



HAL
open science

Echantillonnage et déterminants de la biodiversité en forêt tempérée

Frédéric Archaux

► **To cite this version:**

Frédéric Archaux. Echantillonnage et déterminants de la biodiversité en forêt tempérée. Sciences de l'environnement. HDR en Sciences de la Vie, Université d'Orléans, 2019. tel-02610208

HAL Id: tel-02610208

<https://hal.inrae.fr/tel-02610208>

Submitted on 16 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Unité de Recherche Ecosystèmes Forestiers (EFNO) – Irstea Nogent-sur-Vernisson

HDR présentée par :
Frédéric ARCHAUX

soutenue le : 16 décembre 2019

Discipline/ Spécialité : Sciences de la vie

**Echantillonnage et déterminants de la
biodiversité en forêt tempérée**

RAPPORTEURS :

Françoise BUREL	Directrice de Recherches, CNRS Rennes-1
Jean-Claude GEGOUT	Professeur, AgroParisTech Nancy
Aurélien BESNARD	Maître de conférence, EPHE Montpellier

JURY :

Aurélien BESNARD	Maître de conférence, EPHE Montpellier
Françoise BUREL	Directrice de Recherches, CNRS Rennes-1
Jean-Claude GEGOUT	Professeur, AgroParisTech Nancy
Romain JULLIARD	Professeur, MNHN Paris
François LIEUTIER	Professeur, Université d'Orléans
Christelle ROBINET	Directrice de Recherches, INRA Val de Loire

Table des matières

I.	Avant-propos.....	5
II.	Introduction.....	6
	a. Une lente prise de conscience de notre impact sur la nature	6
	b. Quantifier l'ampleur de la perte de biodiversité	7
	c. Des représentations théoriques des populations et des communautés	8
	d. De la niche au modèle statistique, significativité et magnitude.....	10
	e. Significativité et magnitude	11
	f. L'érosion de la biodiversité dans le contexte forestier métropolitain.....	12
III.	Echantillonnage de la biodiversité : choix méthodologiques	14
	a. Choix des taxons.....	16
	b. Erreurs de détection et d'identification	20
	Pourquoi se préoccuper de la non-exhaustivité des relevés de biodiversité ?	20
	Quel niveaux d'erreur de détection et d'identification pour les relevés floristiques ?...	22
	Comment prendre en compte la non-exhaustivité des relevés de biodiversité ?.....	25
	Autres exemples d'effet opérateurs : les relevés de microhabitats des arbres	29
	c. Spécialisation d'habitat et autres traits écologiques	33
	d. Messages clés du chapitre	39
IV.	Effet des pratiques de gestion forestière sur la biodiversité.....	40
	a. Effets génériques de la gestion forestière sur les caractéristiques et le fonctionnement des écosystèmes forestiers	40
	b. Influence de la composition et de la structure des peuplements	42
	Caractéristiques des peuplements et passereaux forestiers le long de deux gradient altitudinaux alpins	42
	Importance du type de peuplement en futaie régulière et en conversion pour les chauves-souris en forêt de Cîteaux.....	44
	Importance de la composition et de la structure des peuplements sur les oiseaux et les chauves-souris en forêt gérée et en arrêt de gestion.....	45
	Les peupleraies cultivées, des forêts de substitution pour la flore et les oiseaux ?.....	47
	La dynamisation de la sylviculture, au bénéfice de la biodiversité du sol ?	50
	c. Favoriser le maintien des arbres porteurs de microhabitats en forêt gérée ?.....	55
	d. La mécanisation de la récolte de bois menace-t-elle la flore ?.....	59
	e. Faut-il réduire les populations d'ongulés pour préserver le sous-bois et l'avifaune qui en dépend ?.....	65
	f. Messages clés du chapitre	73
V.	Effet des usages passés et du paysage sur la biodiversité.....	74

g.	Les lisières forestières, un habitat en soi ?	74
h.	Faut-il sanctuariser la forêt ancienne ?.....	81
i.	Faut-il privilégier la qualité des habitats, leur quantité ou leur connectivité ?.....	90
j.	Quelle réponse microévolutive des espèces à la fragmentation des habitats ?	94
k.	Comment identifier les fragments d’habitats et les corridors à conserver en priorité ? 96	
l.	Messages clés du chapitre	99
VI.	Perspectives et pistes de recherches	100
a.	Echantillonnage et suivi de biodiversité	100
	Mieux exploiter le potentiel des sciences participatives	100
	Représentation de données de biodiversité	101
	Capteurs automatiques de biodiversité.....	103
b.	Facteurs de forçages de la biodiversité forestière, de la parcelle au paysage	104
	Facteurs de forçage sur la diversité et l’abondance locale.....	104
	Forçage climatique	105
	Vers la dynamique de métapopulations et de métacommunautés	106
c.	Scénarios de biodiversité	107
VII.	Références citées	111
VIII.	Curriculum Vitae	120

I. Avant-propos

L'habilitation à diriger des recherches est un diplôme particulier, une sorte de validation des acquis de l'expérience. Il s'agit de dresser une synthèse de l'activité scientifique du postulant qui démontre in fine sa capacité à encadrer des doctorants à travers l'exposé de ses travaux ainsi des perspectives qu'il entrevoit à ses recherches.

Une grande liberté est laissée au postulant pour le mémoire. J'ai hésité entre deux options : focaliser la rédaction sur une thématique restreinte (en l'occurrence en écologie du paysage) ou couvrir la majorité des thématiques sur lesquelles j'ai eu l'occasion de travailler. J'ai opté pour cette seconde voie qui me semblait plus honnête pour décrire le chercheur que je suis :

- Un ingénieur-chercheur revendiquant une vision élargie de mon domaine, utile pour dialoguer avec des gestionnaires d'espaces naturels et des décideurs, plutôt qu'une hyper-spécialisation académique ;
- Un naturaliste généraliste appréciant la possibilité de raisonner simultanément sur des pans de biodiversité terrestre et aérienne, du myrtil à la myrtille, de la locustelle à la barbastelle ;
- Un praticien statisticien intéressé par l'échantillonnage et la modélisation sous diverses formes, mêlant si besoin empirisme et écologie virtuelle ;
- Un chercheur curieux qui apprécie travailler avec des collègues et contribuer à révéler les talents des étudiants qui acceptent de relever les défis qu'on leur propose.

J'ai fait un second choix, celui de proposer un récit essentiellement ancré sur les publications auxquelles je suis associé, en retenant pour chacune quelques résultats saillants et une ou deux illustrations. Le texte relève ainsi plus du bilan d'activité que d'une vision holistique de l'écologie des communautés. J'ai cependant introduit de manière systématique chacune des thématiques brièvement donnant des éléments de contexte et quelques références clés. D'une certaine façon, l'ordre dans lequel les thématiques sont présentées reflète également la chronologie de mes travaux, au détail près que les thématiques se rajoutent les unes aux autres, sans jamais s'éteindre tout à fait.

Le dernier parti pris de ce mémoire est de faire systématiquement référence aux projets, aux collègues et aux étudiants à l'origine des publications présentées. Si, parfois, ma contribution a été décisive (pour les projets que j'ai coordonnés ou les stages de master ou thèses que j'ai encadrés), souvent, j'ai eu la chance de bénéficier de la réflexion de collègues de mon unité et de bien d'autres. Je suis infiniment reconnaissant à celles et ceux qui m'ont accordé leur confiance, étudiants et collègues, et m'ont fait grandir.

II. Introduction

a. Une lente prise de conscience de notre impact sur la nature

Pendant très longtemps, l'Humanité a gardé une vision doublement fixiste de la nature. Les espèces de toutes sortes formaient des assemblages stables ou, tout au plus, fluctuant de manière cyclique dans un environnement lui-même stable ou cyclique. Evidemment, il était encore moins concevable que les espèces évoluent elle-même. Tandis que des disciplines comme les mathématiques ont très tôt acquis leurs lettres de noblesse, l'écologie est restée longtemps figée dans l'image dressée par Aristote au 4^e siècle avant JC mêlant observations partielles et croyances.

Le 18^e siècle marque une première évolution du regard porté sur la nature avec le désir de classer les êtres vivants. Il est finalement assez étonnant que l'Humanité, avec Darwin et la publication de l'Origine des espèces en 1859, ait d'abord pris conscience que les espèces n'étaient pas des entités fixes dans le temps, avant que de réaliser que les assemblages eux-mêmes évoluaient.

La prise de conscience de la fragilité de la nature et du besoin de la protéger remonte au début du 19^e siècle et se traduit notamment par la création des premiers parcs nationaux en Amérique du Nord. Il s'agit de protéger surtout des sites et des espèces iconiques. D'ailleurs, en France, la première réserve naturelle en France – la réserve artistique de Fontainebleau en 1853 – tient plus en la protection de paysages que de celle de la nature.

L'écologie est ainsi une science récente au regard d'autres disciplines scientifiques. Le terme lui-même apparaît seulement en 1866 sous la plume du biologiste allemand Ernst Haeckel. Le naturalisme a pris un peu d'avance avec Linné et la nomenclature binomiale dès la seconde moitié du 18^e siècle. Le naturalisme s'est démocratisé au cours du 19^e siècle et plus dans la seconde moitié du 20^e siècle. Il devient alors possible, grâce au nombre croissant de naturalistes, de mettre en place les tout premiers suivis de biodiversité (le terme de « biodiversité » ne sera consacré lui-même qu'en 1986). Très vite, des scientifiques alertent l'opinion publique sur le déclin de la biodiversité ; en France, on peut citer Jean Dorst qui publie en 1965 « Avant que Nature meure ». Il faudra cependant des décennies pour que la cause de la nature soit pleinement inscrite à l'agenda politique. Loi nationale de protection de la nature en 1976, directive européenne Habitats Faune Flore en 1992, la même année que la tenue de la conférence internationale de Rio, création en 2016 de l'organisation internationale IPBES (plateforme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques) – GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat) de la biodiversité...

Pourtant, force est de constater que, si certains efforts de protection portent leurs fruits (par exemple pour les rapaces et les oiseaux d'eau en Europe), le déclin de la biodiversité se poursuit. Au point qu'en 2011, des chercheurs n'hésitent plus à parler de sixième crise d'extinction, la première causée par l'Homme, et non pas des cataclysmes comme les précédentes (Barnosky *et al.*, 2011).

Si l'on poursuit la comparaison avec le GIEC, pour convaincre largement du besoin et de l'urgence à agir, il semble nécessaire de procéder en plusieurs étapes : quantifier de manière irréfutable l'ampleur du phénomène, identifier les causes sous-jacentes au phénomène, développer des scénarios d'évolution du phénomène si rien n'est fait ou selon différentes

hypothèses de changement de nos sociétés. Alors peut-être nos sociétés accepteront de perdre un peu de liberté à court terme pour en préserver plus sur le long terme.

b. Quantifier l'ampleur de la perte de biodiversité

Si l'on regarde dans le détail cependant, par exemple en réduisant la focale à la biodiversité forestière, il y a beaucoup de zones d'ombre. Tous les cinq ans, l'IGN renseigne une liste d'indicateurs de gestion durable des forêts métropolitaines (IGD) selon quatre grands critères dont un, le quatrième, porte spécifiquement sur la diversité biologique des forêts. Le rapport de 2015¹ reprend les conclusions des listes rouges nationales pour les vertébrés : 17 % des oiseaux sont menacés, 7% des mammifères, 8% des amphibiens et reptiles. Mais on ne sait rien ou très peu pour des groupes qui constituent pourtant l'essentiel de la diversité des espèces en forêt, comme les insectes, les champignons ou encore la faune du sol. Et encore, le statut de menace des listes rouges repose à la fois sur un critère d'évolution défavorable du niveau des populations et sur un critère de rareté.

A la question de savoir si la biodiversité décline en forêt, l'observatoire national de la biodiversité², outil de référence sur la question, apporte peu d'éclairage. En France, comme partout dans le monde, il existe un très fort biais taxonomique au sein des suivis de biodiversité (Troudet *et al.*, 2017). Seuls les oiseaux et les chauves-souris font l'objet d'un suivi standardisé, respectivement depuis 1989 (programme STOC suivi temporel des oiseaux communs piloté par le MNHN) et 2006 (programme Vigie-Chiro également piloté par le MNHN) et suffisamment répliqués pour documenter une tendance nationale de façon robuste. A l'échelle de la communauté, l'abondance des oiseaux forestiers communs est globalement stable : -3% entre 1989 et 2017³ quand l'abondance des oiseaux des milieux agricoles ou des milieux bâtis a baissé de plus de 30%⁴. L'abondance des chauves-souris a diminué de près de 40% entre 2006 et 2016, mais les espèces ne sont pas ventilées par habitat⁵. En synthèse, de même qu'il serait problématique de parler du changement climatique sans thermomètre pour démontrer la réalité du changement, il est dérangent de parler de perte de biodiversité sans suivi (ou tout au moins très circonscrit d'un point de vue taxonomique).

Il existe une littérature abondante sur les suivis qui font référence à des questions de protocoles, de stratification du plan d'échantillonnage, de la taille d'échantillon (nombre de sites prospectés) ou encore de la qualité des données recueillies. En particulier, la majorité des protocoles de suivis de la biodiversité font appel à des opérateurs pour détecter et reconnaître les taxons (à vue ou à l'oreille). Or toutes les études consacrées à la variabilité des relevés de biodiversité entre différents opérateurs ont conclu que cet effet ne pouvait pas être assumé a priori comme négligeable (par exemple, Archaux *et al.*, 2006; Greenslade *et al.*, 2016; Morrison, 2016; Brunialti *et al.*, 2019).

¹ <https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?article929#IGD>

² <http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/fr>

³ <http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/fr/indicateurs/evolution-de-labondance-des-populations-doiseaux-forestiers>

⁴ <http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/fr/indicateurs/evolution-des-populations-doiseaux-communs-specialistes>

⁵ <http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/fr/indicateurs/evolution-des-populations-de-chauves-souris>

c. Des représentations théoriques des populations et des communautés

L'étude de la biodiversité fait appel à une myriade de disciplines associées à l'écologie comme l'écophysiologie, l'autécologie, la dynamique des populations, la génétique des populations, l'écologie des communautés, l'écologie fonctionnelle, l'écologie du paysage, la biologie de la conservation, l'écologie de la restauration, l'écologie évolutive, la biogéographie, etc. A ces disciplines des sciences du vivant s'ajoutent autant de disciplines des sciences humaines et sociales. Cette offre pléthorique reflète la multi-dimensionalité de la biodiversité : du gène à l'écosystème, du local au paysage, de l'individu à la population, la métapopulation, de la communauté à la métacommunauté, de la durée de vie de l'organisme aux temps géologiques – et des interactions fortes avec l'Homme. Face à cette multi-dimensionnalité, les écologues ont proposé des visions simplificatrices énoncées en autant de grandes théories. Des études empiriques permettent ensuite de déterminer le domaine de validité de ces théories et questionnent les simplifications que proposent ces théories.

