour prédire les effets du changement climatique sur une modification potentielle des aires de distribution des parasites et de ne pas seulement se focaliser sur la température. Ces résultats confortent l'observation de Bale *et al.* (2002) selon laquelle les variables de précipitation ont

souvent été négligées dans les études sur l'impact du changement climatique et méritent plus d'attention.

Une meilleure connaissance de la distribution de ces organismes parasites et des facteurs expliquant les patrons observés a un intérêt épidémiologique pour la prédiction de risques futurs : les zones de forte richesse spécifique pourraient être des sources importantes pour d'autres zones en relation avec des changements globaux tels que des changements climatiques et une augmentation des échanges (Walther *et al.*, 2002), entraînant l'émergence de maladies pouvant avoir un impact important sur la biodiversité (Harvell *et al.*, 2002 ; Nunn *et al.*, 2005). Dans l'hypothèse d'une extension vers le nord de l'aire de la plupart des espèces en relation avec le réchauffement (Parmesan et Yohe, 2003), le Sud Ouest (Pays Basque) pourrait ainsi constituer une source potentielle de parasites forestiers pour d'autres régions de France.

Plusieurs perspectives sont envisageables pour de futures études à la suite de ce travail.

Premièrement, l'étude de la composition spécifique et des abondances relatives permettrait d'avoir une autre vision de la diversité des champignons parasites forestiers, par exemple, les trois « hotspots » contiennent-ils les mêmes espèces ? Quelle est la répartition, l'abondance des espèces ubiquistes et rares ?

Deuxièmement, il serait intéressant d'analyser également la base en terme de réseau d'interaction hôtes-parasites (espèces généralistes / spécialistes, abondance relatives).

Enfin, une étude expérimentale avec des outils moléculaires, par exemple avec la technique de SSCP (Single Strand Conformation Polymorphism ; Scott *et al.*, 1998 ; Kong *et al.*, 2003 et 2005 ) permettant une détermination sans *a priori* de la diversité fongique le long de transects à travers la France, permettrait de confirmer les conclusions de notre étude.



## Bibliographie

- Agrios, G.N.. 2005. Plant Pathology. Elsevier Academic Press, Fifth edition. 922p.
- Allen, A.P., and E.P. White. 2003. Effects of range size on species-area relationships. *Evolutionary Ecology Research* **5**:493-499.
- Bartier, P.M., and C.P. Keller. 1996. Multivariate interpolation to incorporate thematic surface data using inverse distance weighting (IDW). *Computers and Geosciences* **22**:795-799.
- Brändle, M., and R. Brandl. 2003. Species richness on tree: a comparison of parasitic fungi and insects. *Evolutionary Ecology Research* **5**:941-952.
- Cocu, N., R. Harrington, M.D.A. Rounsevell, S.P. Worner, and M. Hulle. 2005. Geographical location, climate and land use influences on the phenology and numbers of the aphid, *Myzus persicae*, in Europe. *Journal of Biogeography* **32**:615-632.
- Davidowitz, G., and M.L. Rosenzweig. 1998. The latitudinal gradient of species diversity among North America grasshoppers (Acrididae) within a single habitat: a test of the spatial heterogeneity hypothesis. *Journal of Biogeography* **25**:553-560.
- Dennis, R.L.H., T.G. Shreeve, T.H. Sparks, and J.E. Lhonore. 2002. A comparison of geographical and neighbourhood models for improving atlas databases. The case of the French butterfly atlas. *Biological Conservation* **108**:143-159.
- Eilstein, D., A. Le Tertre, A. Zeghnoun, S. Cassadou, L. Filleul, L. Pascal, H. Prouvost, C. Declercq, P. Saviuc, A. Lefranc, C. Nunes, B. Chardon, J.-F. Jusot, M. D'Helf, P. Fabre, S. Médina, et P. Quénel. 2005. Séries temporelles et modèles de régression : Application à l'analyse des associations à court terme entre la pollution atmosphérique et la santé. Institut de veille sanitaire. [www.invs.sante.fr/publications/2005/series\\_temporelles/](http://www.invs.sante.fr/publications/2005/series_temporelles/)
- Grytnes, J.A., and O.R. Vetaas. 2002. Species Richness and Altitude: A Comparison between Null Models and Interpolated Plant Species Richness along the Himalayan Altitudinal Gradient, Nepal. *The American Naturalist* **159**:294-304.
- Grytnes, J.A.. 2003. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* **26**:291-300.
- Guernier, V., M.E. Hochberg, J.F. Guégan. 2004. Ecology drives the worldwide distribution of human diseases. *Plos Biology* **2**:0001-0007.

