Et. Rech. Syst. Agraires Dév., 29 : 15-36

Biodiversité et forêt dans un paysage agricole

Etude bibliographique

Marc DECONCHAT
Gérard BALENT

INRA, SAD, BP 27, 31326 Castanet-Tolosan cedex

Résumé

Les relations entre la forêt et la biodiversité dans un paysage agricole posent deux questions, qu'on aborde dans le cadre de l'écologie du paysage, principalement par rapport à la richesse avienne. Quels sont les facteurs forestiers et du paysage qui influent sur la biodiversité d'un bois ? Quels sont les effets des forêts sur la biodiversité d'un paysage ?

Pour un bois, sa biodiversité dépend de facteurs au niveau de la station, au niveau du bois dans son ensemble et au niveau de son contexte. Leur importance relative est variable. Pour les premiers facteurs, il semble qu'une végétation indigène stratifiée, des révolutions longues et une diversité de micro-habitats avec du bois mort, sont favorables à une richesse élevée. Pour les facteurs d'ensemble, les grands bois compacts comportent une biodiversité élevée due aux espèces inféodées à la présence d'un milieu intérieur. Pour les facteurs de contexte, la position dans le paysage influe sur l'évolution de la biodiversité par le jeu des arrivées et des extinctions d'espèces. La théorie des métapopulations s'applique pour étudier les effets du morcellement sur la biodiversité du paysage, souvent par simulations. Les effets sur la biodiversité non forestière sont abordés.

Pour la gestion de la biodiversité dans le cas de boisement de terres agricoles, nous faisons l'hypothèse que l'isolement est le principal facteur de la biodiversité du boisement et qu'un gradient de morcellement maintient la plus grande richesse du paysage.

Mots clés : biodiversité, forêt paysanne, métapopulation, morcellement, écologie du paysage.

Abstract

Biodiversity and forest in a farming landscape. A review. *The relationships between forests and biodiversity in an agricultural landscape raise two questions which are addressed from the angle of landscape ecology, and in particular birdlife richness. Which forest and landscape factors influence biodiversity in a wood? What are the effects of forests on landscape biodiversity?*

Biodiversity in any given wood depends on factors operating at three levels: the plot, the whole wood and the woodland context; their relative importance is variable. For the first two factors, it would seem that a stratified indigenous vegetation, long revolutions and a diversity of micro-habitats containing dead wood favour a high degree of diversity. For whole-wood factors, large and compact woods display high biodiversity due to the occurrence of species which depend on the existence of a forest interior habitat. For the woodland contextual factor, location in the landscape has an influence on biodiversity evolution through arrival and extinction of species. The metapopulation theory is applied to investigate the effects of fragmentation on landscape biodiversity, often using simulation. Effects on non forest biodiversity are briefly reviewed.

For biodiversity management in situations of farmland afforestation, we argue that isolation is the principal factor of biodiversity in a wood and that a gradient of fragmentation could maintain the highest degree of landscape richness.

Keywords: *biodiversity, farm woodland, metapopulation, fragmentation, landscape ecology.*

1. Comment aborder les relations entre la forêt et la biodiversité ?

1.1. Cadre théorique

L'étude des relations entre les forêts et la biodiversité constitue une question qui intéresse de plus en plus la société, sensibilisée par des préoccupations envi-ron-nementales (Machlis, 1992). Les recherches scientifiques sur ce sujet tendent à montrer que cette préoccupation est légitime et que l'action des forêts sur la biodiversité est une partie des processus qui rendent notre environ-nement habitable (DERF, 1994).

Les écologistes ont mis en évidence le rôle de facteurs forestiers, comme la structure de la végétation ou la nature des essences, sur la biodiversité (Ferry et Frochot, 1990 par exemple). Pourtant, les connaissances scientifiques sur le fonctionnement écologique des forêts sont considérées parfois comme très partielles, voire anecdotiques, par comparaison à leur complexité apparente (Franklin *et al.*, 1989 ; Hansen *et al.*, 1991). De plus, ces recherches sont principalement effectuées dans des grands massifs forestiers considérés comme soustraits à l'influence d'autres milieux.

Pour les forêts inscrites dans un paysage agricole, comme c'est le cas dans nos régions, des facteurs comme la taille, l'isolement, le contexte agricole, l'abondance des lisières ou le morcellement doivent aussi être pris en considération (Saunders *et al.*, 1991). Ils donnent lieu à des phénomènes particuliers résultant en grande partie de l'influence du milieu environnant sur ces forêts. L'Ecologie du Paysage (Landscape Ecology), développée tant en Amérique du Nord qu'en Europe, apporte peu à peu des éclaircissements sur les fonctionnements de ces systèmes écologiques (Noss, 1983 ; Forman et Godron, 1986 ; Selman et Doar, 1992 ; Selman, 1993).

C'est dans ce cadre que nous avons réalisé une étude bibliographique des connaissances scientifiques permettant de mieux comprendre les relations existantes entre des caractéristiques de la forêt et la biodiversité. Nous avons souligné les aspects spécifiques à la situation des forêts inscrites dans un paysage agricole, principalement la forêt dite paysanne. L'objectif de ce travail est de repérer des acquis et des axes de recherche plutôt qu'une critique comparative des théories utilisées actuellement. C'est une étape dans la conception d'outils d'aide à la décision pour la gestion de l'environ-nement.

Dans la bibliographie que nous avons consultée, nous avons constaté que la biodiversité se limite généralement à la richesse d'une communauté, le plus souvent celle des passereaux nicheurs. Des travaux moins nombreux concernent les petits mammifères ou les insectes. Les différences méthodologiques (technique, date, unité d'observation) entre les études ne permettent que des comparaisons qualitatives entre les résultats publiés.

L'écologie du paysage et la dynamique des métapopulations sont les principaux domaines de l'écologie qui sont actuel-lement utilisés pour formaliser ces relations (Forman, 1988 ; Crow, 1991 ; Hansson et Angelstam, 1991). Rappelons qu'une définition de l'écologie du paysage peut être : la science qui s'attache à étudier "les relations spatiales et les interactions fonctionnelles entre les composantes (taches) d'un territoire hétérogène de grande surface, et comment elles influent sur les changements de structure et de fonction dans la mosaïque écologique au cours du temps" (Selman, 1993). La théorie des métapopulations est très utilisée pour modéliser les dyna-miques des populations morcelées et tenter de les gérer, en particulier au sein de la biologie de la conservation (Conservation Biology). Pour Opdam et ses collègues (1993), qui ont réalisé des travaux importants en Europe sur ces questions, une métapopulation est "un ensemble de populations définies dans l'espace, dont la démographie est influencée par l'arrangement spatial des taches d'habitat et la résistance de la matrice (aux déplacements)".

1.2. Les facteurs de la biodiversité d'un bois

Un premier point de vue pour étudier les relations forêt/biodiversité consiste à

s'intéresser aux facteurs qui influent sur la biodiversité d'un bois en particulier. Pour cela, nous avons distingué trois groupes de facteurs qui correspondent à trois échelles d'observation. De nombreux exemples d'études similaires montrent que selon les situations, les trois groupes de facteurs (facteurs internes, d'ensemble et de contexte) peuvent être primordiaux pour expliquer la biodiversité observée dans un bois (Blake, 1987).

1.2.1. Facteurs stationnels internes

Les facteurs stationnels sont définis à l'intérieur du bois à une échelle très fine, ils décrivent des caractéristiques qu'on peut observer sans avoir d'information sur la topographie du bois ni sur son contexte. Ces facteurs déterminent souvent des conditions qualitatives nécessaires à la présence d'un groupe espèces. Par exemple, la présence de résineux ouvre la possibilité de rencontrer des espèces qui leur sont inféodées.

Nous nous limiterons à des facteurs qui sont sous la dépendance des pratiques de gestion forestière (composition, structure et dynamique de la végétation) (Fuller, 1990). Cependant, nous avons adopté une description plus écologique que sylvicole de ces facteurs. D'une part ce choix est généralement celui trouvé dans la littérature, d'autre part parce que cette description évite des ambiguïtés dues aux concepts sylvicoles adaptés à la production de bois. Il faut souligner aussi que les facteurs sylvicoles sont pris indépendamment les uns des autres et qu'ils ne sont pas tous abordés ; l'usage des pesticides par exemple mériterait sans doute une étude plus approfondie.

Les résultats présentés sur ces facteurs proviennent principalement de travaux sur des grands massifs forestiers. Les effets des gestions particulières de la forêt dans un paysage agricole (petites unités d'exploitation, usages multiples, agroforesterie, forêt linéaire, etc.) ne sont donc pas analysés dans leurs spécificités. Ces résultats présentent cependant l'avantage de donner des références auxquelles on pourra comparer des données issues de forêts dans un contexte agricole.

1.2.2. Les facteurs d'ensemble : la morphologie

Les facteurs d'ensemble sont observables à une échelle plus large. Les principaux facteurs de ce groupe concernent la lisière et la présence d'un milieu intérieur qui dépendent de la surface et de la forme du bois. L'hétérogénéité du bois est sans doute aussi un facteur important, traduisant un "morcellement" interne, mais il y a peu de renseignements sur cet aspect (Franklin et Forman, 1987 ; Bradshaw, 1992).

Ces facteurs déterminent en grande partie la viabilité des différentes populations d'un bois (Harms et Opdam, 1990). Une population trop petite est menacée d'extinction accidentelle ou de dérive génétique. On considère généralement qu'une centaine d'individus est nécessaire pour une viabilité à moyen terme (Opdam, 1990). Pour subvenir aux besoins de ces effectifs, il faut une certaine abondance des ressources qui leur sont indispen-sables. Cette disponibilité est en partie déterminée par la morphologie du bois.

1.2.3. Facteurs de contexte : l'isolement

Les facteurs d'environnement décrivant le contexte qui influence le bois, à une échelle très large. L'isolement d'un bois vis-à-vis d'autres bois est le facteur le plus étudié dans la littérature que nous avons consultée, souvent sans qu'il soit possible de le distinguer très nettement du morcellement. Il faut noter que d'autres facteurs, comme l'impact des épandages d'engrais ou de pesticides, pourraient être aussi très importants mais ne sont apparemment pas étudiés (Saunders *et al.*, 1991 ; Peterken, 1992). En outre, les activités humaines sont des vecteurs importants de dissémination des végétaux et des animaux, volontairement ou non (Usher *et al.*, 1992).

Les facteurs d'isolement du bois expliquent pour une grande partie la dynamique de sa biodiversité, par le jeu des dynamiques de populations des espèces dans le bois (Harms et Opdam, 1990, Opdam, 1991). Ils sont à rapprocher des considérations concernant la biodiversité du paysage et le morcellement qui s'intéressent aux effets de l'isolement respectif

des bois dans un paysage sur la biodiversité évaluée à l'échelle du paysage et non plus à l'échelle d'un bois en particulier (voir "3. Influences des bois sur la biodiversité du paysage : effets du morcellement").