L'écologie des communautés repose sur le postulat qu'il existe des règles d'assemblages, qui dépendent à la fois de processus de dispersion, de contraintes abiotiques et d'interactions biotiques. Ces mécanismes sont souvent vus comme des filtres successifs qui agissent au sein d'un pool régional d'espèces pour déterminer in fine la présence d'une partie seulement des espèces et des génotypes en un endroit donné. Une théorie dominante est celle de la niche écologique.

En réalité, il existe deux formulations de la niche. La première formulée par Grinnel (1917) et reprise ensuite par Hutchinson (1957) : les organismes possèdent des exigences environnementales particulières, en particulier de ressources (par exemple, le niveau de lumière, de disponibilité en eau, de richesse minérale du sol pour la flore). Hutchinson (1957) conçoit la niche comme un espace multi-dimensionnel où chaque axe correspond à un gradient écologique et l'habitat d'une espèce correspond à la portion favorable à la présence de l'espèce sur chacun des gradients. Les exigences abiotiques fondent la niche écologique fondamentale, tandis que la niche écologique réalisée rajoute aux exigences abiotiques les interactions entre espèces. La seconde conception de la niche a été proposée par Elton (1927) insiste sur la position de l'espèce dans le réseau (notamment trophique mais pas uniquement). Cette vision est plus fonctionnelle mais elle est moins opérationnelle que la niche d'habitat de Hutchinson (1957).

Face au constat que les espèces présentent souvent une variation géographique de leur niche écologique difficilement explicables par des facteurs abiotiques, les écologues ont fait la distinction entre la niche fondamentale, qui ne fait référence qu'à l'influence de l'environnement abiotique, et la niche réalisée, qui intègre également les interactions biotiques (de sorte que la niche réalisée constitue une partie de la niche fondamentale). La niche d'habitat fondamentale est difficile à définir autrement qu'à partir d'expérimentations ; autant dire que pour certaines espèces et certaines dimensions de la niche, l'exercice est vain. Les études empiriques qui associent données de présence ou d'abondance d'espèces et variables environnementales s'inscrivent en réalité dans le concept de niche réalisée. Identifier les facteurs qui façonnent les assemblages d'espèces dans le temps et l'espace revient à identifier certaines dimensions de la niche des espèces.

En réalité, la théorie de la niche s'intéresse peu à l'espace. De fait, elle fait l'hypothèse implicite que la configuration spatiale des habitats importe peu sur la biodiversité qu'ils hébergent, autrement dit que la dispersion des espèces n'est pas limitée. Les observations sur

des systèmes insulaires contredisaient cette hypothèse. La théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur and Wilson, 1963; MacArthur, 1967) constitue un premier essai de considérer la dispersion. Elle s'intéresse à la richesse spécifique des îles par référence au continent le plus proche et stipule qu'une île héberge d'autant plus d'espèces qu'elle est grande et proche du continent, celui-ci étant considéré comme la source principale des espèces retrouvées sur les îles. Dans cette vision, la richesse des îles résulte d'un équilibre dynamique régi par deux processus majeurs, l'immigration depuis le continent et l'extinction locale : une île proche du continent reçoit un plus grand flux d'immigrants tandis que les effectifs des espèces sont plus réduits sur les petites îles, ce qui entraîne un plus grand risque d'extinction.

Très rapidement, une nouvelle théorie généralise la théorie de la biogéographie insulaire où toutes les « îles » sont elles-mêmes des sources (et non plus seulement le continent). Une première formulation de la théorie des métapopulations est proposée par Levins (1969) : il considère que les individus peuvent atteindre toutes les îles avec la même probabilité ; de ce fait, le modèle est spatialement implicite. D'autres formulations ultérieures, dites spatialement explicites, considèrent que des îles plus proches entre elles ont plus de chance d'échanger des individus (Hanski, 1994). La représentation de patchs d'habitat virtuellement reliés par des flux d'individus sera à l'origine, quelques années plus tard, de nouveaux développements méthodologiques en écologie du paysage avec l'essor de la théorie des graphes qui ne s'intéresse plus du tout à la dynamique des espèces ou des communautés mais à la topologie du réseau d'habitats. Si la théorie des métapopulations semble représenter un cadre plus réaliste que la théorie de biogéographie insulaire, celle-ci porte à l'échelle d'une espèce, pas de la communauté. Toutes deux considèrent aussi qu'un espace peut se définir comme l'agencement spatial de taches d'habitats au sein d'une matrice inhospitalière.

Ces théories s'accordent parfaitement avec celle de la niche. Tel n'est pas le cas de la théorie neutre des communautés proposée par Hubbell (2001) : selon cette théorie, toutes les espèces partagent la même niche et la dynamique des espèces repose sur trois mécanismes fondamentaux, la démographie (comme l'approche métapopulationnelle) mais aussi la spéciation et l'extinction. Dans cette théorie, la répartition spatiale des espèces est le résultat d'événements stochastiques de dispersion et d'échantillonnage au sein d'une métacommunauté de taille fixe : le nombre total d'individus constituant la métacommunauté reste constant au cours du temps, ce sont les abondances relatives qui évoluent avec l'apparition et la disparition d'espèces (phénomènes de spéciation et d'extinction). Comme pour la métapopulation, le système atteint un état d'équilibre dynamique. Cette théorie un brin iconoclaste – à quoi bon faire de l'écologie ! – est capable de reproduire un certain nombre de patrons généraux de distribution de la biodiversité. Elle peut servir également d'étalon pour mesurer l'importance de la séparation par la niche ou encore de la dispersion (Munoz *et al.*, 2018).

Toutes ces théories présentent évidemment l'avantage de formaliser la vision du fonctionnement du système étudié mais, plus encore, elles peuvent être traduites selon un formalisme mathématique – des modèles – qui permettent de faire le lien avec des données observées. Il est ainsi possible de mettre ces théories à l'épreuve par la modélisation des données empiriques.

d. De la niche au modèle statistique, significativité et magnitude

Parmi les théories énoncées précédemment, celle de la niche est assurément celle à laquelle fait référence une majorité de travaux en écologie aujourd'hui. Plusieurs raisons expliquent son succès. La première est que de nombreux écologues sont intéressés par l'étude de l'influence d'un ou plusieurs facteurs sur un niveau de biodiversité. Ces facteurs peuvent être ainsi vus comme des descripteurs de la niche de l'espèce. Une seconde est qu'il est toujours possible de rajouter des dimensions à la niche (une histoire sans fin !). Une dernière est qu'il existe un arsenal statistique bien établi et globalement facile d'utilisation associé à cette théorie.

L'écologie est friande d'outils statistiques, au point qu'il n'est pas toujours facile de s'y retrouver. Parmi les outils les plus fréquemment utilisés, il y a les analyses multivariées dont l'objectif est de représenter un ensemble de variables dans des plans (factoriels) comme l'analyse en composante principale ou de l'analyse factorielle des correspondances. Ces méthodes multivariées se sont progressivement sophistiquées, en particulier avec les méthodes à 2 tableaux, comme l'analyse canonique des corrélations qui permet de représenter dans un même plan à la fois les variables environnementales et les individus, ou encore à k tableaux (comme l'approche RLQ qui permet de faire le lien entre des variables environnementales et des traits des espèces).

Les modèles linéaires font également partie de l'outillage de base des écologues, en particulier depuis l'arrivée du logiciel libre de traitement statistique R. Ces modèles corréler une métrique d'une espèce ou d'une communauté (souvent une abondance ou une richesse spécifique) à une ou plusieurs variables environnementales qui peuvent être assimilées à autant de dimensions potentielles de la niche de l'espèce ou de la communauté (on perçoit déjà le glissement sémantique : une communauté d'espèces peut-elle présenter « une » niche ?). Un modèle statistique multi-variable est ainsi censé s'intéresser à autant de facettes de la niche qu'elle intègre de variables explicatives.

L'intérêt de ces modèles statistiques est leur extrême versatilité. Ils permettent de prendre en compte le plan d'échantillonnage (c'est-à-dire la structuration spatiale et temporelle des données) et la nature des données à travers une grande variété de lois de distribution, la forme de la relation entre la variable prédite et ses prédicteurs (linéaire, quadratique, seuil, etc.).

On tend souvent à opposer modèles statistiques et mécanistes mais cette opposition est en partie artificielle. La première raison est que le formalisme mathématique est très similaire : certes, les équations diffèrent mais il s'agit des mêmes types de modèles ajustés selon les mêmes principes statistiques (classiquement des modèles linéaires). La seconde est que les approches corrélatives se basent sur des attendus (les hypothèses) qui font référence à un ou plusieurs mécanismes supposés liant la variable prédite au prédicteur (par exemple une ressource dont dépend l'espèce ou le groupe d'espèces). Un des débats contemporains porte sur la capacité relative des approches corrélatives et mécanistes à l'extrapolation spatiale et plus encore temporelle (l'écologie prédictive), une question particulièrement d'actualité sur la question par exemple de l'impact futur du changement climatique sur la distribution et l'abondance de la biodiversité (Cheaib *et al.*, 2012).

Pour compléter le tableau, il existe enfin des approches statistiques visant à généraliser la connaissance à partir de la compilation d'études traitant du même sujet, les méta-analyses (Gurevitch *et al.*, 2018).

e. Significativité et magnitude

Derrière une majorité de ces approches et depuis les travaux pionner du statisticien Ronald Fisher, s'est imposée dans toutes les sciences probabilistes la notion de p-value, qui mesure le risque de rejeter à tort l'hypothèse nulle (le plus souvent qu'un paramètre du modèle soit nul) et la sacro-sainte valeur de 5% : on accepte d'affirmer à tort que l'hypothèse nulle est à rejeter avec une chance sur vingt. On oublie souvent que si l'on peut rejeter l'hypothèse nulle (par exemple, on peut indiquer qu'un prédicteur a un effet sur la variable prédite), on ne peut jamais l'accepter (on ne peut pas conclure qu'il n'y a pas d'effet).

S'il faut reconnaître que cette philosophie a permis de faire sortir des pans entiers de la science d'un simple discours expert, elle n'est cependant pas la panacée. En effet, cette significativité est basée sur l'incertitude associée à l'estimation des coefficients du modèle et cette incertitude est d'autant plus faible que la taille de l'échantillon est grand. Il suffit d'augmenter suffisamment la taille de l'échantillon pour que nécessairement la relation devienne significative. Bien sûr, le « suffisamment » dépend du système étudié. Cela pose deux problèmes. Le premier est qu'il semble inutile au fond de conduire des études si l'on est assuré de trouver un effet significatif à tous les coups puisqu'au fond, il est toujours possible de rétorquer qu'une taille d'échantillon insuffisante est à l'origine de l'absence de rejet de l'hypothèse nulle. La seconde est qu'en renforçant la capacité du modèle à détecter des effets de faible intensité et/ou fortement bruités, on augmente les chances d'attester en réalité de la présence de biais dans les données. Par exemple, un biais classique dans les études de biodiversité est que tous les individus ou toutes les espèces ne sont pas repérés. Cette non-exhaustivité des relevés peut dépendre de multiples facteurs qui eux-mêmes peuvent influencer le niveau de biodiversité. Par exemple, les oiseaux forestiers sont généralement repérés au chant et la portée du chant varie en fonction de l'encombrement végétal. Mais cet encombrement végétal est aussi synonyme de ressources (par exemple en proies). Quand on met en évidence une relation significative entre par exemple l'abondance des oiseaux forestiers et l'encombrement végétal, quelle part est due à l'action biologique (la question d'intérêt) et quelle part au processus d'échantillonnage (un paramètre de nuisance) ? A l'heure où se constituent des bases de données toujours plus importantes, notamment avec l'essor des sciences participatives en matière de biodiversité, le risque devient de plus en plus fort. Pour traiter cette question spécifique de la non exhaustivité des relevés de biodiversité, des méthodes initialement développées dans le cadre des opérations de capture-marquage et recapture d'animaux ont été développées et permettent de modéliser simultanément le processus d'échantillonnage et le processus biologique.

Alors quelle approche alternative à la significativité des effets ? La force de l'effet, encore appelée magnitude de l'effet. Un effet (c'est-à-dire une relation entre une variable prédite et un prédicteur) peut être fort ou faible et être plus ou moins bien estimé par le modèle ajusté aux données d'entrée (c'est-à-dire que l'incertitude mesurée par l'erreur standard dans le jargon statistique peut être importante ou faible). L'écologue espère démontrer des effets forts et bien estimés mais tous les cas sont possibles. La difficulté est de déterminer ce qui constitue un effet fort de ce qui ne l'est pas. Dans le cas idéal, ce seuil serait déterminé par un changement sensible du fonctionnement du système étudié mais le plus souvent, il s'agit soit d'une évolution relative de la valeur prédite (par exemple un effet sera considéré comme fort s'il entraîne une différence de 10 ou 20% de l'abondance d'une espèce ou de la richesse spécifique).

Mais cela ne suffit pas : il faut également déterminer sur quel gradient du prédicteur cette variation de la variable prédite est évaluée. Pour imaginer le propos, il faut se représenter un triangle rectangle : l'hypoténuse est la relation entre la variable prédictive et le prédicteur et les deux autres côtés correspondent respectivement à la variation du prédicteur et la variation de la variable prédite causée par cette variation du prédicteur. Evidemment puisqu'une incertitude est associée à l'effet du prédicteur, on ne prédit qu'avec une certaine incertitude l'effet d'une variation du prédicteur sur la variation de la variable prédite. Et là surprise, on fait appel aux tests statistiques pour vérifier la probabilité que la valeur seuil fixée fasse partie ou non de l'intervalle de confiance. Chassez la significativité par la porte, elle revient par la fenêtre ! Ainsi, si dans pour l'approche par test de significativité, il faut déterminer a priori le risque d'erreur tolérable (les 5%), dans l'approche par magnitude s'ajoutent deux autres valeurs, celle de la variation minimale de la variable prédite pour que l'effet soit considéré comme fort et le delta du prédicteur sur lequel la variation de la variable prédite est estimée.