- Guisan, A., and N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**:147-186.
- Harvell, C.D., C.E. Mitchell, J.R. Ward, S. Altizer, A.P. Dobson, R.S. Ostfeld, and M.D. Samuel. 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* **296**:2158-2162.
- Hausdorf, B.. 2006. Latitudinal and altitudinal diversity patterns and Rapoport effects in north-west European land snails and their causes. *Biological Journal of the Linnean Society* **87**:309-323.
- Hawkins, B.A., R. Field, H.V. Cornell, D.J. Currie, J.F. Guegan, D.M. Kaufman, J.T. Kerr, G.G. Mittelbach, T. Oberdorff, E.M. O'Brien, E.E. Porter, and J.R.G. Turner. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* **84**:3105-3117.
- Hawksworth, D.L., and A.Y. Rossman. 1997. Where are all the undescribed Fungi? *Phytopathology* **87**:888-891.
- Hudson, P., and J. Greenman. 1998. Competition mediated by parasites: biological and theoretical progress. *Trends in Ecology and Evolution* **13**:387-390.
- Kerr, J.T., and L. Packer. 1997. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* **385**:252-254.
- Kong, P., C. Hong, P.A. Richardson, and M.E. Gallegly. 2003. Single-strand-conformation polymorphism of ribosomal DNA for rapid species differentiation in genus *Phytophthora*. *Fungal genetics and biology* **39**:238-249.
- Kong, P., P.A. Richardson, and C. Hong. 2005. Direct colony for detection of multiple pythiaceae oomycetes in environmental samples. *Journal of Microbiological Methods* **61**:25-32.
- Krasnov, B.R., G.I. Shenbrot, I.S. Khokhlova, and A.A. Degen. 2004. Relationship between host diversity and parasite diversity: flea assemblages on small mammals. *Journal of Biogeography* **31**:1857-1866.
- Lawson, A.B.. 2001. Disease map reconstruction. *Statistics in Medicine* **20**:2183-2204.
- Lewis, O.T.. 2006. Climate change, species-area curves and the extinction crisis. *Philosophical Transaction of the Royal Society* **361**:163-171.
- Lobo, J.M., J.-P. Lumaret, and P. Jay-Robert. 2002. Modelling the species richness distribution of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. *Global Ecology and Biogeography* **11**:265-277.

- Lobo, J.M., and F. Martin-Piera. 2002. Searching for a Predictive Model for Species Richness of Iberian Dung Beetle Based on Spatial and Environmental Variables. *Conservation Biology* **16**:158-173.
- Lobo, J.M., P. Jay-Robert, and J.-P. Lumaret. 2004. Modelling the species richness distribution for French Aphodiidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Ecography* **27**:145-156.
- Minchella, D.J., and M.E. Scott. 1991. Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. *Trends in Ecology and Evolution* **6**:250-254.
- Mitchell, C.E., and A.G. Power. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**:625-627.
- Morand, S., and E.A. Gonzalez. 1997. Is parasitism a missing ingredient in model ecosystems? *Ecological Modelling* **95**:61-74.
- Moser, D., S. Dullinger, T. Englisch, H. Niklfeld, C. Plutzer, N. Sauberer, H.G. Zechmeister, and G. Grabherr. 2005. Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps. *Journal of Biogeography* **32**:1117-1127.
- Newton, A.C., and J.M. Haigh. 1998. Diversity of ectomycorrhizal fungi in Britain: a test of the species-area relationship, and the role of host specificity. *New Phytologist* **138**:619-627.
- Nunn, C.L., S.M. Altizer, W. Sechrest, and A.A. Cunningham. 2005. Latitudinal gradients of parasite species richness in primates. *Diversity and Distributions* **11**:249-256.
- O'Brien, E.M.. 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* **25**:379-398.
- Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**:37-42.
- Poulin, R.. 1999. The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? *International Journal for Parasitology* **29**:903-914.
- Poulin, R.. 2004. Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology* **5**:423-434.
- Rahbek, C.. 2005. The role of spatial scale and perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* **8**:224-239.
- Ricklefs, R.E., and G.L. Miller. 2000. *Ecology*. W.H. Freeman and Company, Fourth Edition. 822p.
- Rameau, J.C., D. Mansion, et G. Dumé. 2001. *Flore Forestière Française, plaines et collines*. Institut pour le développement forestier. 1785p.
- Scott, D.L., C.W. Clark, A.E. Fyffe, M.D. Walker, and K.L. Deah. 1998. The differentiation of *Phytophthora* species that are pathogenic on potatoes by an asymmetric PCR combined