Pour décrire l'isolement, Baudry et Merriam (1988) distinguent un isolement structurel cartographiable (connectedness) et un isolement fonctionnel (connectivity). Le premier décrit les liens entre des éléments du paysage en terme de distance, de présence de connexions, de réseau. Le second décrit les flux d'échanges entre les sous-populations en terme d'intensité de circulation, de fréquence de passage, etc. Il est en partie propre à chaque espèce. Dans la littérature consultée, la biodiversité est généralement mise en relation avec la biodiversité structurelle, c'est-à-dire avec une description du paysage indépendante des espèces considérées. Les relations entre la structure du paysage environnant et la composition spécifique d'un bois débouchent sur des hypothèses du fonctionnement des populations.

Pour résumer ces hypothèses, on considère que la population d'une espèce peut subir des réductions d'effectif ou des extinctions périodiques et locales (Harms et Opdam, 1990 ; Opdam *et al.*, 1993). L'arrivée de nouveaux individus permet de compenser les pertes de la population en situation marginale ou de la reconstituer si elle s'éteint (recoloni-sation). La viabilité d'une population, donc le maintien durable d'une espèce dans le bois, sera assurée si les arrivées compensent régulièrement les pertes (Opdam, 1990). On parle de bois "puits" lorsqu'une population ne peut s'y maintenir durablement sans arrivées continues. Les bois "sources" sont capables de fournir des colonisateurs sans que cela menace la population qu'ils abritent (Dunn *et al.*, 1991).

Ce concept d'équilibre entre les arrivées et les pertes dans une population correspond en fait à des processus de déplacements des individus très différents. Par exemple, la dispersion des végétaux se fait par des propagules qui vont s'installer définitivement sur un site qui leur sera favorable, alors que les oiseaux migrateurs adaptent leur occupation de l'espace année après année, à l'occasion de leur retour sous nos lattitudes (Hinsley, 1995). Des marqueurs individuels sont nécessaires pour détailler ces mécanismes (Templeton *et al.*, 1990). Les flux d'échange d'une espèce peuvent alors être considérés comme indicateurs des flux de circulation d'espèces similaires (Joachim et Lauga, 1995).

1.3. Les facteurs forestiers de la biodiversité du paysage

Dans le second point de vue, on s'intéresse aux facteurs liés aux bois qui influent sur la biodiversité du paysage dans lequel ils s'inscrivent (Noss, 1983). Le facteur le plus souvent pris en compte dans la bibliographie est le morcellement, c'est-à-dire la répartition des bois en unités (taches) plus ou moins isolées les unes des autres dans une matrice agricole. Les effets du morcellement concernent à la fois la biodiversité forestière mais aussi la biodiversité des milieux non forestiers qui subissent une influence des bois selon leur configuration spatiale.

Certains aspects du morcellement peuvent sembler redondants avec des facteurs d'environnement du premier point de vue, en particulier l'isolement. Dans le second point de vue, l'isolement est considéré comme un aspect du morcellement qui a des effets sur des processus concernant l'ensemble des bois du paysage. Ce sera par exemple son effet sur la dynamique de métapopulations. Par contre, dans les facteurs d'environnement du premier point de vue, l'isolement d'un bois en particulier vis-à-vis du reste des bois du paysage affecte le taux d'immigration dans le bois considéré.

2. Facteurs de la biodiversité d'un bois

2.1. Les facteurs stationnels liés à la nature interne du bois

2.1.1. Composition de la végétation : la valeur de la végétation indigène

Le choix des essences principales est fondamental dans la gestion forestière, mais

aussi par son influence sur la biodiversité. Sur ce point, les essences indigènes supportent une richesse spécifique plus grande que les essences exotiques. En effet, l'essence exotique est introduite sans le cortège des espèces avec lesquelles elle a co-évolué dans son aire d'origine, principalement des arthropodes phytophages, et elle est délaissée par la majorité des espèces du site d'intro-duction, (Greatorex-Davies et Marrs, 1992). Cet effet est d'autant plus marqué que l'on a un fort degré d'exotisme, c'est-à- dire l'éloignement spatial et temporel du lieu d'introduction par rapport à l'aire actuelle ou passée de l'espèce.

Les feuillus et les résineux présentent des intérêts comparables pour la préservation de la biodiversité dans leurs aires respectives puisqu'ils abritent des espèces différentes et spécialisées (cf. *supra*). Les effets négatifs attribués aux résineux lors des grandes opérations de plantations provenaient plutôt de leur exotisme, ou de leur mode de culture, très artificialisé et intensif, plutôt que de leur nature (Moss *et al.*, 1979 ; Bibby *et al.*, 1985).

La présence d'une végétation indigène d'accompagnement est un facteur très favorable au maintien d'une biodiversité élevée, du fait du cortège d'espèces qui y sont inféodées (Lynch et Whigham, 1984 ; Askins *et al.*, 1987 ; Franklin, 1988). Par exemple, dans une plantation d'essences exotiques en Australie, Curry (1991) a observé que la végétation naturelle représente 1% de la biomasse mais accueille 66% des oiseaux.

2.1.2. La diversité des structures comme diversité d'habitats

La nature d'un bois n'est pas homogène ; elle comporte des éléments qu'on peut distinguer en adoptant une échelle d'observation adaptée. Des types d'arbres, de milieux, de juxtaposition de milieux peuvent être ainsi distingués respecti-vement selon la vitalité, les essences, selon la flore, les conditions édaphiques, selon la structure verticale (strates) ou horizontale (patron de la mosaïque des parcelles). La disposition de ces éléments dans l'espace (considéré comme un volume) donne une structure au bois. On peut les utiliser pour évaluer des diver-sités structurelles, à différentes échelles. Elles sont à la fois une partie de la biodiversité et des facteurs d'autres aspects, dont la richesse spécifique, que nous considérons ici.

A une échelle fine, les arbres creux, les très vieux arbres et le bois mort sont des éléments importants de la biodiversité d'un bois. En effet, ils abritent des espèces très spécialisées, souvent devenues rares avec l'élimination systématique de ces éléments dans les forêts exploitées (Speigh, 1989 ; Kirby, 1992). En Angleterre, 18 des 60 espèces d'oiseaux nicheurs dans les bois de l'Oxfordshire dépendent plus ou moins des arbres morts ou moribonds pour leur nid (Kirby, 1992) et 1/5 de l'entomofaune forestière d'une forêt est liée au bois mort (Fuller et Warren, 1991). En outre, Franklin et ses collègues (1989) considèrent que le bois mort est indispensable pour préserver la productivité forestière sur le long terme, par exemple en apportant de la matière organique, en permettant le dévelop-pement d'organismes fixateurs d'azote, en luttant contre l'érosion, ou en réalisant d'autres fonctions essentielles inconnues pour l'instant.

Le mélange d'essences et de classes d'âge pieds à pieds crée une diversité importante dans les conditions de milieu (Franklin *et al.*, 1989), pour la lumière (figure 1), ou la disponibilité de sites de nidification pour les oiseaux (Fuller, 1992) par exemple. Cette structure mixte et irrégulière est donc généralement considérée comme permettant le développement d'une grande diversité d'espèces animales et végétales (Wright, 1991 ; De Graaf, 1992). Cependant, cette structure irrégulière donne une diversité à une échelle fine (quelques ares) ; elle peut se traduire à une échelle plus vaste par une uniformité si le même petit motif mixte et irrégulier est répété largement.

Les strates, dues au mélange de classes d'âges ou à la présence d'arbres dominants, sont occupées par des espèces différentes ; c'est donc un facteur impor-tant d'augmentation de la biodiversité à une échelle fine (figure 1) (Fuller, 1992 ; Greatorex-Davies et Marrs, 1992 ; Gurnell *et al.*, 1992). Pour certains groupes d'espèces comme les oiseaux, la structure de la végétation en strates peut être plus

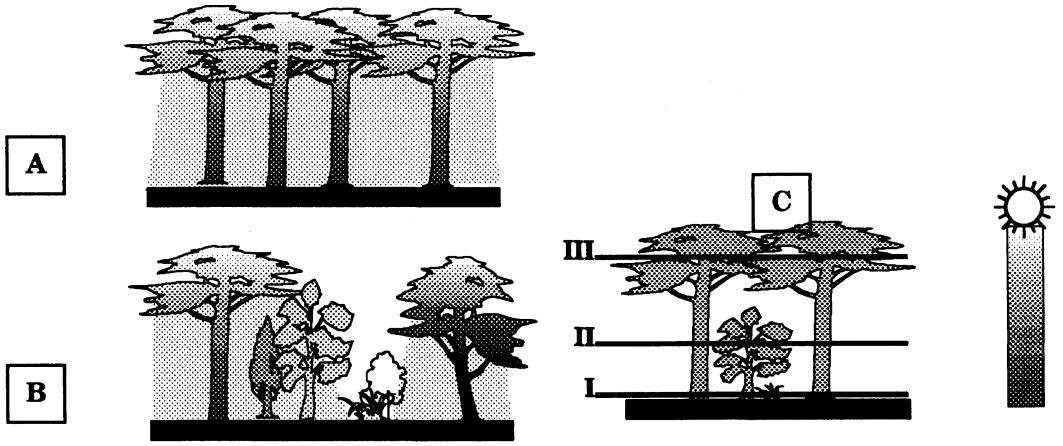


Figure 1 : Les formations mixtes et irrégulières comportent une plus grande diversité de milieux.

La structure régulière monospécifique (A) ne donne qu'un seul type de milieu, à petite échelle. Par exemple, la quantité de lumière est homogène (motif grisé). Au contraire, dans une structure mixte et irrégulière (B), il y a une plus grande diversité des conditions de milieu. La lumière peut être plus ou moins abondante, dans les trouées par exemple. La stratification de la végétation (C) permet d'avoir une superposition de milieux qui diffèrent principalement par la quantité de lumière solaire qui leur parvient. Des espèces sont inféodées à chaque strate.

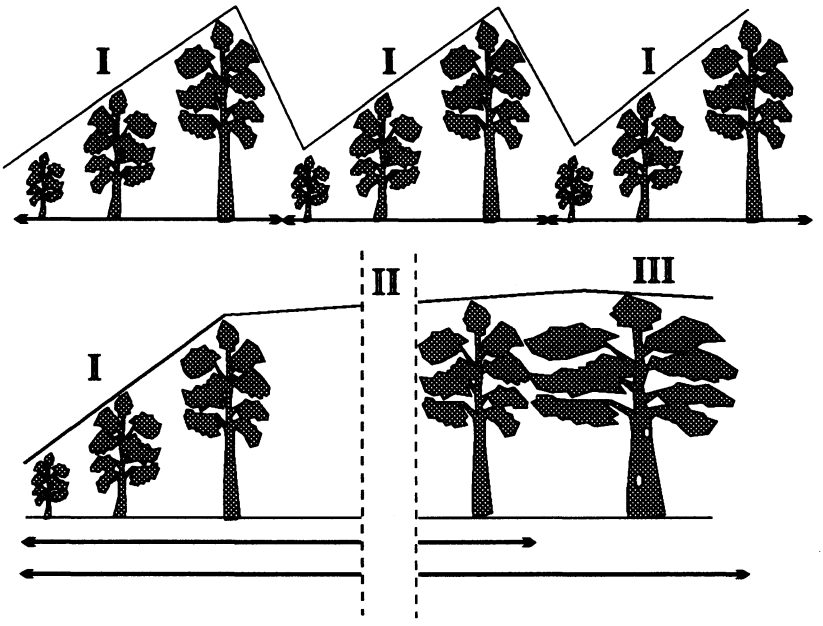


Figure 2: L'intérêt des révolutions sylvicoles longues pour la biodiversité.