Quoi qu'il en soit, il y a un glissement progressif de la communauté scientifique de l'approche classique vers l'analyse de magnitude mais comme tout changement de paradigme, l'évolution se fait lentement. Toutes ces méthodes permettent d'étudier quantitativement l'influence de facteurs environnementaux sur la biodiversité.

f. L'érosion de la biodiversité dans le contexte forestier métropolitain

Cinq grands facteurs sont aujourd'hui classiquement identifiés comme participant fortement à l'érosion mondiale de la biodiversité : (1) les changements d'usage des terres et de la mer ; (2) l'exploitation directe de certains organismes ; (3) le changement climatique ; (4) la pollution et (5) les espèces exotiques envahissantes. Ces facteurs valent pour l'ensemble des écosystèmes mondiaux mais, dans la suite du mémoire, nous nous focaliserons essentiellement sur les écosystèmes forestiers métropolitains. La question est alors de déterminer dans quelle mesure ces cinq grands facteurs ont une influence déterminante sur la biodiversité forestière dans nos forêts et s'il y en a d'autres qui seraient spécifiques.

Contrairement à une idée reçue, la forêt métropolitaine est en (modeste) augmentation ; l'évolution est même spectaculaire si l'on regarde un peu plus loin dans le passé, vers le milieu du 19^e siècle : depuis cette période, la surface forestière n'a pas moins que doublé en surface. L'exode rural en est la principale explication : les terres arrachées à la forêt dans les temps anciens sont redevenues forêt lorsqu'ont cessé les pratiques de cultures et d'élevage. Ce retour de la forêt a été particulièrement marqué en zone méditerranéenne mais aussi dans toutes les zones de montagne. Si l'on ajoute que par ailleurs les coupes forestières sont devenues globalement moins fréquentes que par le passé, en raison de la substitution du bois par d'autres sources de chauffage (houille, gaz, électricité), il serait raisonnable de penser que la biodiversité forestière ne s'est jamais aussi bien portée depuis plus d'un siècle et demi. Evidemment, faute de suivi, il n'est pas vraiment possible de documenter cette évolution depuis le 19^e siècle. Plus près de nous, le programme STOC des oiseaux communs montre que sur les deux dernières décennies, globalement, l'abondance des oiseaux forestiers est restée stable⁶. Bien sûr, les fortunes sont diverses entre les espèces étudiées mais les raisons avancées tiennent plus souvent à des causes globales comme le changement climatique plutôt

⁶ <http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/fr/indicateurs/evolution-de-labondance-des-populations-doiseaux-forestiers>

que l'écosystème lui-même. Le volume de bois particulièrement favorable à la biodiversité est également en augmentation⁷.

Alors, circulez, il n'y a rien à voir ? Rien n'est moins sûr. D'une part, les forêts hébergent un gros contingent de la diversité biologique en France métropolitaine, comme partout dans le monde, et les groupes les plus diversifiés ne sont pas suivis mais l'on sait qu'ils hébergent de nombreuses espèces peu fréquentes. Les espèces aux effectifs réduits ont un risque de disparition (local ou global) plus élevé que des espèces abondantes. Par ailleurs, et de nouveau contrairement à une idée reçue, les écosystèmes forestiers de plaine sont largement façonnés par la main de l'homme. Choix des essences, durée des rotations (c'est-à-dire l'âge moyen auquel les arbres sont abattus), densité des peuplements sont autant de caractéristiques fortement contrôlées par les gestionnaires forestiers dans l'objectif de produire du bois. En outre, quelques décennies après le secteur agricole, la mécanisation de la récolte de bois se généralise, ce qui pose comme en agriculture la question de l'impact à long terme sur les sols. Enfin, les milieux forestiers comme les autres sont de plus en plus fragmentés par les infrastructures (routes, voies ferrées), par l'évolution des paysages (par exemple, l'arasement des haies qui peuvent permettre à une partie de la biodiversité forestière de passer d'un boisement à l'autre). Il est important d'étudier ce processus de fragmentation et ses effets sur la dynamique spatiale de la biodiversité dans le cadre notamment du changement climatique. La biodiversité forestière, en particulier la flore, peut mettre des décennies, voire des siècles, avant retrouver un équilibre dynamique après des perturbations majeures de la configuration paysagère (Lalechère *et al.*, 2018).

Mes travaux s'inscrivent dans ce cadre prudentiel plutôt que de crise grave et au sein d'une unité de recherche « Ecosystèmes forestiers ». Les recherches menées au sein de cette unité EFNO (NO pour Nogent-sur-Vernisson) concourent à la définition d'une gestion durable et multifonctionnelle des forêts, associant recherches finalisées et appui.

Le schéma conceptuel ci-dessous donne une vision simplifiée de la façon dont les travaux des différentes équipes de l'unité sont reliés entre eux (la taille des flèches est une indication des moyens humains associés).

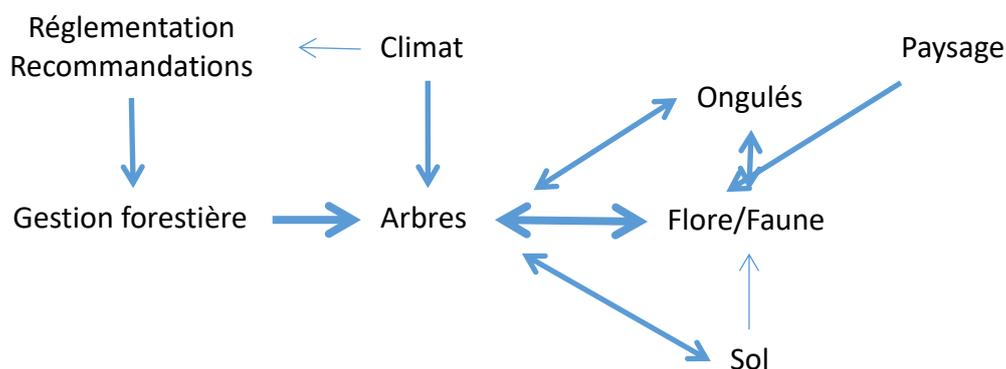


Figure 1. Principaux compartiments de l'écosystème forestier étudiés dans le cadre des recherches menées par l'unité de recherche EFNO.

⁷ <http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/fr/questions/1-quels-sont-letat-et-la-dynamique-de-la-biodiversite-en-foret>

Mes travaux sont centrés sur le compartiment faune/flore. Ils abordent les questions d'échantillonnage et de suivis et s'intéressent enfin aux relations avec les différents compartiments mentionnés dans le schéma précédent. Comparativement aux autres, j'ai peu exploré la relation entre climat et faune/flore.

Derrière le vocable d'érosion de la biodiversité et de sixième crise d'extinction, il est tentant de considérer la biodiversité comme une entité homogène mais en réalité, il existe pléthore de diversités aux exigences contradictoires, tant entre groupes taxinomiques qu'au sein de ces groupes. Quand bien même, des pans de biodiversité disparaissent sous l'effet d'un effet fort, par exemple l'utilisation de pesticides, il demeure toujours quelques contre-exemples d'espèces ou de groupes d'espèces qui tirent leur épingle du jeu. Pour prendre un autre exemple, l'ouverture des forêts par les coupes va limiter l'abondance des oiseaux de la canopée quand elle favorise l'expression d'une flore plus abondante et souvent plus diversifiée au sol. Qu'en conclure ? Au moins que le choix des groupes taxinomiques étudiés est déterminant. Mieux, qu'il est nécessaire de s'intéresser à des pans de biodiversité en parallèle, en particulier pour éviter une forme d'anthropocentrisme culturel consistant à étudier la nature qui nous est chère (le doux chant des oiseaux par exemple).

Ce mémoire décompose mon travail de recherche autour de trois blocs, l'échantillonnage de biodiversité, l'effet des pratiques de gestion forestière sur cette biodiversité et enfin l'influence des usages passés et du paysage.

III. Echantillonnage de la biodiversité : choix méthodologiques

Tout dispositif d'échantillonnage de biodiversité doit répondre à plusieurs questions :

- à quoi l'ensemble du dispositif doit-il apporter une réponse ? S'agit-il, par exemple, d'un suivi générique pour détecter une évolution ou bien d'une étude ponctuelle pour mettre en évidence l'effet d'un facteur en particulier ?
- quels groupes taxinomiques ou quelles espèces ou encore quelles populations faut-il échantillonner ?
- quelles métriques de biodiversité ? A l'échelle d'une communauté, il peut s'agir de la richesse spécifique (éventuellement décomposée en différentes guildes, groupes écologiques, traits, etc.), de traits moyennés (par exemple spécialisation à l'habitat, (Julliard *et al.*, 2006), la diversité fonctionnelle ou phylogénétique). Pour une espèce, ce peut être l'abondance, un trait moyen des individus, etc.
- quelle est l'évolution minimale que l'on souhaite pouvoir mettre en évidence ? La réponse conditionne l'effort d'échantillonnage à consentir. Cet effort dépend également d'autres facteurs comme la variabilité et l'autocorrélation spatiales et temporelles de la métrique d'intérêt. Toute mesure est entachée d'une incertitude. Celle de la biodiversité n'échappe évidemment pas à la règle,
- quels sont les moyens humains et financiers disponibles ?
- quels protocoles ? Différents protocoles peuvent être déployés qui impliquent une expertise plus ou moins importante des observateurs, l'utilisation d'appareils qui peuvent être coûteux. Il y a toujours un coût à la récolte, la saisie, la vérification, l'analyse et la valorisation des données récoltées.

La problématique de l'effet opérateur est apparue dès mon travail de thèse de 2000 à 2002 sur les communautés d'oiseaux. Il s'agissait de rééchantillonner deux sites suivis dans les

années 1970 et 1980 par d'autres ornithologues (Jacques Blondel et Jean-François Desmet) : comment pouvais-je certifier que les évolutions apparentes des communautés n'étaient pas simplement le reflet de différences de capacité auditive ou d'identification ? A vrai dire, il n'y avait pas de moyen formel de le prouver : comment vérifier que les capacités des deux ornithologues d'origine sont restées identiques aux deux pas de temps ? A défaut, nous avons néanmoins des points d'écoute ensemble, de manière indépendante, révélant des différences assez notables entre opérateurs.

Il existe des méthodes détaillées ci-dessous qui permettent de corriger ce type d'observation mais qui ne pouvaient pas être appliquées malheureusement dans notre cas. J'ai poursuivi ce questionnement sur l'effet opérateur en arrivant dans l'unité EFNO en 2003 mais sur des données floristiques, avant d'élargir mes travaux à d'autres dimensions de l'échantillonnage de biodiversité, comme le choix des taxons ou encore l'optimisation d'un plan d'échantillonnage.

a. Choix des taxons

Le choix des taxons est une problématique majeure en biologie de la conservation, qu'il s'agisse d'envisager des actions de protections spécifiques ou bien d'opérations de suivis pour les taxons en eux-mêmes seulement ou à visée plus générique. Ce choix n'est absolument pas anodin, les groupes taxonomiques ne réagissent pas dans leur ensemble aux mêmes facteurs ou, plus exactement, avec la même intensité, pas à la même échelle de temps et d'espace, etc. (à l'exemple de ces deux méta-analyses en contexte forestier, Paillet *et al.*, 2010; Chaudhary *et al.*, 2016).

Notre contribution sur le sujet a consisté à étudier la redondance d'information (en richesse, en composition) entre neuf groupes taxonomiques fréquemment étudiés en forêt et échantillonnés sur les mêmes placettes de 10 forêts françaises (Larrieu *et al.*, 2018) : plantes vasculaires, bryophytes, lichens, polypores, coléoptères saproxyliques, coléoptères carabiques, syrphes, lichens, oiseaux et chauves-souris. L'étude a aussi consisté à estimer le coût de suivi associé à chacun de ces taxons afin de déterminer une stratégie de suivi pluri-taxonomique couvrant une majorité de taxons (Figure 2).

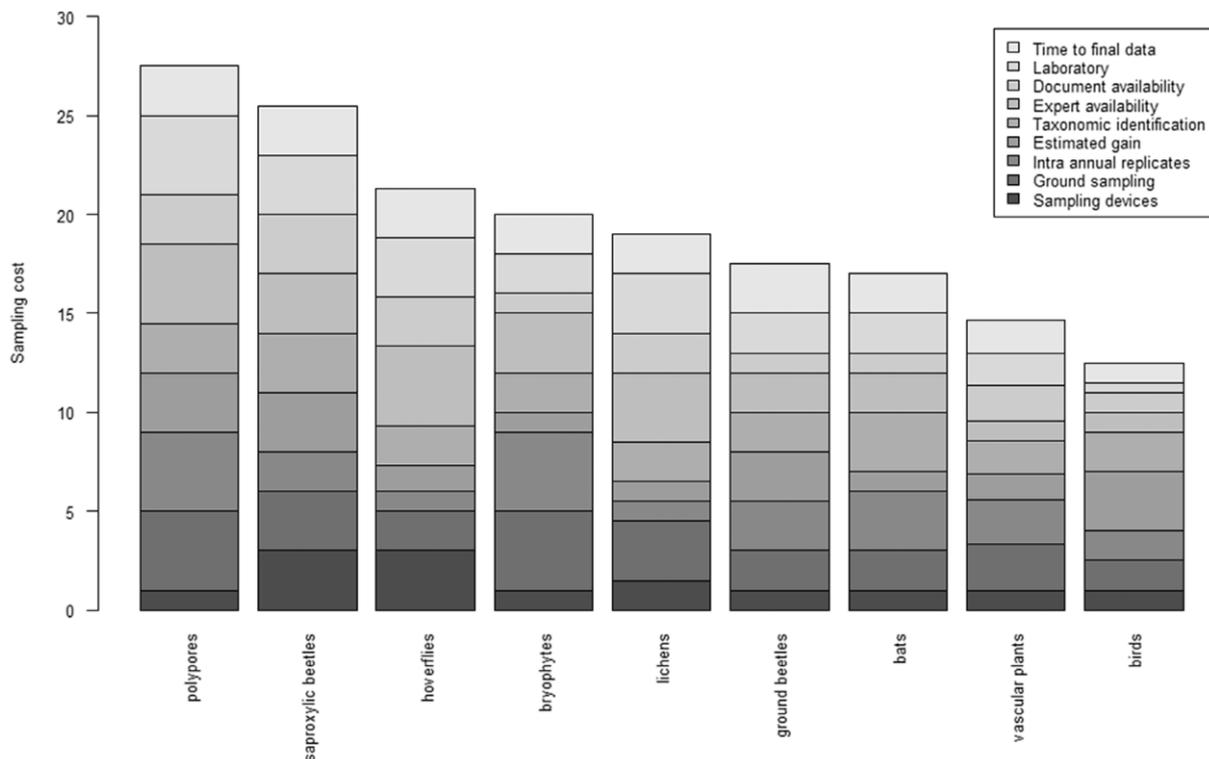


Figure 2. Coût d'échantillonnage estimé pour 12 experts des taxons, basé sur 9 critères. Les scores ont été moyennés lorsque plusieurs experts ont été sollicités. Figure 1 dans Larrieu et al. (2018).