- with single-strand conformation polymorphism analysis. *Letters in Applied Microbiology* **27**:39-44.
- Strong, D.R., and D.A. Levin. 1975. Species richness of the parasitic fungi of British trees. *PNAS* **72**:2116-2119.
- Thomas, F., J.-F. Guégan, Y. Michalakis, and F. Renaud. 2000. Parasites and host life-history traits: implication for community, ecology and species co-existence. *International Journal for parasitology* **30**:669-674.
- Turner, J.R.G.. 2004. Explaining the global biodiversity gradient: energy, area, history and natural selection. *Basic and Applied Ecology* **5**:435-448.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**:389-395.
- Willig, M.R., D.M. Kaufman, and R.D. Stevens. 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**:273-309.
- Wohlgemuth, T.. 1998. Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. *Biodiversity and Conservation* **7**:159-177.
- Ziv, Y.. 1998. The effect of habitat heterogeneity on species diversity patterns: a community-level approach using an object-oriented landscape simulation model (SHALOM). *Ecological Modelling* **111**:135-170.

*Liste des sites Internet*

Index Fungorum : <http://www.indexfungorum.org>

Calcul de distance : [www.dstu.univ-montp2.fr/GRAAL/perso/magnan/ortho/ortho.html](http://www.dstu.univ-montp2.fr/GRAAL/perso/magnan/ortho/ortho.html)

Département Santé des Forêts (DSF) :

[www.agriculture.gouv.fr/spip/ressources.themes.foretbois.santedesforets.departementdelasantedesforets\\_r317.html](http://www.agriculture.gouv.fr/spip/ressources.themes.foretbois.santedesforets.departementdelasantedesforets_r317.html)

Inventaire Forestier National : [www.ifn.fr](http://www.ifn.fr)

Logiciel R : [www.r-project.org](http://www.r-project.org)

## Annexes

**Annexe 1.** Tableau de correspondance entre les codes utilisés et le nom des essences forestières.

Code	Nom	Code	Nom
1	<i>Abies alba</i>	29	<i>Pinus radiata</i>
2	<i>Abies grandis</i>	30	<i>Pinus strobus</i>
3	<i>Abies nordmanniana</i>	31	<i>Pinus sylvestris</i>
4	<i>Acer platanoides</i>	32	<i>Pinus taeda</i>
5	<i>Acer campestre</i>	33	<i>Pinus uncinata</i>
6	<i>Alnus glutinosa</i>	34	<i>Platanus hybrida</i>
7	<i>Alnus viridis</i>	35	Peuplier Cultivé
8	<i>Betula pendula</i>	36	<i>Populus tremula</i>
9	<i>Carpinus betulus</i>	37	<i>Prunus avium</i>
10	<i>Castanea sativa</i>	38	<i>Pseudotsuga menziesii</i>
11	<i>Cedrus atlantica</i>	39	<i>Quercus ilex</i>
12	<i>Celtis australis</i>	40	<i>Quercus patraea</i>
13	<i>Corylus avellana</i>	41	<i>Quercus pubescens</i>
14	<i>Cupressus sempervirens</i>	42	<i>Quercus pyrenaica</i>
15	<i>Fagus sylvatica</i>	43	<i>Quercus robur</i>
16	<i>Fraxinus excelsior</i>	44	<i>Quercus rubra</i>
17	<i>Juglans spp</i>	45	<i>Quercus suber</i>
18	<i>Larix decidua</i>	46	<i>Robinia pseudoacacia</i>
19	<i>Larix kaempferi</i>	47	<i>Sorbus aria</i>
20	<i>Picea excelsa</i>	48	<i>Sorbus aucuparia</i>
21	<i>Picea sitchensis</i>	49	<i>Sorbus domestica</i>
22	<i>Pinus brutia</i>	50	<i>Sorbus torminalis</i>
23	<i>Pinus cembro</i>	51	<i>Taxus baccata</i>
24	<i>Pinus halepensis</i>	52	<i>Thuja plicata</i>
25	<i>Pinus nigra laricio</i>	53	<i>Tilia platiphyllos</i>
26	<i>Pinus nigra nigra</i>	54	<i>Tsuga heterophylla</i>
27	<i>Pinus pinaster</i>	55	<i>Ulmus minor</i>
28	<i>Pinus pinea</i>		