Les révolutions sylvicoles courtes (A) ne comportent qu'une phase (I) de croissance très intense de la végétation dominante qui est rajeunie très fréquemment par l'exploitation. Cette phase est très riche, mais seules les espèces les plus compétitives, souvent opportunistes, peuvent s'y maintenir durablement. Les révolutions sylvicoles longues (B) comportent non seulement cette phase de croissance (I), mais aussi une phase de stabilité (II) où les modifications du milieu sont faibles. Des espèces bien adaptées peuvent alors se développer. On peut aussi envisager de conduire une partie des arbres jusqu'à la sénescence (phase III) où de nouvelles espèces peu fréquentes et une nouvelle diversification du milieu apparaissent par la dégradation des arbres.

importante que la composition de la végétation (Blondel *et al.*, 1973).A une échelle plus large, la présence de milieux qui n'ont pas de vocation strictement forestière au sein d'un bois est aussi une importante source de diversité. Il s'agit entre autres des clairières enherbées, des points d'eau, des rochers, etc. (Franklin, 1988 ; Mayle, 1990 ; Evans et Barkham, 1992 ; Gurnell *et al.*, 1992 ; Warren et Thomas, 1992).

Les chemins et les autres voies de pénétration similaires ont fait l'objet de nombreuses études, en particulier en Grande-Bretagne, qui soulignent la grande richesse spécifique de leur bordure (Evans et Hibberd, 1990 ; Ferris-Khan, 1991 ; Fuller et Warren, 1991). On peut cependant se poser la question de leur influence sur les espèces strictement forestières qui peuvent subir une influence négative des espèces ubiquistes drainées par les chemins. Cette question est à rapprocher de l'influence des lisières (voir 2.2.1.1. "Des lisières riches mais souvent de peu de valeur").

2.1.3. La dynamique forestière

Les stades jeunes de la dynamique forestière sont considérés comme très riches en oiseaux, en plantes et en différents groupes d'insectes (Fuller et Warren, 1991) et ils sont souvent favorisés en Europe. Cependant, une grande partie de ces espèces est commune et peu menacée relativement à des espèces associées étroitement aux stades plus âgés (en particulier si l'on considère les champignons ou des insectes) (Goldsmith, 1991). Le rajeunissement fréquent du milieu instaure un régime régulier de perturbation qui ne permet pas une adaptation fine de la composition et de la structure des populations aux conditions du milieu (Barkham, 1992 ; Evans et Barkham, 1992). Les révolutions sylvicoles longues sont donc favorables à la biodiversité d'un bois en permettant l'apparition de conditions qui n'apparaissent pas dans les révolutions courtes (figure 2). Ferry et Frochot (1990) estiment que c'est la plus grande stabilité de la faune entomologique des forêts matures, même en hiver, qui explique qu'on y trouve 70% d'espèces d'oiseaux sédentaires, alors que les stades initiaux comportent surtout des migrants, avec des régimes alimentaires moins spécialisés.

2.2. La morphologie d'un bois influe sur sa biodiversité

2.2.1. Lisière et milieu intérieur : une distinction pertinente pour la biodiversité

La zone interne d'un bois qui n'est pas influencée par le milieu environnant forme le milieu intérieur. Récipro-quement, la partie du bois qui est influencée par le milieu environnant et où les caractéristiques écologiques présentent une variation orientée par rapport à la limite du bois, forme la zone de lisière. Sa largeur dépend de la caractéristique écologique considérée et du type d'influ-ence (Yahner, 1988 ; Laurance et Yensen, 1991). Par exemple, la lumière pénètre assez profondément, alors que les modifications sur la circulation de l'eau du sol se limitent à une petite frange (Yahner, 1988 ; Dunn *et al.*, 1991).

2.2.1.1. Des lisières riches mais souvent de peu de valeur

On constate généralement que la richesse spécifique des lisières est très élevée : on parle d'effet de lisière (Harris, 1988 ; Yahner, 1988). Au Royaume-Uni, 50% des papillons forestiers sont liés aux lisières et aux stades jeunes, 33% pour les oiseaux forestiers (Fuller et Warren, 1991). Les causes de ce phénomène restent controversées. Cette richesse élevée et souvent esthétique (fleurs, papillons) incite à favoriser la création de lisière pour augmenter la biodiversité (Ferris-Kaan, 1991 ; DERF, 1993).

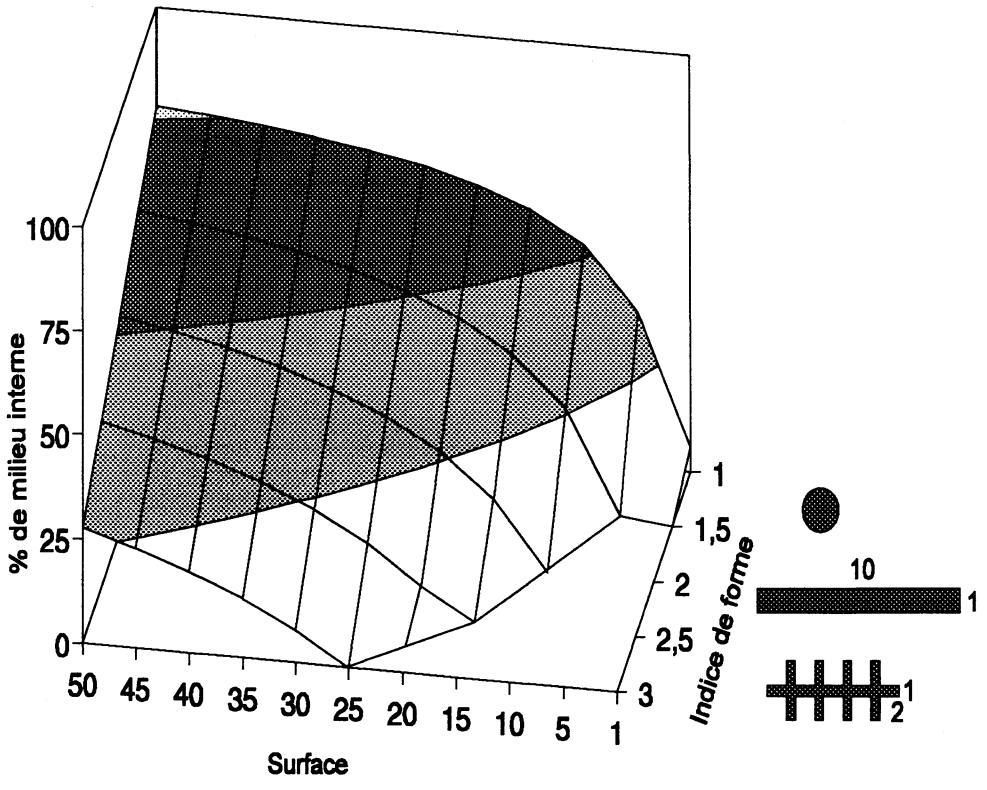
Cependant, les espèces présentes dans les lisières sont souvent très compétitives, avec un comportement d'expansion et une grande aptitude à la mobilité. Ce sont donc beaucoup d'espèces ubiquistes et opportunistes (Hansson et Angelstam, 1991), avec peu d'intérêt patrimonial. De plus, la lisière est apparemment le siège de compétition, de prédation et de parasitisme très intenses (Andren *et al.*, 1985 ; Martin, 1992). Ces effets nuisent aux espèces attirées par la lisière mais qui ne

$$SN = TA - 3{,}55 * d * SI * \sqrt{\frac{TA}{10000}} * \left(1 - \frac{0{,}265\left(\frac{3{,}55 * d * SI * \sqrt{\frac{TA}{10000}}}{TA}\right)}{SI^{1,5}}\right)$$

avec SI index de forme de Patton.

$$SI = \frac{P}{200 * \sqrt{\pi * TA}}$$

Equation 1 : Évaluation de la surface du milieu intérieur.
SN: Surface du milieu intérieur.
TA: Surface totale P: Périmètre d: largeur de la lisière



Graphique 1 : Part du milieu interne selon la surface et la forme.

Pour une largeur de lisière de 50m, la fonction définie par Laurance et Yensen (voir texte) permet d'évaluer quelle sera la part de milieu interne selon la surface et l'index de forme du bois. Les formes compactes (indice de forme proche de 1) nécessitent moins de surface pour avoir une part de milieu intérieur comparable à des formes plus complexes. Pour avoir 20% de milieu intérieur avec des lisières de 50 m dans des parcelles carrées, il faut une surface d'au moins 3,5 ha.

sont pas en mesure de résister à ces pressions. On parle "d'habitat piège" (Hansson et Angelstam, 1991).

De plus, en considérant une échelle plus large, on constate que les lisières se ressemblent entre elles et qu'elles sont des milieux très courants dans nos paysages et par conséquent aucunement menacées.

Les lisières comportent donc une richesse spécifique élevée et contribuent à la biodiversité observée à une échelle fine. Mais dans nos régions, en considérant une échelle plus large, elles contribuent peu à la diversité et à la préservation de la valeur patrimoniale écologique des éléments du paysage (Hansson et Angelstam, 1991).

Cependant, les lisières graduelles, avec plusieurs franges de végétation formant un gradient qui permet d'avoir un milieu très riche et diversifié, peuvent abriter des groupes d'espèces particulières et qui peuvent être rares (Martin, 1992). Ces lisières sont peu fréquentes dans nos paysages. La gestion de ces lisières graduelles reste à définir pour contrôler leur dynamique de régularisation (Collectif, 1981 ; Harris, 1988 ; Anderson et Buckley, 1991).

2.2.1.2. La valeur élevée du milieu intérieur dans nos régions

Le milieu intérieur forestier est souvent considéré comme pauvre et peu diversifié. Notons que notre ignorance sur de nombreux groupes d'êtres vivants (insectes, champignons, etc.) peut fausser cette affirmation (Harris, 1988). Néanmoins, les espèces associées à ces milieux sont souvent assez rares, spécialisées, fragiles et revêtent par conséquent une valeur patrimoniale généralement élevée. De plus, contrairement aux lisières, tous les bois n'ont pas de milieu intérieur, ce qui en fait un habitat relativement rare dans de nombreuses régions, et particulièrement dans le cas des petits bois qui sont prépondérants dans les paysages agricoles.