Ces analyses ont montré que la redondance entre les taxons était globalement faible et qu'aucun taxon en particulier surpassait les autres à rendre compte des variations des autres groupes (Tableau 1). Cependant, l'utilisation de deux ou trois taxons (en particulier coléoptères saproxyliques associés à la flore vasculaire et aux oiseaux) permet de rendre mieux compte des autres groupes étudiés.

Tableau 1. Corrélations deux-à-deux de diversité alpha (au-dessus de la diagonale) et beta (en-dessous) entre les neuf groupes taxonomiques (sans correction pour les tests multiples ; après correction aucun des tests n'est significatif pour la richesse alpha et seulement deux pour la diversité bêta, entre flore vasculaire et coléoptères carabiques et entre plantes vasculaires et bryophytes) ***: $p < 0.001$; **: $0.001 < p < 0.01$; *: $0.01 < p < 0.05$; ns: $p > 0.05$; g.beetles=coléoptères carabiques, s.beetles=coléoptères saproxyliques, for=sous-groupe forestier; NA=données manquantes; NT=non testé car moins de 50 placettes. Tableau 4 dans Larrieu et al. (2018).

Taxa	bryophytes	g.beetles	for.g.beetles	bats	for.bats	s.beetles	vascular plants	lichens	polypores	birds	for.birds
bryophytes		0.711 ^{ns}	0.602 ^{ns}	0.490 ^{ns}	0.474 ^{ns}	0.783 ^{ns}	0.599 ^{***}	nc	0.509 [*]	0.395 ^{ns}	0.398 ^{ns}
g.beetles	-0.16 ^{ns}		NT	0.299 ^{ns}	0.299 ^{ns}	0.559 ^{**}	0.525 ^{**}	NA	0.419 ^{ns}	0.308 ^{ns}	0.578 ^{ns}
for.g.beetles	0.18 ^{ns}	NT		0.240 ^{ns}	0.147 ^{ns}	0.409 ^{ns}	0.635 ^{ns}	NA	0.313 ^{ns}	0.573 ^{ns}	0.491 ^{ns}
bats	0.24 [*]	-0.34 ^{**}	-0.12 ^{ns}		NT	0.272 ^{ns}	0.577 ^{ns}	NA	0.308 ^{ns}	0.071 ^{ns}	0.034 ^{ns}
for.bats	0.19 ^{ns}	-0.21 ^{ns}	-0.1 ^{ns}	NT		0.282 ^{ns}	0.393 ^{ns}	NA	0.306 ^{ns}	0.157 ^{ns}	0.205 ^{ns}
s.beetles	0.04 ^{ns}	0.17 [*]	0.06 ^{ns}	0.16 ^{ns}	0.18 ^{ns}		0.471 ^{ns}	nc	0.501 [*]	0.483 ^{ns}	0.450 ^{ns}
vascular plants	0.13 ^{ns}	0.15 ^{ns}	0 ^{ns}	0.09 ^{ns}	-0.04 ^{ns}	0.15 ^{ns}		0.479 ^{**}	0.493 ^{ns}	0.489 ^{ns}	0.604 [*]
lichens	nc	NA	NA	NA	NA	nc	-0.02 ^{ns}		0.340 ^{ns}	NT	NT
polypores	0.22 [*]	-0.17 ^{ns}	-0.02 ^{ns}	-0.02 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.1 ^{ns}	0.07 ^{ns}	0 ^{ns}		0.331 ^{ns}	0.300 ^{ns}
birds	0.04 ^{ns}	0.11 ^{ns}	0.06 ^{ns}	0.19 ^{ns}	0.17 ^{ns}	0.16 ^{ns}	-0.04 ^{ns}	NA	0.16 ^{ns}		NT
for.birds	0.03 ^{ns}	0.08 ^{ns}	0.07 ^{ns}	0.19 ^{ns}	0.15 ^{ns}	0.13 ^{ns}	-0.06 ^{ns}	NA	0.19 ^{ns}	NT	

b. Choix du protocole d'échantillonnage

Une fois le groupe taxonomique retenu (ou les groupes), l'étape suivante consiste à arrêter un protocole d'échantillonnage. Les choix à faire sont relativement nombreux. Souvent, il faut procéder à des compromis entre l'investissement par placette et le nombre de placettes.

Nos travaux ont essentiellement porté sur les relevés botaniques, en étudiant en particulier l'effet de la surface des placettes et la durée du relevé par placette.

Nous nous attendions en particulier à ce que les placettes de petite taille soient échantillonnées de manière plus exhaustive que des placettes plus grandes. Pour tester cette hypothèse, nous avons mis en place un dispositif spécifique constitué de placettes emboîtées de taille croissante (quatre placeaux de 2m² dans quatre placeaux de 4m² dans 18 placettes de 400m² à la diversité floristique très contrastée) qui a été échantillonné par quatre botanistes professionnels en contrôlant pour la durée d'inventaire (Archaux *et al.*, 2007).

Les analyses ont démontré une forte répétabilité de la mesure de la richesse spécifique observée entre les relevés des différents botanistes (entre 91.3 et 97.5% selon la surface de

quadrat considérée ; une valeur de 100% indique que les valeurs sont toutes identiques et ainsi que la mesure est très répétable). En contradiction partielle avec nos attentes, la richesse spécifique observée s'est avérée certes moins biaisée, mais aussi moins précise pour les petits placeaux. Le fait que le nombre d'espèces observées était nettement inférieur dans les petits placeaux, nous a conduit à recommander l'usage de placettes de plusieurs centaines de m² plutôt que de quelques m². Cette étude a également utilisé des indices de diversité utilisant l'estimation des recouvrements des plantes (comme une mesure de leur abondance relative) et les résultats ont démontré une mauvaise répétabilité de ces indices, en réponse à la forte variabilité des estimations visuelles des espèces par les différents botanistes sur les mêmes placettes.

Nous avons également cherché à proposer une approche pour déterminer la surface optimale des placettes, au-delà de la question importante de la répétabilité (c'est-à-dire en admettant que sur la gamme de surface de placettes étudiées la répétabilité de la mesure reste globalement la même et donc que ce ne soit pas un critère de choix discriminant)(Archaux and Bergès, 2008).

L'approche proposée repose sur la possibilité de déterminer le nombre de placettes nécessaire pour pouvoir mettre en évidence statistiquement une différence minimale de richesse spécifique moyenne entre deux traitements (typiquement de x% entre deux traitements ou différentes campagnes de relevés sur les mêmes placettes) en fonction de paramètres simples estimables à partir d'un jeu de données déjà disponible ou bâti pour l'occasion. Nous nous sommes placés dans le cas d'un suivi temporel des mêmes placettes.

Nous avons utilisé pour cette étude des relevés réalisés par les botanistes impliqués dans le suivi à long terme des écosystèmes forestiers RENECOFOR qui s'inscrit dans le réseau paneuropéen ICP (niveau 2 avec un suivi intensif). Plus précisément, nous avons bénéficié du réseau Oxalis constitué de 11 placettes suivies annuellement parmi les 102 placettes du réseau RENECOFOR suivies tous les cinq ans.

L'optimisation a porté simultanément sur le temps total pour inventorier l'ensemble des placettes, le nombre et la surface des placettes de sorte à pouvoir détecter un changement de 5, 10 ou 20% de richesse spécifique sur cinq ans (en fixant des taux d'erreurs de type 1 et 2 à 5%, voir partie suivante pour une définition de ces deux types d'erreur statistique).

L'analyse du jeu de données pilote a montré que le coût d'inventaire pouvait être réduit d'environ 15% en fixant la surface élémentaire des placettes à 100 ou 200 m² plutôt que 300 ou 400 m² (Figure 3). La figure illustre bien la problématique de la puissance statistique : pour pouvoir mettre en évidence une évolution minimale de richesse (5% au lieu de 10 ou 20%), il faut augmenter considérablement le nombre de placettes (la taille de l'échantillon dans la terminologie statistique).

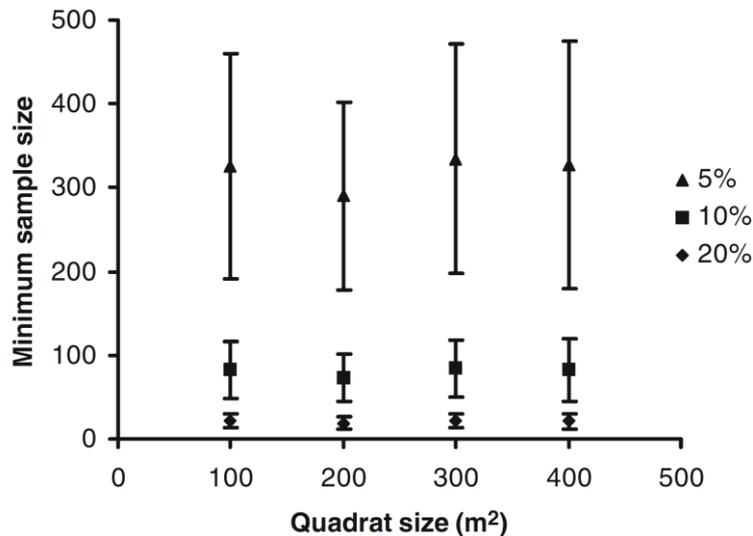


Figure 3. Relation entre le nombre minimum de placettes (MSS minimum sample size) et la surface élémentaire des placettes en fonction de la différence minimale de richesse pouvant être mise en évidence (5, 10 ou 20% sur 5 ans). Figure 3 tirée de Archaux et Bergès (2008).

La durée d'observation est rarement indiquée dans les études floristiques, il y a tout lieu de penser qu'il n'est pas contrôlé dans la majorité des études : l'observateur stoppe son relevé lorsqu'il a le sentiment qu'il ne détecte plus de nouvelle espèce. Deux arguments peuvent plaider pour ne pas fixer une durée du relevé a priori : la durée devrait être proportionnelle aux nombre d'espèces présentes dans la placette (laquelle est inconnue lorsque le botaniste découvre la placette). D'autre part, des botanistes peuvent avoir besoin/prendre plus de temps pour parcourir chacune des placettes. Nous avons ainsi cherché à quantifier l'accroissement du nombre d'espèces en fonction de la durée de relevé, de l'exhaustivité du relevé en fonction de la durée et de la diversité floristique présente sur la placette. Enfin, nous avons exploré la pertinence de laisser le botaniste arrêter le relevé à partir du moment où il n'a plus détecté de nouvelle espèce durant un certain laps de temps (Archaux *et al.*, 2006).

Nous avons utilisé deux jeux de données pour lesquels les botanistes ont noté le temps en même temps que les espèces observées (l'un avec un seul botaniste, l'autre avec quatre botanistes). Pour ces dispositifs, le nombre d'espèces observées croît logiquement avec la durée du relevé de façon (semi)logarithmique. La forme de la courbe varie assez notablement entre botanistes (après une heure de relevés, entre 20 et 35% des espèces n'ont pas été détectées pour des placettes de 400m²) et les botanistes qui tendent à être moins exhaustifs ne sont pas particulièrement plus lents.

Par exemple, sur la Figure 4, le botaniste B tend à ne plus détecter de nouvelles espèces après 30 min, il aurait ainsi tendance à stopper ses relevés avant les botanistes A et C. Nous avons ainsi recommandé que les études impliquant des relevés floristiques en forêt mentionnent au minimum la durée moyenne des relevés, que cette durée soit au minimum de 30 minutes pour des placettes de 400m² en forêt tempérée.

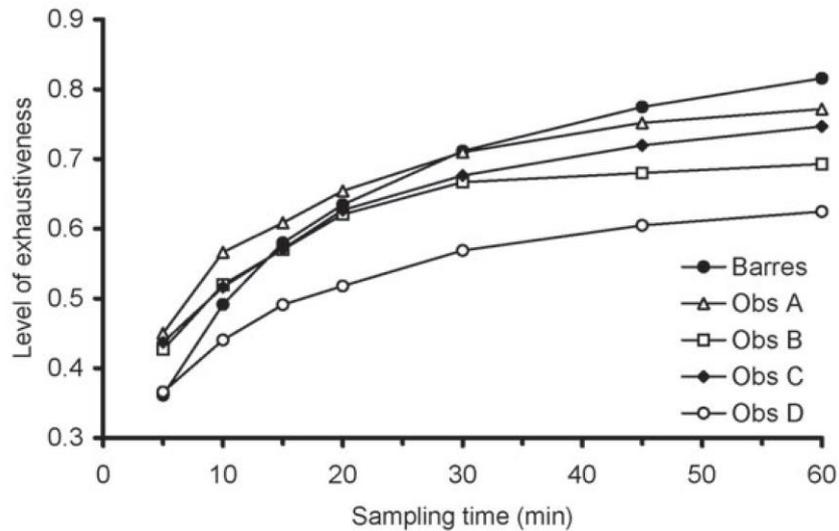


Figure 4. Relation entre le degré d'exhaustivité des relevés et la durée de recherche sur deux jeux de données (17 placettes échantillonnées de manière indépendante par 4 opérateurs ; 7 placettes échantillonnées par un seul opérateur). Figure 2 dans Archaux et al. (2006).

b. Erreurs de détection et d'identification

Pourquoi se préoccuper de la non-exhaustivité des relevés de biodiversité ?

Nous avons vu précédemment qu'une partie espèces végétales échappait aux botanistes lors de l'échantillonnage et que ce niveau d'exhaustivité variait entre botanistes ou selon la durée du relevé. Ce constat ne vaut pas seulement pour l'observation de la flore, loin s'en faut, c'est même la règle en biodiversité. Si pour une quelconque raison (observateur, durée, conditions météorologiques, etc.), le degré d'exhaustivité varie selon les modalités que l'on souhaite étudier (deux traitements sylvicoles par exemple), alors les tests statistiques seront faussés. En particulier, des différences d'exhaustivité augmentent le risque de commettre une erreur statistique de type 1, c'est-à-dire à considérer qu'une variable (par exemple la richesse) diffère statistiquement entre deux échantillons (par exemple deux séries de placettes correspondants à deux traitements sylvicoles) alors même que ce n'est pas le cas, ou de type 2 – le pendant du type précédent, à savoir considérer que la variable ne diffère pas en moyenne entre les traitements alors qu'en réalité elle varie.