**Annexe 2.** Matrice de corrélation entre les différentes variables de notre étude.

	RS	Lat	Long	Altdiff	Ptot	Pmin	Pmax	Tmin	Tmax	H9moy	Hmoydiff	RSF	PF	Pintro	ACPaxe1	ACPaxe2	Effort	SurfessIFN
RS	1	0,01ns	0,18ns	0,19ns	0,42***	0,49***	0,18ns	-0,38***	-0,11ns	0,22*	0,24*	0,29**	-0,01ns	-0,13ns	-0,50***	-0,10ns	0,68***	0,48***
Lat	0,01ns	1	-0,05ns	-0,63***	-0,33**	0,22*	-0,59***	-0,25*	-0,83***	0,66***	-0,15ns	-0,02ns	0,43***	0,00ns	-0,47***	-0,23*	0,18ns	-0,32**
Long	0,18ns	-0,05ns	1	0,51***	-0,02ns	0,05ns	0,02ns	-0,72***	0,40***	-0,53***	-0,28**	0,17ns	-0,22*	-0,24*	-0,37***	0,70***	0,19ns	0,29**
Altdiff	0,19ns	-0,63***	0,51***	1	0,32**	-0,09ns	0,53***	-0,25*	0,58***	-0,74***	-0,29**	0,34**	-0,37***	0,01ns	0,01ns	0,59***	0,13ns	0,23*
Ptot	0,42***	-0,33**	-0,02ns	0,32**	1	0,66***	0,78***	-0,15ns	0,05ns	0,05ns	0,13ns	0,21*	-0,17ns	0,02ns	-0,16ns	-0,14ns	0,15ns	0,39***
Pmin	0,49***	0,22*	0,05ns	-0,09ns	0,66***	1	0,15ns	-0,52***	-0,39***	0,47***	0,32**	0,25*	0,25*	-0,05ns	-0,61***	-0,25*	0,34**	0,19ns
Pmax	0,18ns	-0,59***	0,02ns	0,53***	0,78***	0,15ns	1	0,08ns	0,38***	-0,36***	-0,10ns	0,15ns	-0,42***	0,16ns	0,19ns	0,03ns	0,01ns	0,38***
Tmin	-0,38***	-0,25*	-0,72***	-0,25*	-0,15ns	-0,52***	0,08ns	1	0,07ns	0,08ns	-0,07ns	-0,27*	0,03ns	0,14ns	0,69***	-0,38***	-0,36***	-0,20ns
Tmax	-0,11ns	-0,83***	0,40***	0,58***	0,05ns	-0,39***	0,38***	0,07ns	1	-0,79***	0,12ns	-0,11ns	-0,46***	-0,12ns	0,45***	0,51***	-0,22*	0,37***
H9moy	0,22*	0,66***	-0,53***	-0,74***	0,05ns	0,47***	-0,36***	0,08ns	-0,79***	1	0,34**	0,01ns	0,53***	0,00ns	-0,37***	-0,70***	0,22*	-0,19ns
Hmoydiff	0,24*	-0,15ns	-0,28**	-0,29**	0,13ns	0,32**	-0,10ns	-0,07ns	0,12ns	0,34**	1	-0,14ns	0,10ns	-0,11ns	0,03ns	-0,32**	0,04ns	0,26*
RSF	0,29**	-0,02ns	0,17ns	0,34**	0,21*	0,25*	0,15ns	-0,27*	-0,11ns	0,01ns	-0,14ns	1	0,19ns	0,26*	-0,45***	0,02ns	0,12ns	0,07ns
PF	-0,01ns	0,43***	-0,22*	-0,37***	-0,17ns	0,25*	-0,42***	0,03ns	-0,46***	0,53***	0,10ns	0,19ns	1	0,06ns	-0,23*	-0,31**	0,04ns	-0,43***
Pintro	-0,13ns	0,00ns	-0,24*	0,01ns	0,02ns	-0,05ns	0,16ns	0,14ns	-0,12ns	0,00ns	-0,11ns	0,26*	0,06ns	1	0,14ns	-0,26*	-0,12ns	-0,22*
ACPaxe1	-0,50***	-0,47***	-0,37***	0,01ns	-0,16ns	-0,61***	0,19ns	0,69***	0,45***	-0,37***	0,03ns	-0,45***	-0,23*	0,14ns	1	0,00ns	-0,43***	-0,10ns
ACPaxe2	-0,10ns	-0,23*	0,70***	0,59***	-0,14ns	-0,25*	0,03ns	-0,38***	0,51***	-0,70***	-0,32**	0,02ns	-0,31**	-0,26*	0,00ns	1	-0,06ns	0,12ns
Effort	0,68***	0,18ns	0,19ns	0,13ns	0,15ns	0,34**	0,01ns	-0,36***	-0,22*	0,22*	0,04ns	0,12ns	0,04ns	-0,12ns	-0,43***	-0,06ns	1	0,08ns
SurfF	0,48***	-0,32**	0,29**	0,23*	0,39***	0,19ns	0,38***	-0,20ns	0,37***	-0,19ns	0,26*	0,07ns	-0,43***	-0,22*	-0,10ns	0,12ns	0,08ns	1