Pour les oiseaux, il n'y a pas d'espèce présente dans un petit bois (sans milieu intérieur, avec une lisière) qui ne puisse se trouver dans un grand (avec un milieu intérieur et une lisière), l'inverse étant faux (Blake, 1991). La présence d'un milieu intérieur augmente donc nécessairement la richesse en oiseaux et la valeur patrimoniale d'un bois.

2.2.1.3. Morphologie et milieu intérieur : les grands bois compacts ont une richesse élevée

Une méthode simple (Laurance et Yensen, 1991) permet d'évaluer la surface du milieu intérieur à partir de la surface du bois, de son périmètre et de la largeur de la lisière (équation 1). D'autres méthodes sont utilisées (rapport du périmètre sur la surface, plus grand cercle inscrit (Lemouzy, 1993)), mais d'après Laurance et Yensen (1991), elles introduisent des erreurs dans l'évaluation du milieu intérieur disponible qui peuvent aller jusqu'à 20%, particulièrement pour les petits bois.

Les simulations à partir de l'équation de Laurance et Yensen font apparaître que la part de milieu interne sera d'autant plus grande que les bois seront de grande taille et avec une forme compacte (indice de forme faible), proche du cercle (graphique 1).

La richesse plus élevée des bois de grande taille avait été démontrée depuis longtemps par les abondantes études sur la relation entre la surface d'un milieu et le nombre d'espèces (Robbins *et al.*, 1989). La relation le plus souvent proposée est que le nombre d'espèces d'un milieu est proportionnel à sa surface, élevée à une puissance dont on a longtemps cherché la signification écologique. Le modèle qui distingue le milieu intérieur de la lisière apporte une valeur explicative supplémentaire qui s'avère importante dès lors qu'on l'utilise pour gérer la biodiversité dans des bois de différentes tailles.

Si les grands bois compacts sont les plus riches, est-ce que les petits bois de forme complexe, sans milieu intérieur, sont sans intérêt écologique et est-ce que leur élimination n'aura aucun impact sur les espèces forestières qui présentent une valeur patrimoniale ? La réponse est non pour plusieurs raisons. Des petits bois peuvent contenir des espèces "reliques" (surtout végétales) qui s'y maintiennent malgré des conditions peu favorables après la disparition de grands bois. Les espèces de ces bosquets peuvent avoir une valeur patrimoniale locale (Fuller et Warren, 1991). A une échelle plus large, des petits

bois peuvent avoir un rôle fondamental pour faciliter la circulation d'espèces entre des massifs de plus grande taille (voir 3. Influences des bois sur la biodiversité du paysage : effets du morcellement).

2.3. L'isolement d'un bois influe sur sa biodiversité

Une faible distance entre les bois, l'existence de connexions (haies, ripisylves) (Fahrig et Merriam, 1985 ; Bennett, 1990), l'absence de barrières (route, rivière, zone urbaine, etc.) (Williams et Marcot, 1991) et une matrice comportant des éléments écologiquement peu différents du milieu forestier (landes, plantations, vergers, etc.) (Harris, 1984) sont des facteurs de réduction de l'isolement structurel d'un bois. Les espèces mettront plus ou moins à profit ce faible isolement pour circuler selon leurs aptitudes propres et leur situation.

Il semble qu'une centaine de mètres d'espace ouvert constitue un frein à la dissémination d'un grand nombre d'espèces forestières (Saunders *et al.*, 1991). Les espèces qui parviennent à franchir cette distance présentent de bonnes capacités de mobilité, il s'agit plutôt d'ubiquistes et non pas d'espèce à valeur patrimoniale élevée.

Les caractéristiques des corridors déterminent les espèces qui peuvent les emprunter (Spellerberg, 1991). Les espèces strictement forestières nécessitent souvent des conditions peu fréquentes comme une grande largeur et une faible longueur (Sharitz *et al.*, 1992). Il semble qu'une connexion médiocre est toujours préférable à aucune (Henein et Merriam, 1990). Cependant ce sont aussi des voies de circulation de maladies ou parfois des "habitats pièges" dans lesquels des prédateurs opportunistes éliminent les migrants (Bennett, 1990 ; Henein et Merriam, 1990 ; Saunders *et al.*, 1991). La multiplicité des connexions est une sécurité pour la pérennité des flux d'échanges avec le bois. Notons que les corridors de certaines espèces sont les barrières des autres ; par exemple les haies facilitent la circulation de certaines espèces forestières et limitent celle des espèces de milieu ouvert (Opdam, 1990).

La circulation des individus (au sens large) des espèces va modifier la biodiversité du bois. Un bois peut ainsi acquérir une richesse élevée grâce à l'arrivée continue de colonisateurs, de propagules, etc. appartenant à de nombreuses espèces. La proximité d'une source de dissémination, généralement un grand bois, modifie la biodiversité de petits bois environnants : on parle d'effet de masse (Shmida et Wilson, 1985).

Si la réduction de l'isolement peut être un facteur positif pour la stabilité de la biodiversité, ce peut être aussi un facteur négatif à différents points de vue. Ainsi, un isolement trop faible peut lier trop étroitement des sous-populations et conduire à une perte de diversité génétique ou à la dissémination plus rapide d'événements dits catastrophiques tels que les incendies ou les épidémies (Saunders *et al.*, 1991).

3. Influences des bois sur la biodiversité du paysage : effets du morcellement

Le paysage est constitué de différentes unités (forêts, cultures, cours d'eau, etc.) qui abritent des populations animales et végétales formant des métapopulations à une échelle plus large (Opdam *et al.*, 1993). On peut donc parler d'une biodiversité du paysage qu'on peut évaluer et pour laquelle on peut rechercher les principaux facteurs d'explication. La connaissance des processus à l'échelle d'un bois (voir 2. Facteurs de la biodiversité d'un bois) n'est pas suffisante pour comprendre ceux de l'échelle du paysage. Ainsi, la biodiversité du paysage peut être stable même si la biodiversité des éléments qui le composent se modifie (Forman, 1990 ; Martin, 1992 ; O'Connell et Noss, 1992 ; Sharitz *et al.*, 1992). Parmi les facteurs du paysage susceptibles d'agir sur la biodiversité, le morcellement paraît primordial et est le plus étudié (Burgess et Sharpe, 1981). On peut signaler comme publications de références sur ces questions les travaux de Opdam dans leur ensemble et le livre "Reconstruction of

fragmented ecosystems" (Saunders *et al.*, 1993). La compréhension du rôle du morcellement est nécessaire si l'on envisage d'employer les boisements des terres agricoles dans des aménagements ayant une vocation écologique (Urban *et al.*, 1987 ; Selman, 1993).

Le morcellement est un facteur difficile à étudier et qui n'a ni définition ni mesure communément admises par tous (Saunders *et al.*, 1991), bien qu'il soit très facilement perceptible (figure 3). La difficulté provient du fait qu'il intègre plusieurs facteurs comme les surfaces des bois, leurs distances, leur densité, voire leurs formes (Li *et al.*, 1993). Ces composantes du morcellement sont liées en outre par des relations géométriques souvent complexes (par exemple, l'augmentation de la taille des bois diminue leurs distances respectives). Il semble par conséquent qu'il existe un besoin de recherche pour mieux formaliser et connaître ce facteur.

La modélisation des facteurs de la biodiversité à l'échelle du paysage, et plus particulièrement le morcellement, est le sujet de récentes études qui ont conduit à des résultats hétérogènes. De nombreux travaux portent sur la fragmentation (qui est un des phénomènes conduisant à un morcellement) et ont établi des relations avec la biodiversité forestière, en particulier en Amérique du Nord où ce phénomène est important. La fragmentation est considérée par de nombreux auteurs comme étant une des plus importantes menaces pesant sur un grand nombre d'espèces (Wilcox et Murphy, 1985 ; Askins et Philbrick, 1987), généralement sur le long terme (Saunders *et al.*, 1991).

Les données issues d'études sur la fragmentation doivent être transposées avec précautions aux situations de morcellement de nos régions. En effet, un faible morcellement qui résulterait d'une forte fragmentation suivie d'un reboisement (cas général en France) n'est pas équivalent à une faible fragmentation. Les espèces perdues lors de la première phase de forte fragmentation ne seront pas retrouvées facilement par le reboisement, alors qu'elles se seraient maintenues avec une faible fragmentation. Ainsi, aux Pays-Bas, certains oiseaux forestiers n'occupent pas des zones récemment reboisées qui sont isolées de massifs reliques (Opdam *et al.*, 1993).

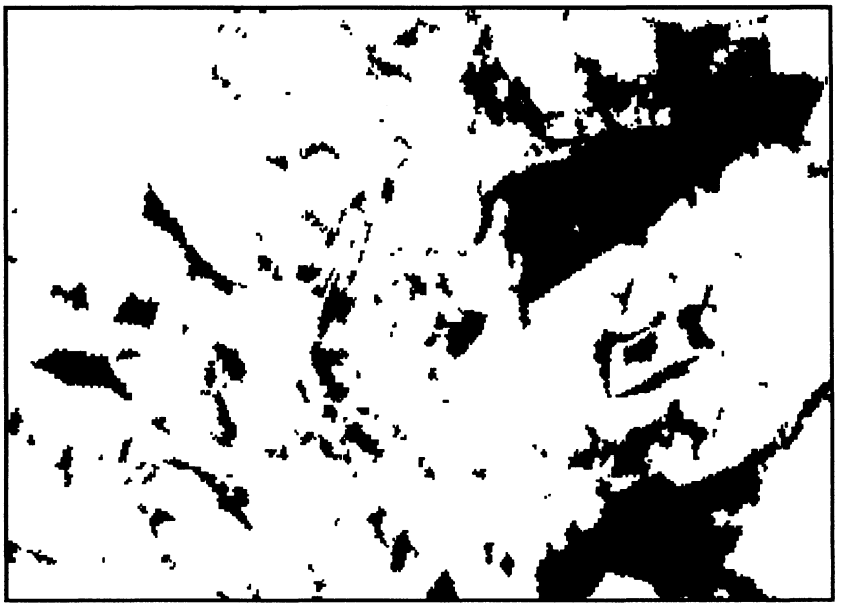
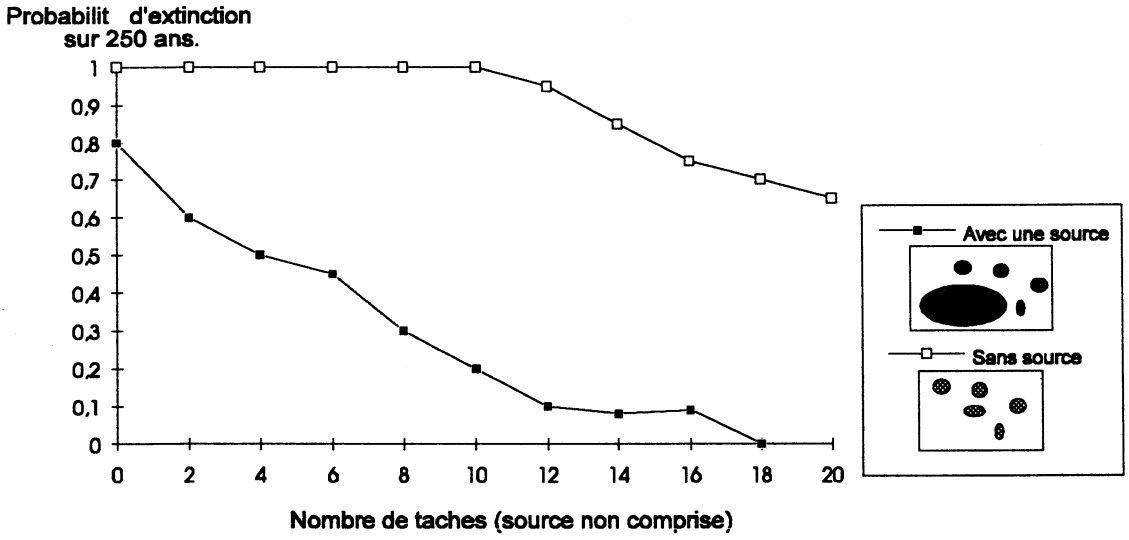