Il existe une littérature abondante sur l'estimation du degré d'exhaustivité de méthodes d'échantillonnage de la biodiversité et sur les approches possibles pour estimer le nombre « réel » d'individus et d'espèces en prenant en compte la non-exhaustivité des échantillonnages (aussi dénommé probabilité de détection ou détectabilité) mais il restait à quantifier les risques statistiques dans le cas d'études comparatives, c'est-à-dire comparant des niveaux de biodiversité entre plusieurs modalités.

Notre contribution a été d'étudier par simulations l'impact d'une différence de degré d'exhaustivité (on parle également de détectabilité ou encore de probabilité de détection) entre deux « traitements » sur le risque de type 1 en fonction de la détectabilité moyenne, du nombre moyen d'individus/espèces par placette d'échantillonnage et du nombre de placettes (Archaux *et al.*, 2012).

Le principe de la simulation consiste à générer aléatoirement deux échantillons selon les mêmes paramètres (un échantillon correspondant par exemple à n placettes auxquelles sont associées par tirage aléatoire un nombre d'espèces ou d'individus, par exemple selon une loi de Poisson). Si l'on répète ce processus 100 fois et que l'on compare par un test statistique si la richesse/abondance moyenne diffère statistiquement entre les deux échantillons, en moyenne dans 5 simulations (donc 5% des cas), le modèle relèvera une différence statistique : c'est le taux d'erreur nominal du test (niveau acceptable d'erreur de premier type).

L'étape suivante consiste soumettre ces deux échantillons à un processus mimant une détection imparfaite (c'est-à-dire un degré d'exhaustivité inférieur à 1) différent entre les deux échantillons. Si l'on compare à nouveau les deux échantillons par le même test ad hoc que précédemment et que l'on répète la procédure, le taux de rejet de l'hypothèse nulle (le nombre de fois où le test statistique sera significatif) devient supérieur à 5% et plus il s'en éloigne, plus cela indique que les tests statistiques sont faussés (puisque par construction les deux échantillons avant « rééchantillonnage » sont issus d'une même loi statistique).

Ces simulations ont démontré qu'une différence même minime de détectabilité entre deux traitements augmentait notablement le risque de conclure à tort à une différence du nombre moyens d'individus/espèces par traitement, par exemple, une différence de 4 à 8% de détectabilité entre deux traitements (avec en moyenne 50 espèces par placette et 50 placettes échantillonnées par traitement) entraîne un risque de commettre une erreur de type 1 non pas de 5% mais de 50 à 90% (Figure 5) ! Les situations les moins critiques (par exemple en haut à gauche sur la Figure 5 correspondent en fait aux cas où le risque de commettre une erreur de type 2 (incapacité à mettre en évidence une différence réelle entre deux traitements) est maximal.

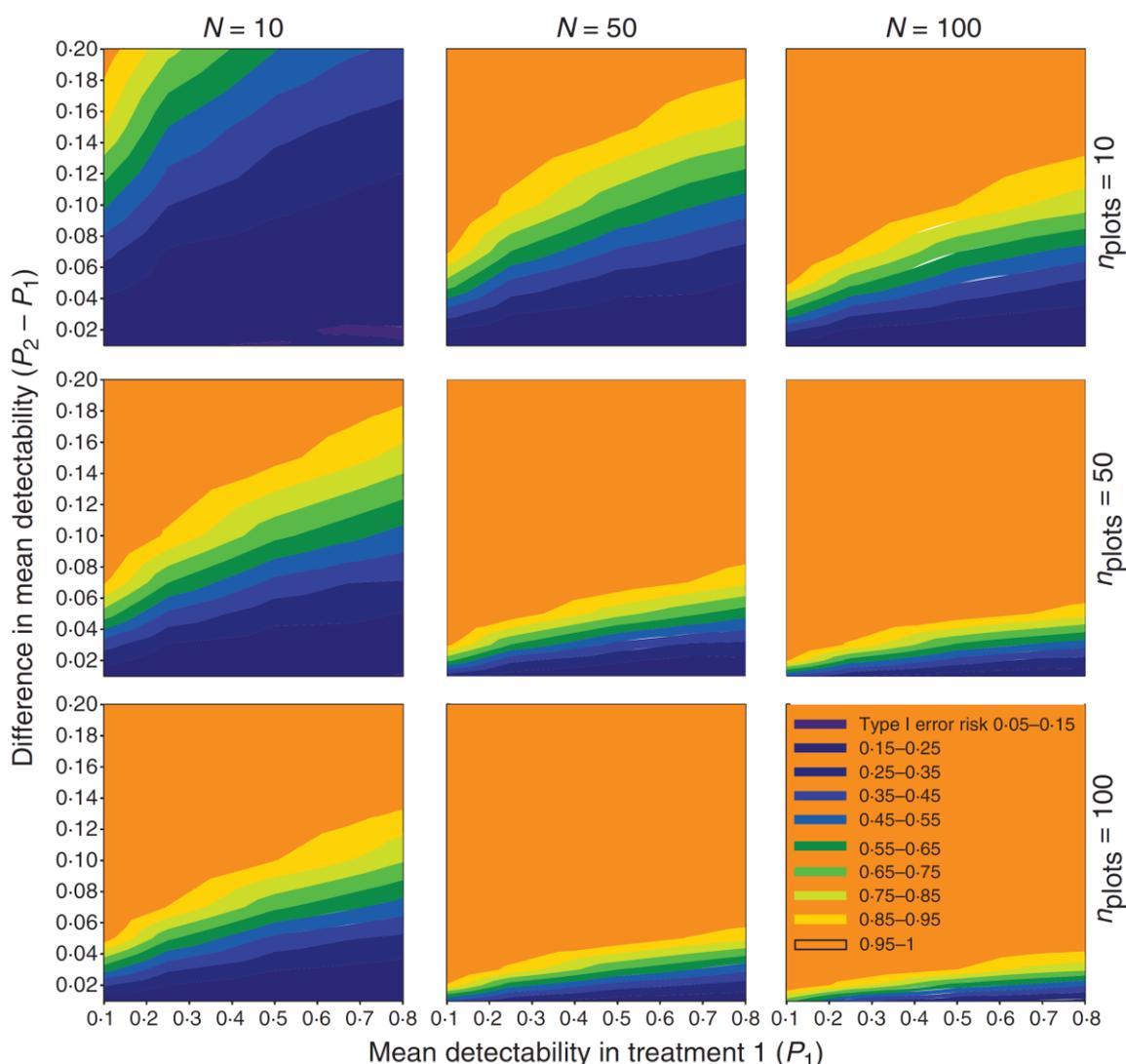


Figure 5. Risque d'erreur statistique de type 1 (de conclure à tort que le nombre moyen d'individus/d'espèces diffère significativement entre les deux traitements) en fonction du nombre moyen d'individus/espèces par placette N ($N = 10, 50$ or 100 ; colonnes 1–3), (ii) le nombre de placettes (plots) par traitement ($n_{\text{plots}} = 10, 50$ or 100 , nombre identique pour les deux traitements; lignes 1–3), (iii) la probabilité de détection moyenne du traitement 1 (p_1 ; axe des abscisses) and (iv) la différence de probabilité moyenne de détection entre les deux traitements $p_2 - p_1$ avec $p_2 > p_1$; axe y). Plus la couleur est chaude, plus le risque de commettre une erreur de type I est forte (elle devrait rester inférieure à 0.05). Figure 1 dans Archaux et al. (2012).

Quel niveau d'erreur de détection et d'identification pour les relevés floristiques ?

Si l'on revient aux résultats présentés dans Archaux *et al.* (2006), ceux-ci suggèrent que des différences d'exhaustivité de quelques pourcents peuvent aisément subvenir si différents botanistes interviennent dans une même étude ou si la durée des relevés est biaisée. Cette étude cependant souffrait d'un défaut méthodologique : à l'issue de leurs relevés, les botanistes ne sont pas retournés ensemble confronter leurs observations lors d'un relevé de « consensus ». Ce type de relevé permet en effet de relier des observations rapportées à tort à des espèces différentes par différents botanistes : les botanistes ont bien vu la même espèce mais ne lui ont pas assigné la même identité (erreur de détermination). Il est important de pouvoir identifier ces erreurs de détermination qui enflent à tort la liste des espèces

présentes et conduisent à sous-estimer la probabilité de détection des observateurs. C'est pourquoi nous avons utilisé un autre jeu de données, réalisé dans le cadre du réseau RENECOFOR dont nous avons déjà parlé. Ce programme bénéficie d'une démarche d'assurance qualité des données exemplaire. La flore y est suivie tous les cinq ans dans les mêmes 102 placettes par différentes équipes de botanistes et avant chaque campagne, les équipes se réunissent, échantillonnent indépendamment les mêmes placettes de 100 m² et retournent ensemble pour valider leurs observations. Nous avons bénéficié des relevés de ces campagnes d'intercalibration pour quantifier le taux de non détection (et le relier au recouvrement des plantes avec l'attendu que ce sont essentiellement des plantes peu recouvrantes qui sont ratées), le taux d'erreur de détermination (et d'identification partielle au genre ou la famille) (Archaux *et al.*, 2009b).

Sur ce dispositif, les équipes ne sont pas tenues de limiter leur temps d'observation mais elles le notent. On constate ainsi une forte hétérogénéité entre équipes, cette durée pouvant varier d'un facteur deux à trois pour une même placette (Figure 6).

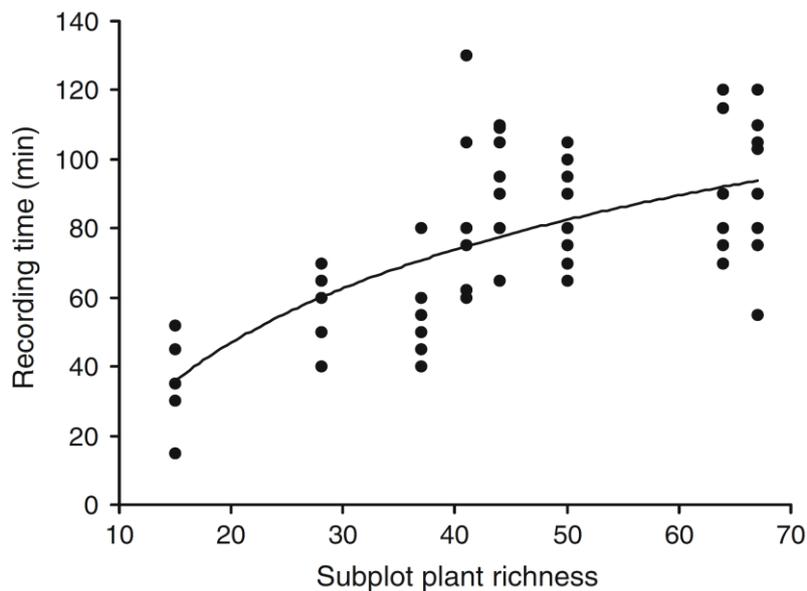


Figure 6. Relation entre la durée des relevés et la richesse spécifique de la placette (8 en tout avec 8 à 9 équipes par placette). Fig. 3 tirée de Archaux *et al.* (2009b).

En moyenne, 19% des plantes du sous-bois (moins de 2m de haut) ne sont pas détectées par les équipes (chiffre variant entre 10 et 32%) – des chiffres qui sont très similaires aux résultats précédents – tandis que 5% ne sont pas identifiées correctement, en particulier les bryophytes pour lesquelles l’erreur porte parfois même aussi sur le genre (Figure 7).

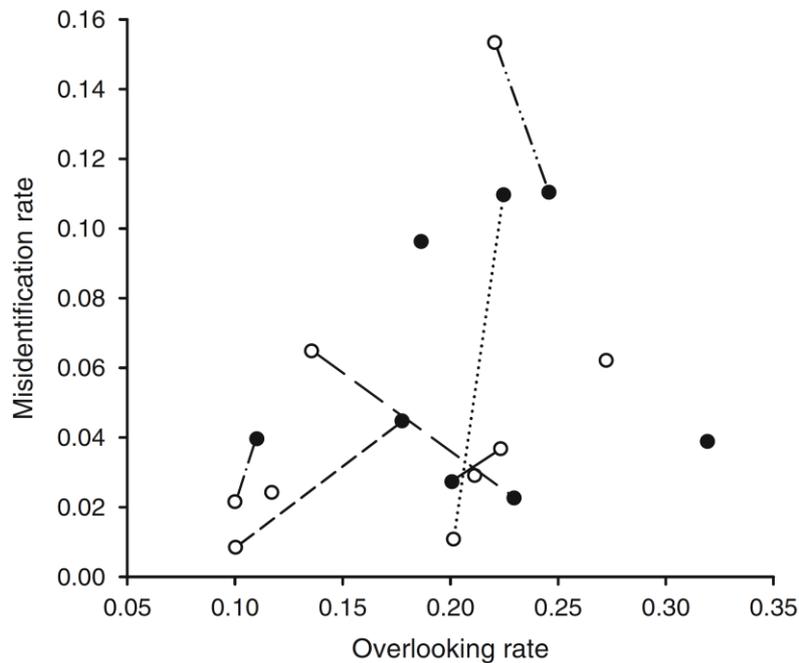


Figure 7. Relation entre le taux de non détection (overlooking rate) et d’erreur d’identification (misidentification rate) de la flore du sous-bois en 2004 (blanc) et 2005 (noir) (Spearman’s $r = 0.40$, $z = 1.58$, $P = 0.11$). Les valeurs pour les six équipes qui ont participé aux deux exercices sont reliées entre elles. Figure 4 dans Archaux et al. (2009b).

Ces différences entre équipes s’expliquent en partie par l’effectif de l’équipe (un botaniste seul détecte moins d’espèces que les équipes de deux, même si un seul botaniste est expérimenté), la familiarité de l’équipe avec la flore locale (facteur qui diminue également le risque de mauvaise identification), le nombre de relevés réalisés durant la journée (l’exhaustivité diminuant au cours de la journée, traduisant une fatigue croissante des équipes). Le nombre de relevés réalisés avant la campagne d’intercalibration semble en revanche ne pas avoir d’influence notable.

D'autres facteurs non liés aux botanistes influencent également la probabilité de détection en premier lieu le recouvrement des espèces (les plantes abondantes sont logiquement nettement moins ratées, Figure 8), le type morphologique des plantes (les mousses sont plus fréquemment ratées que les plantes vasculaires), la richesse spécifique du relevés (les espèces sont proportionnellement plus ratées dans les placettes riches en espèces).

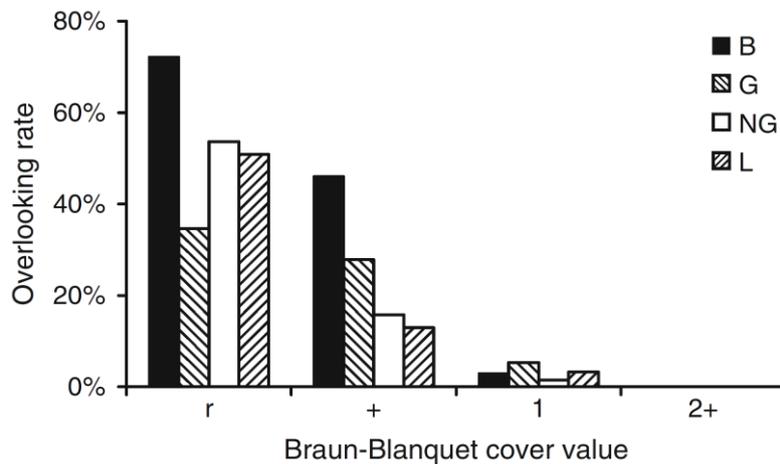


Figure 8. Relation entre le taux de non détection et le recouvrement des plantes (classe d'abondance-dominance de Braun-Blanquet : r une plante, + quelques pieds, 1 recouvrement de moins de 5%, 2+ recouvrement supérieur à 5%) en fonction du type morphologique (B Bryophyte, G Graminée, NG Plantes vasculaire hors graminées et ligneux, L Plante ligneuse). Figure 1 dans Archaux et al. (2009b).

Comment prendre en compte la non-exhaustivité des relevés de biodiversité ?

Des statisticiens ont développé des approches variées, depuis parfois plusieurs décennies, pour « corriger » des observations de biodiversité en cas de détection partielle. Les méthodes ont été à l'origine développées dans le cas du marquage individuel d'animaux qu'il s'agissait de « recapturer » avec une certaine probabilité. La philosophie a ensuite été étendue aux relevés des communautés animales et végétales et si différentes approches sont aujourd'hui disponibles, la majorité repose sur la répétition de relevés sur les mêmes placettes (par la même personne ou par plusieurs personnes).

A la suite des travaux de simulation (Archaux et al., 2012), nous avons utilisé des indices de richesse « corrigés » grâce à des relevés répétés sur les mêmes placettes (toujours avec une détection partielle). La question était de savoir si le risque statistique de type 1 demeurait proche du taux nominal de 5% lorsque ces indices corrigés étaient utilisés plutôt que les richesses observées « brutes ».

Ces simulations ont montré que, sous certaines conditions de réplication, ce type d'indice pouvait effectivement permettre de résoudre le problème de la non-exhaustivité des relevés de biodiversité (Figure 9). Certes dans le cas où la probabilité de détection est très faible, l'indice de Jackknife 2 ne permet pas de tolérer de différence importante de détectabilité entre les traitements, quel que soit la réplication des relevés par placette et la richesse moyenne (rangée du haut). Mais la situation s'améliore progressivement à mesure que la probabilité de détection augmente. Si l'on considère le cas où la probabilité de détection est de l'ordre de 80% – pour rappel, la valeur empirique observée pour nos relevés floristiques – des écarts

assez conséquents de détectabilité entre traitements (jusqu'à 20%) peuvent être corrigés en répliquant l'échantillonnage.

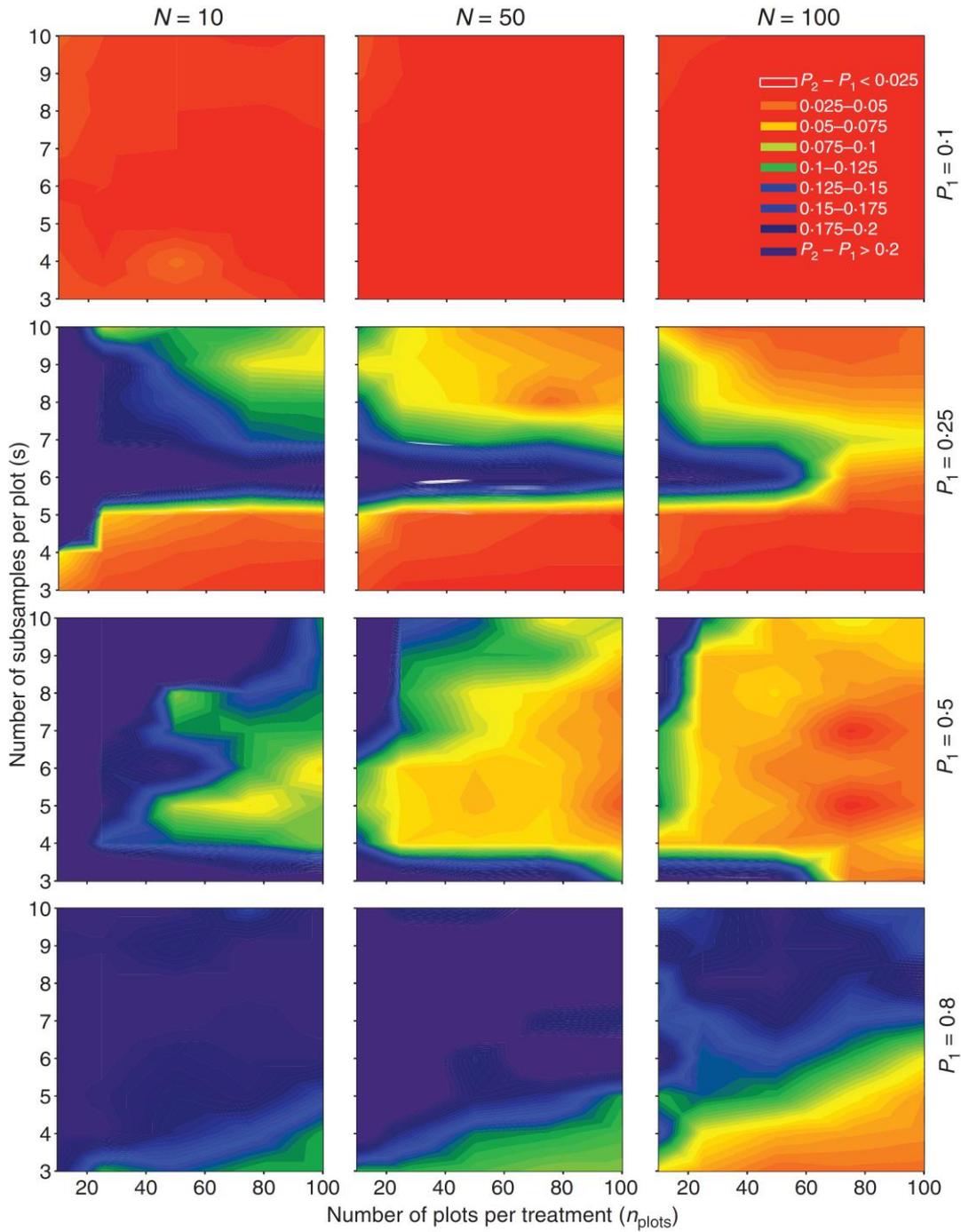


Figure 9. Différence maximale acceptable de probabilité de détection entre deux traitements permettant de garantir un taux d'erreur de type 1 de 5% lorsque l'indice de Jackknife 2 est utilisé au lieu de la richesse observée, en fonction du nombre moyen d'espèces/individus par placette ($N=10, 50$ ou 100 colonnes 1 à 3), de la probabilité de détection dans le traitement 1 $P_1=0.1, 0.25, 0.5$ ou 0.8 , rangées 1 à 3), du nombre de placettes échantillonnées par traitement (n_{plots} , axe x) et du nombre de réplicats par placettes (s , axe y). Plus la couleur est chaude, moins la différence maximale acceptable de détectabilité entre les traitements est importante. Figure 2 dans Archaux et al. (2012).

Pour vérifier si ces résultats encourageants, obtenus sur données simulées, demeuraient valides pour des données empiriques, nous avons utilisé les données d'intercalibration RENECOFOR (Archaux, 2009). Pour rappel, les mêmes huit placettes ont été échantillonnées de manière indépendante par huit ou neuf équipes : chacun de ces relevés constitue ainsi un réplicat analogue au s de la figure précédente. Nous avons calculé un ensemble d'indices de richesse spécifique disponible dans la littérature et vérifié le biais d'estimation et la racine carrée de la moyenne des erreurs au carré (RMSE root-mean-square-error), une mesure de la précision de l'estimation (en absence de biais de l'estimateur, cet indice est égal à l'écart-type de l'estimateur). L'attendu est que ces deux valeurs doivent s'approcher de 0.

Grâce à l'existence des relevés de consensus, nous avons pu distinguer les cas avec ou sans erreur d'identification (c'est-à-dire dans ce dernier cas que les données erronées ont été corrigées). Dans le cas où les erreurs d'identification ont pu être supprimées, l'indice de Chao Mth converge vers la richesse le plus rapidement parmi les indices testés (c'est-à-dire avec le plus faible nombre de botanistes échantillonnant la même placette) mais aucun des indices ne permet de gommer parfaitement les différences d'exhaustivité entre équipes (Figure 10).

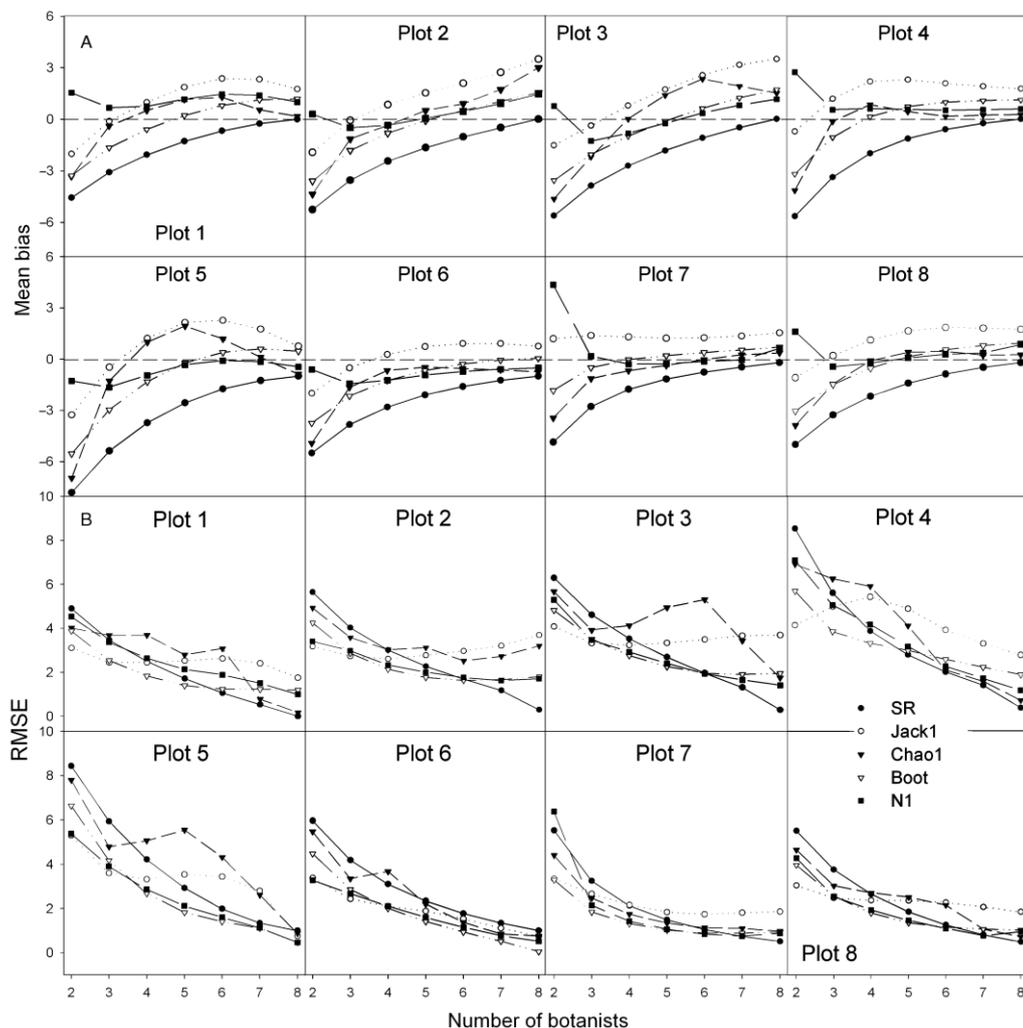


Figure 10. Biais moyen (a) et racine carrée des écarts moyens au carré (RMSE) (b) des différents estimateurs dans le cas où les erreurs de détermination ont été corrigées (SR richesse spécifique observée, Jack1 Jacknife 1, Chao 1 indice de Chao 1, Boot indice de bootstrap (données d'intercalibration RENECOFOR). Figure 1 dans Archaux (2009).

Un résultat plus inquiétant est que tous ces indices sont très sensibles aux erreurs d'identification et surestiment très rapidement la richesse avec l'augmentation du nombre d'équipes de botanistes (Figure 11). Cette sensibilité s'explique par le poids très important des singletons dans leur calcul, c'est-à-dire des espèces mentionnées par une seule équipe (dans ce cas à tort).