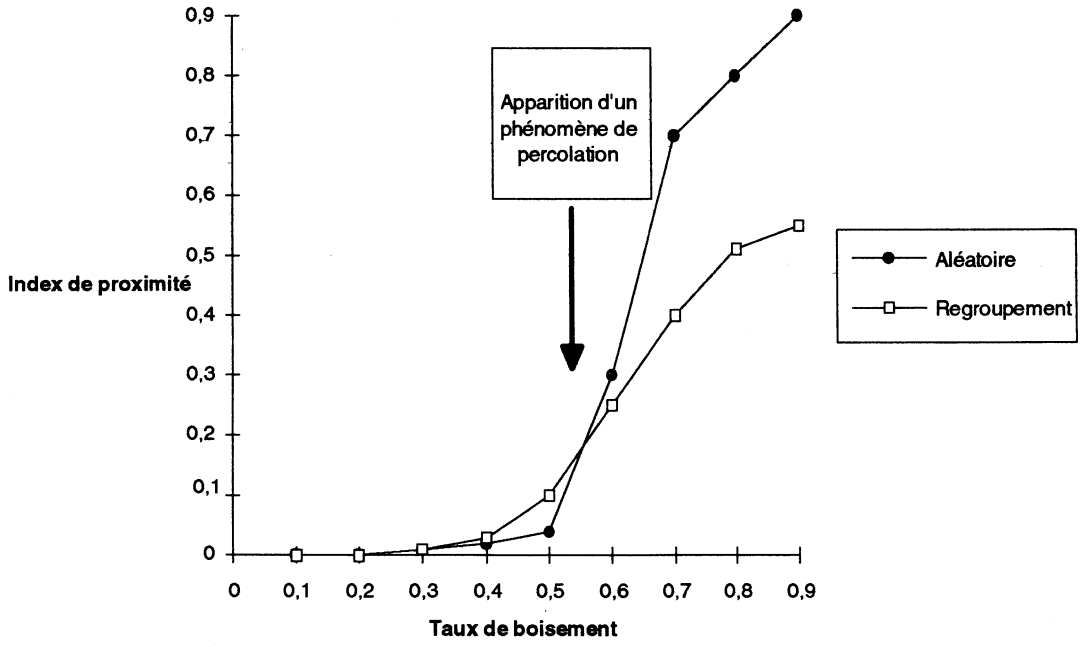
Figure 3 : Un exemple d'un espace où les bois sont morcelés.

Cette image est obtenue à partir de données satellitaires. Elle représente en noir les bois dans une zone au sud de Toulouse. On perçoit concrètement ce que représente le morcellement. On distingue des grands massifs, des petites taches, des formes plus ou moins découpées, des zones plus ou moins boisées, plus ou moins dispersées.



Graphique 2 : La présence d'une source de dissémination réduit les risques d'extinction.

Une simulation sur une longue période de temps montre qu'il faut un grand nombre de petites unités de population (taches d'habitat) pour réduire les risques d'extinction d'une métapopulation. La présence d'une source de dissémination (grande tache d'habitat) permet de réduire fortement ce risque d'extinction. D'après Opdam *et al.*, 1993.



Graphique 3 : Effet de percolation: variation non linéaire de la proximité des bois avec le taux de boisement.

Les simulations des effets de la répartition de taches aléatoirement ou par regroupement, sur des indices de proximité (donc d'isolement des populations supposées habiter les taches) montrent un phénomène de percolation, c'est-à-dire une modification brutale de la connectivité des taches. L'ajout d'un boisement qui fait passer ce niveau de percolation (passage du taux de boisement de 40 à 60% par exemple) aura donc un effet très important sur l'isolement des espèces, alors qu'un boisement plus intense (de 10 à 50% par exemple) qui ne le ferait pas passer, aura peu d'effet du point de vue de l'isolement. D'après Gustafson et Parker, 1992.

Ces espèces ont disparu lors des périodes de grandes déforestations, elles ne pourront reconquérir ces espaces qui leur sont maintenant favorables qu'à l'occasion de dispersions en provenance de zones où elles ont pu se maintenir. Il semble qu'il en va de même pour la végétation forestière qui après 400 ans n'a pas colonisé complètement des boisements effectués vers 1600 (Peterken, 1993).

3.1. Quelques pistes pour la modélisation des relations entre morcellement et biodiversité

Parmi les différentes méthodes d'approche des relations entre le morcellement et la biodiversité d'un paysage, que nous présentons ci-après, les simulations tiennent une place importante. Les outils informatiques actuels permettent de simuler des configurations spatiales de taches (des bois, des coupes, etc.) en leur imposant des contraintes définies par le chercheur. Il peut s'agir par exemple d'une configuration aléatoire, agrégée, en gradient, etc.. A partir de ces simulations, on peut évaluer des descripteurs de la configuration comme la longueur de lisière, le nombre de taches, leur distance moyenne, etc.. L'analyse de ces descripteurs permet de classer les configurations et de mieux comprendre quels sont les effets géométriques de certaines transformations (ajout ou suppression de taches). On peut alors porter un diagnostic écologique sur ces configurations en les hiérarchisant à partir des connaissances des facteurs de la biodiversité. Par exemple, une grande longueur de lisière implique une grande richesse d'espèces assez communes ; des distances importantes entre taches limitent la circulation des espèces forestières, etc..

Franklin et Forman (1987), puis Li et ses collègues (1993) utilisent cette démarche pour comparer différentes configurations de parcelles de coupes dans un massif du point de vue de leur impact sur la biodiversité. Cette analyse peut se transposer à la répartition de bois au sein d'un paysage. Ce travail a permis de faire l'hypothèse que la dispersion maximale des coupes dans un massif est préjudiciable aux espèces forestières les plus fragiles, principalement du fait de l'accroissement des surfaces soumises à un effet de lisière. D'une autre façon, des simulations montrent qu'une hétérogénéité dans la taille et la dispersion des taches, c'est-à-dire l'existence de tache pouvant servir de source de dissémination, est favorable au maintien d'une population morcelée (Opdam *et al.*, 1993) (graphique 2).

Ces simulations permettent aussi de mettre en évidence des seuils critiques à partir desquels il y a une brusque modification des caractéristiques spatiales et par voie de conséquence des modifications non linéaires des caractéristiques écologiques (graphique 3). Bien qu'elles soient rudimentaires, ces simulations peuvent néanmoins servir à caractériser les paysages existants et leurs évolutions, à déterminer des indicateurs pertinents, à les relier entre eux et à servir de modèles neutres de référence (Gustafson et Parker, 1992).

Les études sur des métapopulations théoriques, en intégrant la dimension spatiale de la dispersion des sous-populations dans des habitats en taches, laissent supposer qu'il existe, pour une espèce dans une situation donnée, un niveau de morcellement qui lui assure sa pérennité (Robinson et Quinn, 1992). Ce morcellement ne doit pas être trop faible pour ne pas fragiliser la population par une dépendance trop étroite des sous-populations qui encourent ainsi les risques d'événements catastrophiques généralisés ou d'uniformisation génétique (Saunders *et al.*, 1991). Il ne doit pas être trop fort non plus afin de ne pas avoir des petites sous-populations trop indépendantes et donc très fragiles. La présence de sources de dissémination paraît être en outre très favorable (Opdam *et al.*, 1993) (graphique 2).

La modélisation des processus écologiques dans un paysage représenté par des unités fonctionnelles distinctes (taches, corridors, matrices, etc.) peut poser des difficultés. En effet, l'observateur défini ses unités *a priori* et d'une façon qui est souvent personnelle. Ces choix affectent les résultats et les rendent parfois difficiles à comparer avec d'autres travaux. Par

exemple, certains auteurs ont considéré qu'une route séparait deux bois distincts alors que d'autres ignoraient la coupure créée par cette route, alors qu'ils s'intéressaient les uns et les autres aux mêmes communautés d'oiseaux dans des paysages relativement similaires (Robbins *et al.*, 1989). Une approche de type "raster", fondée sur la caractérisation des mailles d'une grille selon leur contenu et les mailles alentours, constitue une autre voie, peu employée. Elle aboutit à des résultats intéressants (Lauga et Joachim, 1992 ; Lauga *et al.*, 1995) par leur pertinence et la facilité avec laquelle ont peut les manipuler pour tester différentes hypothèses ou pour faire varier les échelles.

La complexité des configurations spatiales est aussi abordée avec les équations fractales qui semblent pouvoir être un outil commode et prometteur de description et de quantification du morcellement et des processus biologiques qu'il influence (Milne, 1988, 1991, 1992 ; Palmer, 1992). Par contre, les modélisations fondées sur l'établissement de systèmes d'équations avec de nombreuses variables sont confrontées d'une part à la complexité des mécanismes en jeu et d'autre part à la difficulté d'utiliser des données plus ou moins précises (Hof et Joyce, 1992).

3.2. Effets des bois sur la biodiversité non forestière

Les bois peuvent avoir des effets positifs ou négatifs sur la biodiversité de milieux non forestiers inclus dans le même paysage. Ces aspects sont apparemment peu étudiés. De nombreuses espèces utilisent à la fois la forêt et d'autres milieux, comme les plans d'eau pour les chauves-souris (Mayle, 1990). La proximité des bois peut alors augmenter la biodiversité de ces milieux. Réciproquement, les bois peuvent avoir des effets négatifs sur des espèces non forestières, par exemple inféodées aux milieux ouverts ou aux zones humides, en « mitant » (par opposition au morcellement) leur milieu ou en modifiant l'ensoleillement. Soulignons de plus que l'introduction d'un bois dans un espace à dominante agricole va modifier les conditions de nombreuses activités socio-économiques. La chasse (Pépin, 1985 ; Robertson, 1990), le tourisme, le bien-être des habitants, etc. sont en relation parfois étroite avec la biodiversité induite par la forêt (Paoletti et Pimentel, 1992).