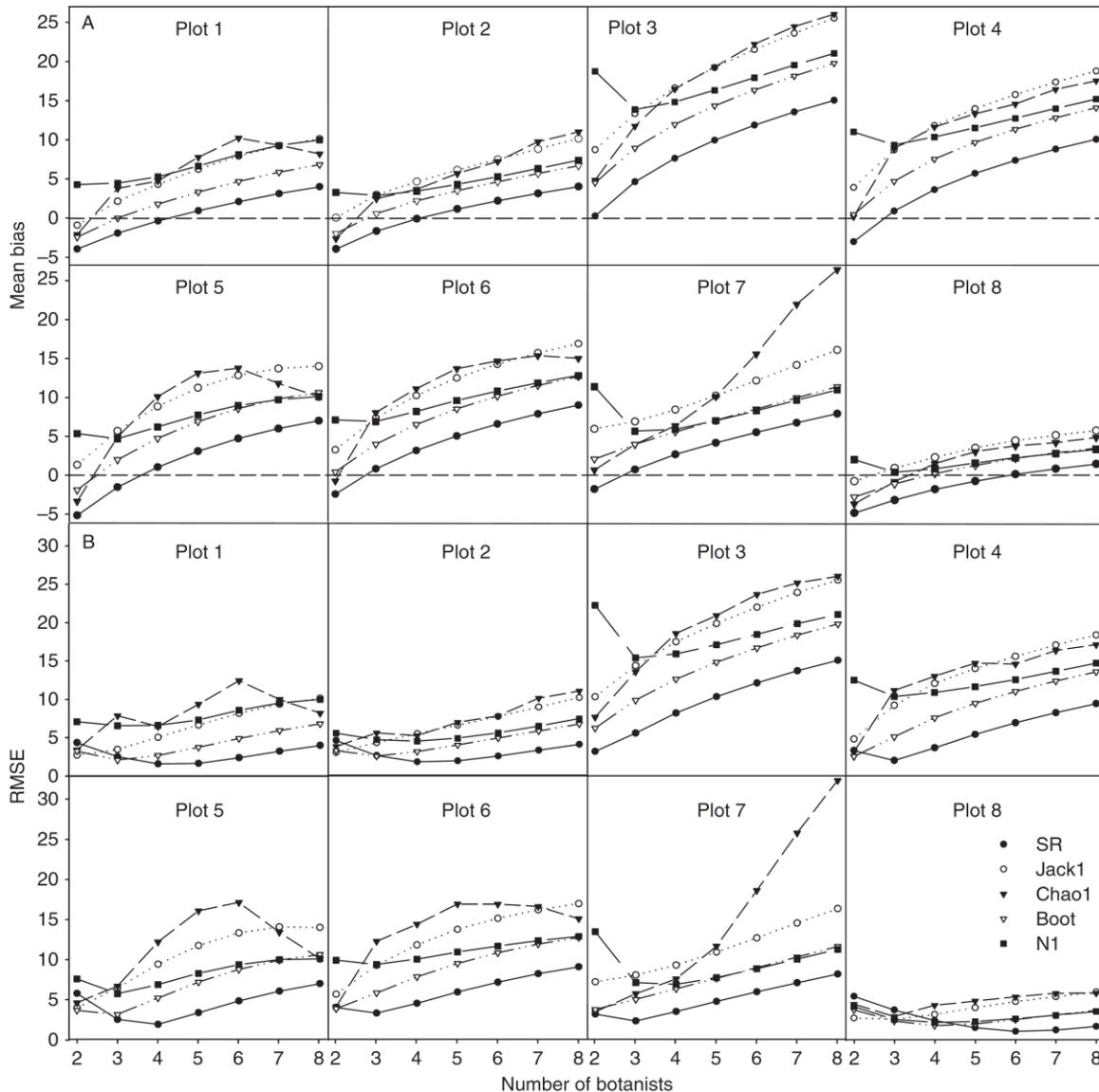


Figure 11. Biais moyen (a) and raine de l'erreur moyenne des carrés (RMSE) (b) des paramètres estimés en fonction du nombre de botanistes lorsque les données sont seulement partiellement corrigées pour les erreurs d'identification (données d'intercalibration RENECOFOR). Figure 3 dans (Archaux, 2009).

De ces résultats mitigés, nous avons conclu que ces indices semblent peu appropriés pour corriger les relevés floristiques. A défaut de garantir une (quasi) exhaustivité, il était nettement préférable que les placettes soient échantillonnées simultanément par deux botanistes (plutôt qu'un seul), à la fois pour augmenter l'exhaustivité globale du relevé (sans pouvoir prétendre l'atteindre : une espèce identifiée lors d'un relevé consensuel des campagnes d'intercalibration RENECOFOR avait été ratée par les neuf équipes qui étaient passées successivement auparavant) mais aussi pour réduire le risque d'erreur d'identification.

Autres exemples d'effet opérateurs : les relevés de microhabitats des arbres

Il serait faux de croire que seuls les relevés de biodiversité sont concernés par la problématique de l'effet opérateur. En réalité, toute mesure réalisée par un opérateur souffre d'un degré d'erreur, qu'il s'agisse de la prise de mesure elle-même, de la prise de note ou de sa saisie. Par exemple, nous nous sommes intéressés à l'effet opérateur pour les relevés de microhabitats portés par les arbres – ensemble des structures, de petite taille généralement, qui peuvent servir de lieu de reproduction, d'alimentation et de refuge à des pans de biodiversité (Paillet *et al.*, 2015). L'expérience a consisté à demander à un ensemble d'observateurs, rompu ou non aux mesures dendrométriques en forêt, de repérer les microhabitats sur les mêmes arbres de deux placettes et de rapporter ces observations à des relevés de consensus (avec un sous-groupe des observateurs).

Comme pour les relevés floristiques, il s'avère que les observateurs tendent à sous-estimer le nombre de microhabitats par arbre, généralement de 10 à 40% selon les personnes (à comparer avec les 10-30% pour la richesse spécifique des relevés floristiques) (Figure 12).

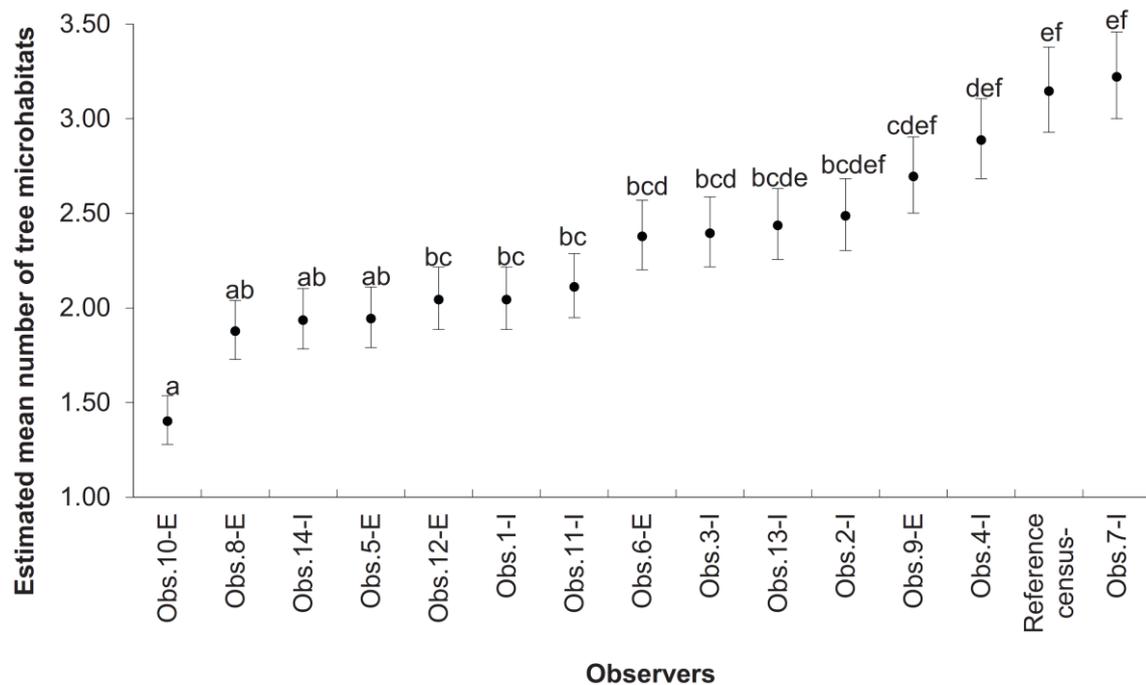


Figure 12. Nombre moyen de microhabitats par arbre détectés pour chacun des observateurs dans les deux placettes de chênaie-hêtraie de la forêt de Fontainebleau (France, $n = 106$ arbres). Les lettres indiquent des moyennes statistiquement différentes selon un test de comparaisons multiples de Tukey d'après un modèle linéaire généralisé à effets mixtes. Les lettres "E" et "I" suivant le numéro des observateurs se rapportent respectivement à "Expérimenté" et "Non expérimenté". Figure 1 dans Paillet *et al.* (2015).

Dans le détail, par microhabitat, on constate à la fois des erreurs de détection mais également d'identification. Dans certains cas, le microhabitat est « inventé » : certaines ombres haut sur le tronc ou les branches peuvent ressembler à des cavités par exemples (Figure 13).

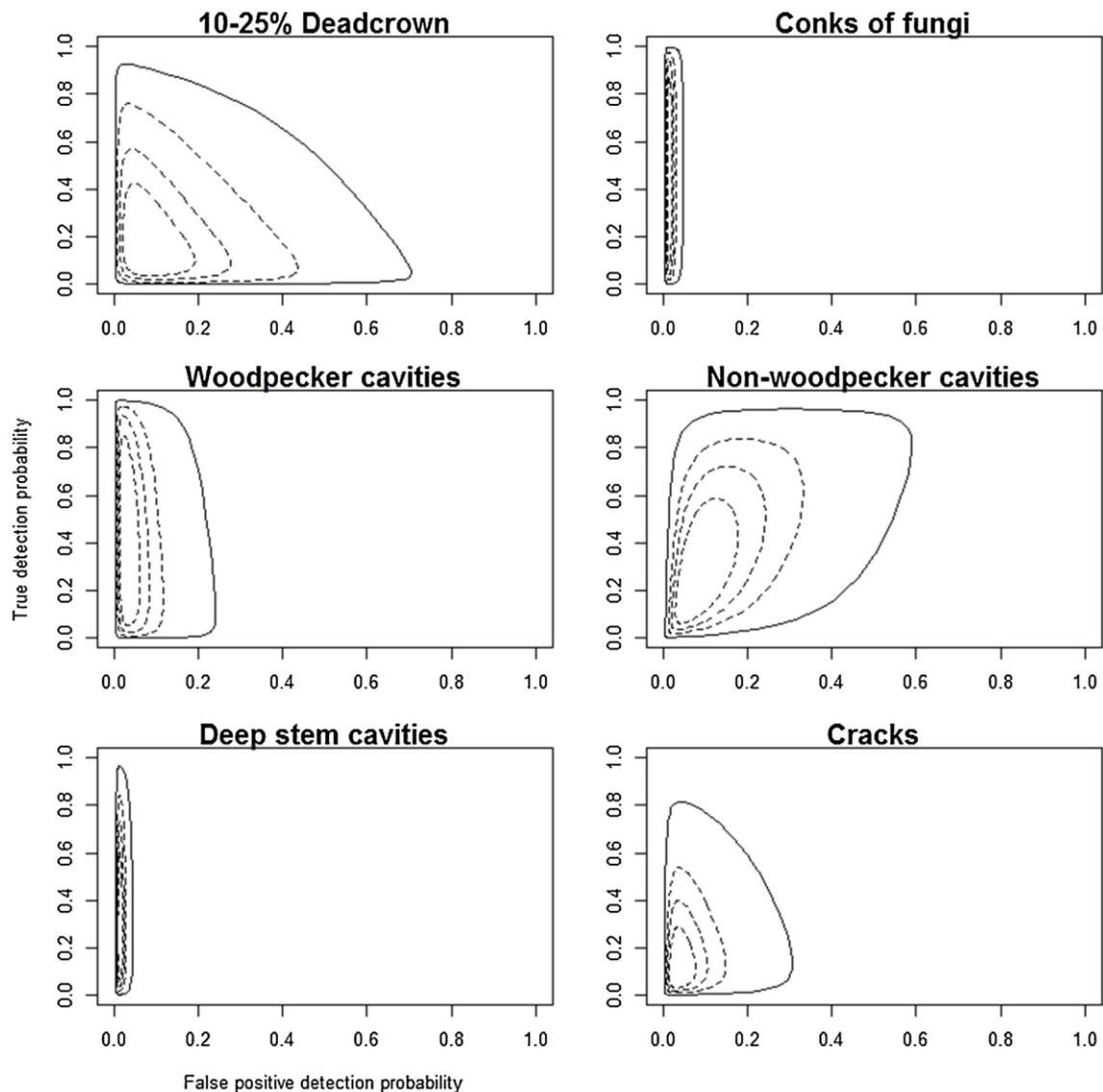


Figure 13. Probabilité de détection (*true detection probability*) et de faux positifs (“invention, *false positive detection*) (Fontainebleau, $n = 106$ arbres, 14 observateurs) pour le bois mort du houppier (10-25% deadcrown), les carpophores de polypores (*conks of fungi*), les cavités de pics (*woodpecker cavities*), les cavités naturelles (*non-woodpecker cavities*), les cavités profondes du tronc (*deep stem cavities*) et les fissures du bois (*cracks*). La ligne pleine indique l’intervalle de confiance à 95%, les lignes pointillées respectivement à 70, 50 et 30%. Figure 2 dans Paillet et al. (2015).

Les recommandations tirées de cette étude rejoignent celles faites pour les relevés botaniques : définir des protocoles détaillés (notamment illustrant bien les microhabitats recherchés) et multiplier les sessions d’entraînement, dénombrer les microhabitats par paires d’observateurs, éviter que les facteurs d’intérêt (par exemple un traitement sylvicole) soient partiellement confondus avec les observateurs (éviter que le traitement A soit échantillonné par l’observateur 1 et le traitement B par l’observateur 2).

Finalement il faudrait pouvoir intégrer dans les analyses les profils de détection des observateurs mais nous n'avons pas entrepris ce travail sur les données de microhabitats. En revanche, nous l'avons fait pour deux études sur les chauves-souris (Archaux *et al.*, 2013) et les oiseaux (Baltzinger *et al.*, 2016).

Dans le premier cas (Archaux *et al.*, 2013), nous avons utilisé des modèles d'occupation de patch (patch occupancy models) qui estiment conjointement la probabilité de détection (p) et d'occupation (Ψ) à partir du même jeu de données à partir du moment où les relevés sont répliqués (MacKenzie *et al.*, 2002). Au-delà de l'intérêt évident à pouvoir estimer la probabilité d'occupation en corrigeant pour la non-exhaustivité des relevés, ces approches permettent également d'identifier des facteurs influençant l'une et l'autre des probabilités (un même facteur pouvant à la fois favoriser la présence d'une espèce mais diminuer sa détection, comme la densité du couvert végétal). Nous avons bénéficié d'un jeu de données constitué par le réseau naturaliste de chiroptérologiste de l'ONF en forêt de Cîteaux : sept équipes ont échantillonné un ensemble de placettes par point d'écoute ultrasonore de 10 min, en notant chaque minute les espèces identifiées. Nous avons considéré ces dix sous-périodes d'une minute comme autant de répliqués (temporels) à partir desquels estimer la probabilité de détection des espèces. Des questionnements sur l'identification de certaines espèces nous ont amené à regrouper toutes les espèces par genre (voire à regrouper certains genres aux signatures ultrasonores très semblables). Nous avons utilisé le modèle "une seule saison – une seule espèce" implémenté dans le logiciel PRESENCE (Hines, 2006).