4. Discussion, propositions concernant le boisement des terres agricoles et les axes de recherche

4.1. Biodiversité : comment la gérer ?

La biodiversité représente la diversité du vivant. On admet généralement, bien qu'il n'y ait pas d'accord général, qu'elle recouvre la diversité des compositions, des structures et des fonctionnements observables parmi des gènes, des espèces ou des éléments du paysage (Crow, 1989 ; Noss, 1990). La richesse spécifique des groupes d'espèces étudiés dans les publications consultées montre certaines propriétés de la biodiversité, liées à leurs caractéristiques biologiques et écolo-giques. On peut leur attribuer une valeur indicatrice de l'état d'un système écologique (Cancela da Fonseca, 1980 ; Blandin, 1986 ; Kolasa et Pickett, 1989) Mais, d'autres aspects de la biodiversité, comme la diversité des structures ou des fonctions, mériteraient d'être abordés avec plus d'attention (voir Balent et Courtiade, 1992 pour un exemple de travaux sur la diversité de fonction). La méconnaissance d'une grande partie de la biodiversité, de ces causes et de ses effets, implique que sa gestion doit être particulièrement prudente (Harris, 1984 ; Probst et Crow, 1991).

La biodiversité est gérée selon deux objectifs. La conservation de la biodiversité, et globalement de la nature, constitue le premier objectif le plus évident des efforts actuels de gestion. Il résulte de la constatation que la biodiversité actuelle est le fruit et la base de l'évolution qui a permis et permettra l'adaptation des êtres vivants à des nouvelles contraintes (Franklin *et al.*, 1989 ; Di Castri et Younes, 1990 ; Probst et Crow, 1991 ; Burton *et al.*, 1992), éventuellement grâce aux biotechnologies (Krugman, 1992).

La gestion de la biodiversité pour la protection des patrimoines naturels nécessite de définir des priorités et des valeurs à attribuer aux différents milieux et espèces. La biologie de la conservation (Conservation Biology) est une science qui tente de donner des bases rigoureuses à ces choix dans la gestion de la biodiversité. Pour l'instant, la valeur des éléments biologiques est surtout fondée sur une évaluation de sa rareté, de sa fragilité ou de son importance écologique et aussi selon des critères arbitraires (Robbins *et al.*, 1989).

Cette gestion de la biodiversité doit se faire à plusieurs échelles d'espace et de temps afin de prendre en compte la valeur relative des éléments gérés (Noss, 1990). Ainsi, une espèce peut être commune localement mais être considérée comme rare, donc de grande valeur, à l'échelle d'un pays et inversement. Généralement on tient compte de la diversité à l'intérieur des milieux (diversité *intra*) que l'on relativise par rapport à la diversité mesurée à une échelle plus large sur un ensemble de milieux (diversité *supra*). On prend aussi en compte le degré de différence entre ces milieux (diversité inter) (O'Connell et Noss, 1992).

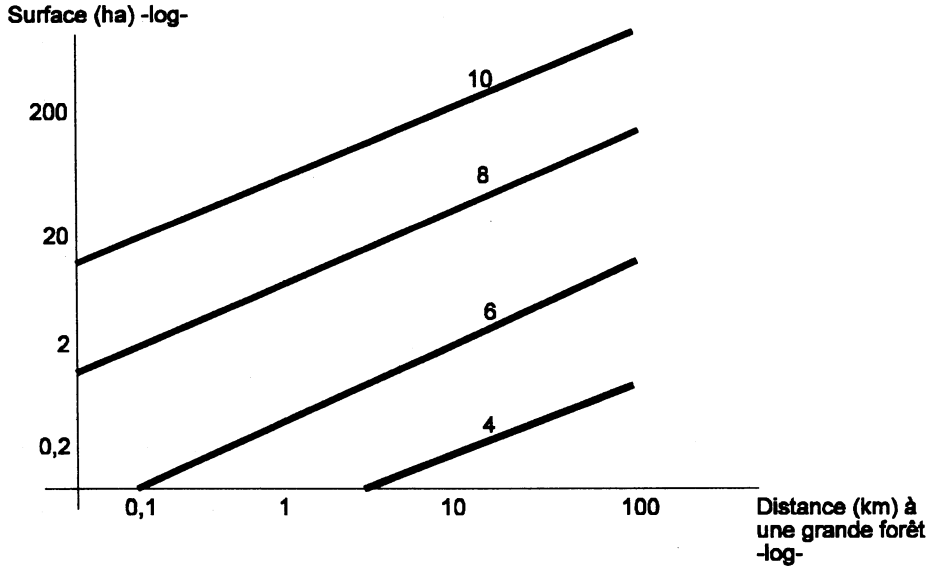
Le second objectif de gestion est implicite depuis que l'humanité a entrepris de modifier la nature à son avantage. La sélection variétale, la lutte contre les ravageurs, l'élaboration des paysages anthropisés sont autant d'actes de gestion de la biodiversité qui ont pour objectif la satisfaction de besoins de l'humanité. Cette gestion est aujourd'hui plus explicite et fondée sur des arguments scientifiques. Par exemple, les problèmes phytosanitaires des cultures sont influencés par la diversité des milieux boisés qui abritent des ravageurs et sont également des réservoirs d'auxiliaires (Duelli *et al.*, 1989 ; Dabrowska-Prot, 1991 ; Galecka, 1991 ; Luczak, 1991). Cette dimension « utilisatrice » de la gestion de la biodiversité n'est pas moins importante que la dimension conservatoire dans le cas de forêts incluses dans un paysage agricole.

Dans le domaine de la foresterie, des gestionnaires américains reconnaissent explicitement un rôle de facteur de production à la biodiversité, au même titre que le sol ou la réserve en eau. Ils considèrent qu'elle est un facteur de la durabilité du système écologique en favorisant son adaptabilité, bien que cela ne soit pas démontré (Franklin *et al.*, 1989 ; Sharitz *et al.*, 1992 ; Walker, 1992). Les responsables français prennent peu à peu des positions similaires (DERF, 1994).

La gestion de la biodiversité passe par la détermination des objectifs prioritaires. Ensuite, il faut déterminer, à l'aide d'analyses multifactorielles (Lemouzy, 1993), quels sont les facteurs les plus importants localement sur lesquels le gestionnaire peut agir pour orienter la biodiversité dans le sens désiré. Nous avons illustré combien la biodiversité d'un bois ou du paysage dépend de nombreux facteurs qui ne sont pas tous du ressort des gestionnaires forestiers. Pourtant, on constate souvent que la gestion de la biodiversité liée aux forêts est souvent limitée à la gestion des facteurs internes (essence, mode d'exploitation, etc.) alors que les facteurs morphologiques et d'isolement, ou de morcellement, peuvent avoir parfois une importance plus grande. La démarche de diagnostic des facteurs clefs est particulièrement utile pour gérer la biodiversité dans le contexte de bois insérés dans un paysage agricole et qui sont soumis à de multiples influences.

4.2. Hypothèses pour la gestion de la biodiversité dans le cadre de boisement de terres agricoles

Dans le cas d'un boisement d'une terre agricole, on peut faire l'hypothèse que le principal facteur qui influence sa biodiversité est son isolement, c'est-à-dire sa capacité à être colonisé par des espèces forestières initialement absentes. Dans cette perspective, Opdam et ses collègues (1985) ont développé des outils permettant d'évaluer la richesse potentielle en oiseaux d'un boisement aux Pays-Bas, en fonction de sa taille et de sa distance à un grand bois considéré comme une source de dissémination (graphique 4). Un isolement très faible, voire quasiment nul si le boisement est attenant à une forêt existante, permet la colonisation la plus rapide.



Graphique 4 : La surface et la distance à une source pour expliquer la richesse spécifique.
Le nombre d'espèces d'oiseaux strictement forestiers observables dans un bois (nombre au-dessus des courbes) est fonction de sa surface et de son isolement par rapport à une source de dissémination, c'est-à-dire une grande forêt. Ces courbes ont été utilisées aux Pays Bas pour évaluer l'impact de grands projets de reboisement sur la biodiversité. D'après Opdam *et al.*, 1985.

On peut cependant envisager d'accélérer le processus d'installation d'une partie de la végétation qui semble se disséminer très lentement (Peterken, 1993).

Concernant l'influence des boisements des terres agricoles sur la biodiversité du paysage, une des premières précautions est naturellement de ne pas nuire à des milieux, forestiers ou non, recensés pour leur valeur patrimoniale (Moss *et al.*, 1979 ; Avery, 1989 ; Usher *et al.*, 1992). Des inventaires ou des typologies de milieux permettent de localiser ces sites (inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique par exemple). Les actions de protection à prendre sont à évaluer au cas par cas.

Dans les autres cas où cette question ne se pose pas, nous proposons une hypothèse qui peut servir de base à des choix d'aménagement. On suppose qu'il existe bien pour chaque espèce un niveau de morcellement qui lui permet, dans une situation donnée, de se maintenir durablement dans le paysage sous forme de sous-populations formant une métapopulation (Robinson et Quinn, 1992). Dans ce cas, on fait l'hypothèse qu'un gradient de morcellement à travers le paysage permet à toutes les espèces de trouver le niveau qui leur convient.

Un tel gradient de morcellement correspond à un paysage théorique formé par un pôle forestier et un pôle agricole. Autour du pôle forestier se trouvent des bois de grandes tailles, peu distants les uns des autres, formant des sources de dissémination, alors que dans le pôle agricole, on trouve des bois petits éloignés les uns des autres. Entre ces deux extrêmes, le morcellement s'échelonne suivant plusieurs niveaux. Ce type de paysage s'observe assez fréquemment dans nos régions où les activités sont souvent polarisées (Forman et Godron, 1986).

Cette hypothèse de l'intérêt d'un gradient de morcellement pour le maintien durable d'une diversité biologique élevée a apparemment fait l'objet de peu d'études particulières (voir par exemple Temple et Cary, 1988). La plupart des travaux s'intéressent à un seul niveau de morcellement. Si cette hypothèse est vérifiée, elle peut être utile pour évaluer des effets écologiques de projets d'aménagements et des boisements. Le projet est évalué selon qu'il va

vers une confortation du gradient de morcellement ou à son encontre. Par exemple, la création d'un grand massif dans une zone agricole (outre son incohérence agrono-mique) va à l'opposé du gradient. Elle n'a pas d'effet positif sur la biodiversité du paysage puisque les possibilités de colonisation du bois par des espèces forestières sont très réduites, alors qu'il a des effets négatifs sur les espèces de milieu ouvert (Harms et Opdam, 1990 ; Selman, 1993). Par contre, des petits bois, de peu d'intérêt pour leur diversité interne, peuvent trouver leur place et participer positivement à la biodiversité du paysage à condition qu'ils confortent le gradient de morcellement (Forman *et al.*, 1976).

Les outils modernes de gestion des informations spatialisées, associés à l'écologie du paysage, constituent sans aucun doute des éléments importants pour le succès d'une telle démarche (Campbell, 1990 ; Opdam, 1990 ; Selman, 1993). Des efforts de recherche sont nécessaires pour vérifier la validité de cette hypothèse et pour préciser les caractéristiques du gradient (longueur, "pente").

4.3. Des axes de recherches

A la lumière des données issues de la bibliographie, il nous semble que les besoins de recherche concernent 6 axes principaux.

La biologie des espèces. Les connaissances sur les exigences écologiques, l'éthologie, etc., des espèces ou de groupes fonctionnels sont très partielles, pourtant elles permettent de mieux comprendre l'action des facteurs qui influencent la biodiversité. La poursuite de ce travail de base paraît nécessaire pour progresser dans la gestion de la biodiversité.

Les méthodes d'étude des processus à l'échelle du paysage. L'échelle du paysage s'avère particulièrement pertinente pour expliquer des processus liés à la biodiversité, mais pour cela, il sera nécessaire de progresser dans la définition de méthodes communes d'analyse et de description. L'hypothèse concernant la capacité d'un gradient de morcellement à préserver la plus grande diversité du paysage est un thème concret qui peut s'inscrire dans cet axe.

Les interactions entre la biodiversité forestière et la biodiversité agricole. Les paysages de nos régions sont très hétérogènes et les interactions entre agriculture et forêt constituent une part importante des processus écologiques qui les animent. Ce domaine mériterait donc une approche particulière qui n'existe quasiment pas actuellement, hormis sur l'influence des haies.

L'impact des modes de gestions particuliers de la forêt paysanne sur la biodiversité. La forêt paysanne au sens large est très mal connue, pourtant elle occupe une grande place dans certaines de nos régions, parfois sous forme de haies. Il semble donc qu'un effort de description de ses modes de gestion soit un préalable nécessaire pour l'intégrer dans des démarches de gestion de la biodiversité.

La biodiversité en tant que facteur économique. La gestion de la biodiversité ne se limite pas à des actions conservatoires, la biodiversité anime des processus qui peuvent jouer des rôles capitaux pour certaines fonctions, dont des activités économiques (production, protection phytosanitaire, tourisme, etc.). Ces aspects mériteraient sans doute une attention particulière.

Les relations entre la gestion conservatoire de la biodiversité et d'autres fonctions de la forêt (production, esthétique, chasse, etc.). La société demande à la forêt de remplir de nombreuses fonctions que l'on cherche à concilier. Certaines incompatibilités apparentes génèrent des conflits que l'on peut tenter de résoudre en comprenant mieux comment ces différentes fonctions interagissent.

Il nous paraît souhaitable d'articuler les travaux de recherche associés à ces thèmes sur quelques sites bien identifiés afin de simplifier l'accès aux informations, de pouvoir les recouper aisément et d'utiliser des protocoles qui soient compatibles et qui permettent des comparaisons. C'est la démarche qui a été adoptée par l'URSAD de Toulouse.

Remerciements

Nous remercions Danièle Caste qui a rassemblé une grande partie des publications citées et l'association Solagro pour son aide. Ce travail était soutenu financièrement par le Conseil Régional de Midi-Pyrénées.

Bibliographie

Anderson M.A. et Buckley G.P., 1991. Managing edge vegetation. *In* : Ferris-Kaan, R. (Ed.) : *Edge management in woodlands.* Forestry Commission, pp. 5-10.

Andren H., Angelstam P., Lindstrom E. et Widen P., 1985. Differences in predation pressure in relation to habitat fragmentation : an experiment. *Oikos.* 45:273-277.

Askins R.A. et Philbrick M.J., 1987. Effects of changes in regional forest abundance on the decline and recovery of a forest bird community. *Wilson Bull.,* 99:7-21.

Askins R.A., Philbrick M.J. et Sugeno D.S., 1987. Relationship between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biol. Conserv.,* 39:129-152.

Avery M.I., 1989. Effects of upland afforestation on some birds of the adjacent moorlands. *J. Appl. Ecol.,* 26(3):957-966.

Balent G. et Courtiade B., 1992. Modelling bird communities/landscape pattern relationships in a rural area of south western France. *Landscape Ecology.* 6(3):195-211.

Barkham J.P., 1992. The effects of coppicing and neglect on the performance of the perennial ground flora. *In :* Buckley, G.P. (Ed.) *Ecology and management of Coppice Woodlands.* Chapman & Hall, pp.115-146.

Baudry J. et Merriam H.G., 1987. Connectivity and connectedness : functional versus structural patterns in landscapes. *In* : Schreiber K.F.(Ed.) : Connectivity in Landscape Ecology. Proc 2nd Int.Seminar IALE, pp. 23-28,.

Bennett A.F., 1990. Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment. *Landscape Ecology,* 4(2-3):109-122.

Bibby C.J., Phillips B.N. et Seddon A.J.E., 1985. Birds of restocked conifer plantations in Wales. *J. Appl. Ecol.*, 22:619-633.

Blake J.G., 1987. Species-area relationships of winter residents in isolated woodlots. *Wilson Bull.* 99:243-252.

Blake J.G., 1991. Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodlots. *Conserv. Biol.,* 5(1):58-66.

Blandin P., 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. d'Ecologie* 17(4):215-307,.

Blondel J., Ferry C. et Frochot B., 1973. Avifaune et végétation. Essai d'analyse de la diversité. *Alauda* 41(1-2):63-84,.

Bradshaw F.J., 1992. Quantifying edge effect and patch size for multiple-use sylviculture -a discussion paper. *For. Ecol. Manage.,* 48(3-4):249-264.

Burgess R.L. et Sharpe D.M., (Eds.) 1981. Forest island dynamics in man-dominated landscapes. New-York. Springer-Verlag. 320 pages.

Burton P.J., Balisky A.C., Coward L.P., Cumming S.G. et Kneeshaw D.D., 1992. The value of managing for biodiversity. *For. Chron.,* 68(2):225-237.

Campbell D., 1990. Forestry and environment. A balanced approach for the 1990s. *Scott. For.,* 44(3):173-185.

Cancela da Fonseca J.P., 1980. Le concept de diversité, le chevauchement des niches écologiques et l'organisation des systèmes écologiques. *Acta Oecol.-Oecol. Gener.,* 1(3):293-305.

Collectif., 1981. Le traitement des lisières. *Cahier de la cellule Paysage et Aménagement rural. Le zonage agriculture forêt.* 1:37-46.

Crow T.R., 1989. Biological diversity and sylvicultural systems. *In* : *Silvicultural challenges and opportunities in the 1990s.* Proc. of the Nat. Silv. Workshop. Washington D.C. US Department of Agriculture and Forest Service, pp. 180-185.

Crow T.R., 1991. Landscape ecology: the big picture approach to ressource management. *In :* Decker D.J. (Ed.) *Challenges in the conservation of biological ressources: a practioner's guide.* Westview Press. pp. 55-65.

Curry G.N., 1991. The influence of proximity to plantation edge on diversity and abundance of bird species in an exotic pine plantation in north eastern New south Wales. *Wildl. Res.,* 18(3):299-314.

Dabrowska-Prot E., 1991. The role of forest islands in the shaping of the structure and functioning of the entomofauna in an agricultural landscape. *Ekologia Polska,* 39(4):481-516.

De Graaf R.M., 1992. Effects of even-aged management on forest birds at northern hardwood stand interfaces. *For. Ecol. Manage.,* 47(1-4):95-110.

DERF., 1993. Définition d'un politique nationale de prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière. Ministère de l'agriculture et de la forêt. Circulaire N°3002.

DERF., 1994. La gestion durable des forêts françaises. Ministère de l'agriculture et de la forêt. Paris. 76 pages.

Di Castri F. et Younes T., 1990. Fonction de la diversité biologique au sein de l'écosystème. *Acta Oecol.-Oecol. Gener.,* 11(3):430-444.

Duelli P., Studer M. et Marchand I., 1989. The influence of the surroundings on arthropod diversity in maize fields. *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.,* 24(1-2):169-171.

Dunn C.P., Sharpe D.M., Gunterspergen G.R., Stearns F. et Yang Z., 1991. Methods for analyzing temporal changes in landscape pattern. *In* Turner and Gardner (Eds.) *Quantitative methods in landscape ecology.* Springer-Verlag : pp. 173-198.

Evans M.N. et Barkham J.P., 1992. Coppicing and natural disturbance in temperate woodlands -a review. *In* : Buckley, G.P. (Ed.) : *Ecology and management of coppice woodlands.* London, UK:Chapman & Hall, pp. 79-98.

Evans J. et Hibberd B.G., 1990. Managing to diversify forests. *Arboricult. J.,* 14(4):373-378.

Fahrig L. et Merriam G., 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology,* 66(6):1762-1768.

Ferris-Kaan R. (Ed.), 1991. Edge management in woodlands. Forestry Commission, 70 pages.

Ferry C. et Frochot B., 1990. Bird communities of the forests of Burgundy and the Jura. *In* : Keast, A. (Ed.) *Biogeography and ecology of forest bird communities.* La Hague, SPB Academy. Publisher, pp. 183-195.

Forman R.T.T., 1988. Landscape ecology plans for managing forests. *Proc. Am. Soc. Forest.,* Bethesda, Maryland. pp. 131-135.

Forman R.T.T., 1990. Ecologically sustainable landscapes: the role of spatial configuration. *In* : Zonneveld and Forman (Eds.) *Changing landscapes: ecological perspective.* Springer-Verlag : pp. 261-278.

Forman R.T.T. et Godron M., 1986. *Landscape Ecology.* New york. John Wiley & sons, 610 pages.

Forman R.T.T., Galli A.E. et Leck C.F., 1976. Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications. *Oecologia,* 26:1-8.

Franklin J.F., 1988. Structural and functional diversity in temperate forests. *In :* Wilson, E.O. and Peter, F. (Eds) *Biodiversity.* Washington, DC. Natural Academy Press, pp. 166-175.

Franklin J.F. et Forman T.T., 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. *Landscape Ecology,* 1:5-18.

Franklin J.F., Perry D.A., Schowalter T.D., Harmon,M.E., McKee,A. et Spies, T.A., 1989. Importance of ecological diversity in maintaining long-term site productivity. *In Maintaining long-term production of Pacific North West forest Ecosystems.* Portland. Timber Press, pp. 82-97.

Fuller R.J., 1990. Responses of birds to lowland management in Britain: Opportunities for integrating conservation with forestry. *Sitta.* 4:39-50.

Fuller R.J., 1992. Effects of coppice management on woodland breeding birds. *In :* Buckley G.P. (Ed.) *Ecology and Management of Coppice Woodlands.* Chapman & Hall, pp. 169-192.

Fuller R.J. et Warren M.S., 1991. Conservation in ancient and modern woodlands responses of fauna to edges and rotations. *In :* Spellerberg, I.F., Goldsmith, F.B. and Morris, M.G. (Eds.) *Scientific management of temperate communities for conservation.* Oxford. Blackwell scientific publications, pp. 445-471.

Galecka B., 1991. Importance of forest islands for inhabiting of agricultural landscape by coccinellids. *Ekologia Polska,* 39(4):561-577.

Goldsmith F.B., 1991. Coppicing- a conservation panacea? *In :* Buckley G.P. (Ed.) *Ecology and Management of Coppice Woodlands.* Chapman & Hall, pp. 306-312.

Greatorex-Davies J.N. et Marrs R.H., 1992. The quality of coppice woods as habitats for invertebrates. *In :* Buckley G.P. (Ed.) *Ecology and Management of Coppice Woodlands.* Chapman & Hall, pp. 271-296.

Gurnell J., Hicks MM. et Whitbread S., 1992. The effects of coppice management on small mammal populations. *In* Buckley G.P. (Ed.) *Ecology and Management of Coppice Woodlands.* Chapman & Hall, pp. 213-232.

Gustafson E.J. et Parker G.R., 1992. Relationships between landcover proportion and indices of landscape spatial pattern. *Landscape Ecology,* 7(2):101-110.

Hansson L. et Angelstam P., 1991. Landscape ecology as a theorical basis for nature conservation. *Landscape Ecology,* 5(4):191-201.

Hansen A.J., Spies T.A., Swanson F.J. et Ohmann J.L., 1991. Conserving biodiversity in managed forests -Lessons from natural forests. *Bioscience,* 41(6):382-392.

Harms W.B. et Opdam P., 1990. Woods as habitat patches for birds: application in landscape planning in the Netherlands. *In :* Zonneveld, I.S. et Forman, R.T.T. (Eds.) *Changing landscapes: an ecological perspective.* New York, Springer-Verlag, pp. 73-97.

Harris L.D., 1984. *The fragmented forest: Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity.* The University of Chicago Press, 211 pages.

Harris L.D., 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conserv. Biol.,* 2:330-332.

Hinsley S.A., Bellamy, P.E. et Newton, I., 1995. Bird species turnover and stochastic extinction in woodland fragments. *Ecography.* 18:41-50.

Henein K. et Merriam G., 1990. The elements of connectivity where corridor quality is variable. *Landscape Ecology,* 4(2-3):133-155.

Hof J.G. et Joyce L.A., 1992. Spatial optimization for wildlife and timber in managed forest ecosystems. *For. Sci.,* 38(3):489-508.

Joachim J. et Lauga J., 1996. Le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) une espèce modèle pour l'étude de la fragmentation des paysages forestiers du Grand Sud-Ouest. *Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement,* 29 : 53-66.

Kirby K.J., 1992. Accumulation of dead wood-A missing ingredient in coppicing ? *In :* Buckley G.P. (Ed.) *Ecology and Management of Coppice Woodlands.* Chapman & Hall, pp. 99-112.

Kolasa J. et Pickett S.T.A., 1989. Ecological systems and the concept of biological organization. *Proc. Nat. Acad. of Sci.,* USA. 86:8837-8841.

Krugman S.L., 1991. Biotechnology and biodiversity- the relationships. *For. Chron.,* 68(4):459-461.

Lauga J. et Joachim J., 1992. Modelling the effects of forest fragmentation on certain species of forest-breeding birds. *Landscape Ecology,* 6(3):183-193.

Lauga J., Joachim J. et Balent G., 1996. Construction d'un modèle d'habitat du Pinson des arbres en zone forestière et applications. *Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement,* 29 : 37-51.

Laurance W.F. et Yensen E., 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biol. Conserv.,* 55(1):77-92.

Lemouzy C., 1993. *Relations entre biodiversité et morcellement de la forêt paysanne : l'exemple des coteaux de Gascogne.* Mémoire de DAA, Rennes, 62 pages.

Li H., Franklin J.F., Swanson F.J. et Spies T.A., 1993. Developing alternative forest cutting patterns: a simulation approach. *Landscape Ecology,* 8(1):63-75.

Luczak J., 1991. The role of forest islands in distribution and dynamics of the *araneae* communities. *Ekologia Polska,* 39(4):517-543.

Lynch J.F. et Whigham D.F., 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, USA. *Biol. Conserv.,* 28:287-324.

Machlis G.E., 1992. The contribution of sociology to biodiversity research and management. *Biol. Conserv.,* 62:161-170,.

Martin T.E., 1992. Landscape considerations for viable populations and biological diversity. *Trans. North Amer. Wildl. & Nat. Res. Conf.,* 57:283-291.

Mayle B.A., 1990. Habitat management for woodland bats. *For. Comm. Res. Inf. Note,* 165:1-4.

Milne B.T., 1988. Measuring the fractal geometry of landscapes. *Applied Mathematics and computation,* 27:67-79.

Milne B.T., 1991. The utility of fractal geometry in landscape design. *Landscape and urban planning,* 21:81-90.

Milne B.T., 1992. Spatial aggregation and neutral models in fractal landscapes. *Am. Nat.,* 139(1):32-57.

Moss D., 1979. Even-aged plantations as a habitat for birds. *In :* Ford (Ed.) *Ecology of Even-aged forest plantations.* Institute of Terrestrial Ecology of Cambridge, pp. 413-427.

Noss R.F., 1983. A regional landscape approach to maintain diversity. *Bioscience,* 33:700-706.

Noss R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conserv. Biol.,* 4(4):355-364.

O'Connell M.A. et Noss R.F., 1992. Private land management for biodiversity conservation. *Environ. Manage.,* 16(4):435-450.

Opdam P., 1990. Dispersal in a fragmented populations: The key to survival. *In :* Bunce and Howard (Eds.) *Species dispersal in agricultural Habitat.* Institute of Terrestrial Ecology, pp. 3-17.

Opdam P., 1991. Metapopulation theory and habitat fragmentation: A review of holartic breeding bird studies. *Landscape Ecology,* 5(2):93-106.

Opdam P., Rijsdijk G. et Husting F., 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. *Biol. Conserv.,* 34:333-352.

Opdam P., van Apeldoorn R., Schotman A. et Kalkhoven J., 1993. Population responses to landscape fragmentation. *In :* Vos. C.C. and Opdam P. (Eds.) *Landscape ecology of a stressed environment.* London. Chapman & Hall, pp. 147-171.

Palmer M.W., 1992. The coexistence of species in fractal landscapes. *Am. Nat.,* 139(2):375-397.

Paoletti M.G. et Pimentel D., (Eds.) 1992. Biotic diversity in agroecosystems. Elsevier. 356 pages.

Pépin D., 1985. Paysages agricoles et populations de lièvres en zone de grande culture. *XVIIth Congress of IUGB.* Brussels, Sept 17-21 : pp. 553-560.

Peterken G.F., 1992. Coppices in the lowland landscape. *In :* Buckley G.P. (Ed.) *Ecology and Management of Coppice Woodlands.* Chapman & Hall, pp. 3-17.

Peterken G.F., 1993. Long-term floristic development of woodland on former agricultural land in Lincolnshire, England. *In:* Watkins, C. (Ed.) *Ecological effects of afforestation. Studies in the history and ecology of afforestation in western Europe.* Oxon, UK:CAB International, pp. 31-43.

Probst J.R. et Crow T.R., 1991. Integrating biological diversity and resource management: an essential approach to productive, sustainable ecosystems. *J. Forestry,* 89(2):12-17.

Robbins C.S., Dawson D.K. et Dowell B.A., 1989. Habitat area requirements of breeding forest birds of the middle atlantic states. *Wildl. Monog.,* 103:1-34.

Robertson P.A., 1990. Woodland management for pheasants. *For. Comm. Res. Info. Note,* 194:1-3

Robinson G.R. et Quinn J.F., 1992. Habitat fragmentation, species diversity, extinction, and design of nature reserves. *Appl. Pop. Biol.,* 67:223-248.

Saunders D.A., Hobbs R.J. et Margules C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conserv. Biol.,* 5(1):18-32.

Saunders D.A., Hobbs R.J. et Ehrlich P., (Eds.) 1993. Reconstruction of fragmented ecosystems. Surrey Beatty & Sons, Australie. 326 Pages.

Selman P., 1993. Landscape ecology and countryside planning: vision, theory and practice. *J. Rural Stud.,* 9(1):1-21.

Selman P. et Doar N., 1992. An investigation of the potential for landscape ecology to act as a basis for rural land use plans. *J. Environ. Manage.,* 35(4):281-300.

Sharitz R.R., Boring L.R., Vanlear D.H. et Pinder J.E., 1992. Integrating ecological concepts with natural resource management of southern forests. *Ecol. Appl.,* 2(3):226-237.

Shmida A. et Wilson M.V., 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biog.,* 12:1-20.

Speight M.C.D., 1989. Les invertébrés saproxyliques et leur conservation. *Nature and environment.* Gland. Conseil de l'Europe. Serie 42.

Spellerberg I.F., 1991. Biogeographical basis of conservation. *In* Spellerberg, I.F., Goldsmith, F.B. and Morris, M.G. (Eds.) *Scientific management for temperate communities for conservation.* Blackwell scientific publications, pp. 293-322.

Temple S.A. et Cary J.R., 1988. Modeling dynamics of habitat-interior bird populations in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.,* 2:340-347.

Templeton A.R, Shaw K., Routman E. et Davis S.K., 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Ann. Missouri Bot. Gard.,* 77:13-27.

Urban D.L., O'Neil R.V. et Shugart H.H., 1987. Landscape Ecology. *BioScience,* 37(2):119-127.

Usher M.B., Brown A.C. et Bedford S.E., 1992. Plant species richness in farm woodlands. *Forestry (Oxf.),* 65(1):1-13.

Walker B.H., 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.,* 6(1):18-23.

Warren M.S. et Thomas J.A., 1992. Butterfly responses to coppicing. *In* Buckley G.P. (Ed.) *Ecology and Management of Coppice Woodlands.* Chapman & Hall, pp. 249-270.

Wilcox B.A. et Murphy D.D., 1985. Conserv. Biol.: the effects of fragmentation on extinction. *Am. Nat.,* 125:879-887.

Williams B.L. et Marcot B.G., 1991. Use of biodiversity indicators for analyzing and managing forest landscapes. *Trans. N. Am. Wildl. & Nat. Res. Conf.,* 56:613-627

Wright M., 1991. The role and implication of irregular forestry in Britain. *Scott. For.* 45(1):13-27.

Yahner R., 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conserv. Biol.,* 2:333-339.