Les analyses ont ainsi mis en évidence certains facteurs importants qui favorisent ou défavorisent la présence des différents groupes de chauves-souris et qui modulent la probabilité de détection. Dans le cas des Pipistrelles, la probabilité de présence est ainsi plus forte dans les peuplements en régénération, dans les peuplements avec une couverture végétale généreuse entre 2 et 4 m et au contraire peu abondante dans la strate entre 4 et 8 m (Tableau 2). Pour ce qui nous intéresse dans ce chapitre, nous retrouvons une fois de plus l'importance de l'identité de l'équipe sur le niveau de détection mais également un effet (négatif) de l'heure après le coucher du soleil (l'activité de chasse des chauves-souris se calant sur l'activité de vol de leurs proies vraisemblablement) et de l'encombrement végétal entre 2 et 4 m (fonctionnant vraisemblablement comme un écran ultra-sonore). L'encombrement végétal dans la strate entre 4 et 8 m semble en revanche jouer un rôle positif plus difficile à expliquer (réverbération ultrasonore ?).

Tableau 2. Coefficients estimé du meilleur modèle pour le groupe des Pipistrelles. P : probabilité de détection et Ψ probabilité d'occupation. Tableau 5 dans Archaux et al. (2013).

Prob.	Variable	Effect (SE)
ψ	intercept	0.107 (0.903)
	night	1.946 (0.807)
	rege	1.626 (0.589)
	cover2-4	5.542 (3.119)
	cover4-8	-3.058 (1.947)
p	intercept	-0.239 (0.625)
	hour	-0.375 (0.178)
	team1	-1.182 (0.788)
	team2	-3.157 (0.819)
	team3	-22.715 (125400)
	team4	-3.038 (0.783)
	team5	-2.536 (0.747)
	team6	-2.965 (0.806)
	team7	0.050 (0.957)
	cover2-4	-3.924 (0.838)
	cover4-8	1.288 (0.487)

Le second cas visait à relier l'abondance des passereaux forestiers à l'abondance des ongulés (Baltzinger *et al.*, 2016). Il ne s'agissait plus seulement de modéliser de la présence/absence d'une espèce ou d'un groupe mais un effectif (toutes espèces confondues ou selon différents traits écologiques susceptibles de moduler l'effet de la grande faune comme la hauteur de nidification et d'alimentation). Nous avons utilisé un autre ensemble de modèles (Bayesian binomial mixture models) dont le principe est de considérer que l'abondance observée est le résultat d'un processus binomial de détection/non détection (dont le paramètre est la probabilité de détection) appliqué à un effectif (l'abondance réelle) inconnu mais suivant une loi de Poisson (Royle, 2004; Kéry and Schaub, 2011). Pour mener à bien cette modélisation, nous avons réalisé des points d'écoute où chaque placette a été visitée à deux reprises durant la même saison de nidification (plusieurs observateurs ont participé à l'ensemble des relevés).

Faute d'un nombre suffisant de relevés, nous n'avons pas pu explorer finement les différences entre opérateurs ou les autres facteurs pouvant affecter la détection des oiseaux mais elle a permis d'estimer la probabilité de détection et d'identifier certains facteurs affectant l'abondance des communautés de passereaux forestiers (explicités plus bas dans ce mémoire). La probabilité de détection varie ainsi de 8-9% seulement pour les oiseaux liés au bois mort (notamment les pics sont rarement bien détectés sans un passage spécifique très tôt en saison et avec repasse de leur chant) et 45-46% pour les oiseaux nichant au sol. Ces valeurs peuvent (légitimement) paraître faibles (par exemple par comparaison des résultats obtenus sur la flore et les microhabitats), pourtant les relevés ont été réalisés par des observateurs expérimentés et après 10 minutes d'écoute. A titre de comparaison, le suivi national de suivi temporel des oiseaux communs (STOC) repose sur deux passages de 5 minutes, il y a donc tout lieu de penser que la probabilité de détection y est plus faible encore que pour notre étude.

- c. **Spécialisation d'habitat et autres traits écologiques** Dans une majorité de cas, il est prévisible que la réponse de la biodiversité à un facteur d'intérêt (gestion forestière, paysage, climat par exemple) soit hétérogène entre espèces à l'échelle des communautés entières mais qu'en revanche, on puisse identifier des caractéristiques, souvent des traits biologiques ou écologiques, qui permettent de mieux comprendre comment la biodiversité réagit. Cette vision de l'écologie fonctionnelle au sens large n'est pas nouvelle et de nombreuses bases de traits sont aujourd'hui disponibles comme les bases BioFlor (Kuhn *et al.*, 2004) ou LEDA (Kleyer *et al.*, 2008) pour la flore.

L'un des traits partiellement subjectifs concerne la spécialisation à l'habitat. Ce type de « trait » est par exemple au cœur des réflexions actuelles sur l'homogénéisation biotique causée par les activités humaines, c'est-à-dire l'élimination des espèces spécialistes d'habitat au profit d'un nombre restreint d'espèces généralistes. Autant l'attribution d'un trait morphologique pose relativement peu de question, autant il existe une certaine subjectivité à répartir les espèces d'un groupe taxonomique donnée entre spécialistes et généralistes. Pour limiter cette subjectivité, Julliard *et al.* (2006) ont proposé une approche quantitative basée sur le calcul du coefficient de variation (CV) de l'abondance de l'espèce étudiée dans différentes catégories d'habitat.

Le principe est qu'une espèce spécialiste doit présenter des niveaux d'abondances très variables entre différents habitats (forts dans les habitats optimaux, très bas ailleurs). Une espèce généraliste doit au contraire manifester des niveaux d'abondance relativement similaires entre catégories d'habitat et donc se caractérise par un CV faible. L'approche basée sur le seul CV cependant souffre d'une limitation : elle n'indique pas à quel habitat une espèce spécialiste est inféodée.

A travers la thèse de Jean-Yves Barnagaud que j'ai co-encadré avec Thierry Boulinier (CEFE-CNRS) portant sur les données STOC notamment, notre contribution a été (Barnagaud *et al.*, 2012) :

- d'explorer la spécialisation à l'habitat chez les passereaux forestiers en considérant que l'on pouvait placer les espèces selon un double gradient de largeur de niche d'habitat (c'est-à-dire le CV, classiquement appelé spécialisation d'habitat) et de barycentre d'habitat (habitat moyen de l'espèce en ordonnant les habitats selon un gradient d'ouverture depuis les prairies vers les peuplements matures) ;
- de développer cette approche barycentre/largeur de niche à la fois pour la spécialisation d'habitat mais également la spécialisation thermique : l'idée était que les espèces spécialistes des stades forestiers matures pouvaient par ailleurs présenter soit une préférence pour les (micro)climats froids (barycentre « froid » de spécialisation thermique), soit pour les habitats tamponnés thermiquement (faible largeur de niche thermique).

Ces analyses ont montré une différence notable de répartition des oiseaux communs le long des deux axes barycentre et largeur de niche : autant des espèces spécialistes apparaissent tout le long du gradient climatique (des oiseaux des climats froids, des climats tempérés, des climats chauds), autant il ne semble pas y avoir d'oiseaux spécialistes des stades forestiers intermédiaires (de type gaulis-perchis dans la terminologie forestière) (Figure 14).

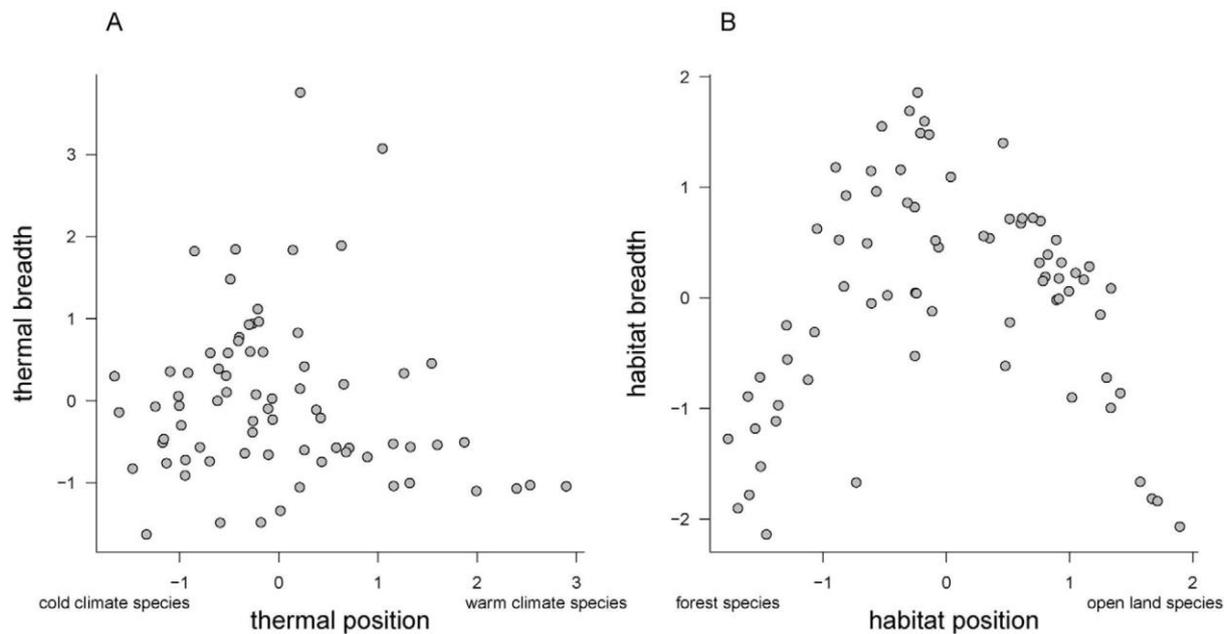


Figure 14. Relation entre le barycentre (position) et la largeur de la niche climatique (A) et d'habitat (B) pour 74 espèces d'oiseaux. La position et la largeur de niche climatique sont en échelle log et toutes les variables ont été centrées réduites pour faciliter la lecture (données du programme STOC). Des valeurs négatives de largeur de niche caractérisent les espèces « spécialisées ». Figure 3 dans Barnagaud et al. (2012).

Conformément à notre hypothèse, il apparaît une relation entre la position le long des deux gradients d'habitat et de température : les espèces inféodées aux stades matures apparaissent comme préférant les climats froids tandis que l'inverse prévaut pour les oiseaux des stades jeunes et ouverts (Figure 15). On trouve également un lien entre la largeur de niche d'habitat et de niche climatique. Il ressort ainsi que des analyses qui utilisent l'un ou l'autre de ces indices risquent d'interpréter à tort les résultats. Ainsi le réchauffement climatique peut entraîner une diminution des oiseaux des stades matures, tendance qui pourrait être interprétée à tort comme résultant d'une disparition des stades matures. A l'inverse, un rajeunissement de la forêt française entraînerait une évolution vers une avifaune plus thermophile, alors même que le climat n'y serait pour rien.

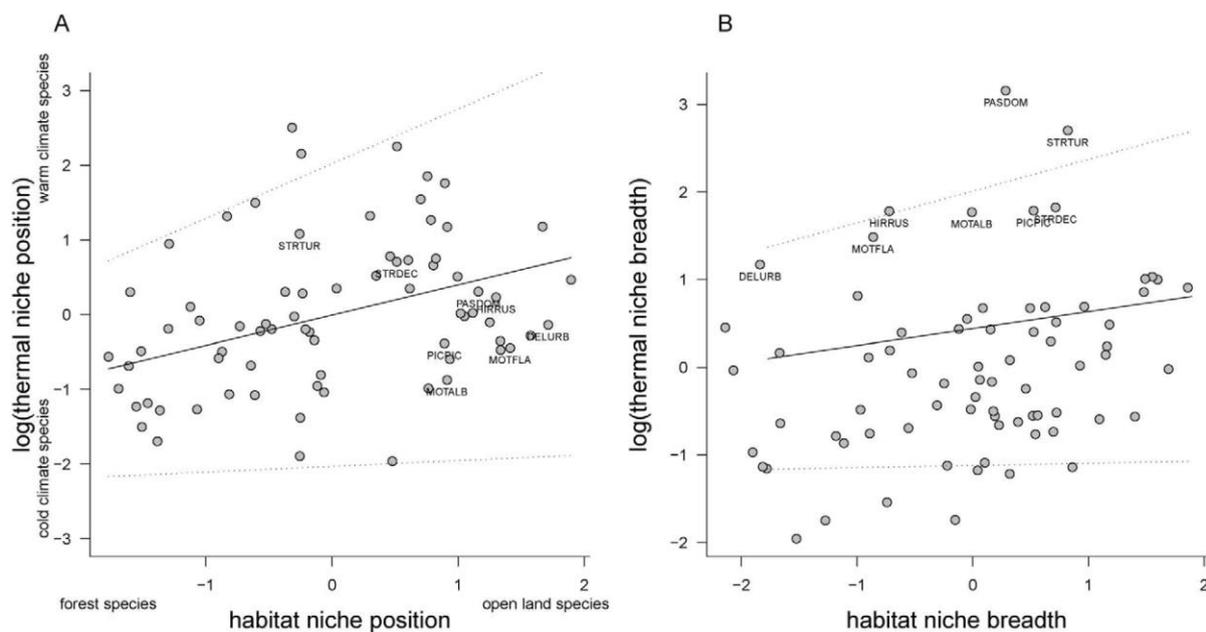


Figure 15. Relations entre les positions de niche climatique et d'habitat (A) et entre les largeurs de niche d'habitat et climatique (B). Les variables sont centrées réduites (et en échelle log pour la niche climatique). DELURB : *Delichon urbicum*, HIRBUS : *Hirundo rustica*, MOTALB : *Motacilla alba*, MOTFLA : *Motacilla flava*, PASDOM : *Passer domesticus*, PICPIC : *Pica pica*, STRDEC : *Streptopelia decaocto*, STRTUR : *Streptopelia turtur*. Figure 4 dans Barnagaud et al. (2012).

La mise en évidence de multiples corrélations entre les dimensions de la niche des oiseaux communs nous a conduits à étudier le lien entre l'environnement local et paysager et l'indice de niche thermique à l'échelle des communautés (Barnagaud *et al.*, 2013). Les indices continus tels que les indices de spécialisation (mais l'on pourrait aussi citer les indices d'Ellenberg couramment utilisés pour la flore) sont fréquemment moyennés à l'échelle des communautés ou, pour être plus exact, à l'échelle des relevés d'espèces.

Nous avons procédé de même en mettant en relation ces moyennes, obtenues toujours sur les données du programme STOC, avec la proportion de forêt et la longueur cumulée de lisières forestières dans les carrés échantillonnés de 4 km² (en contrôlant pour d'autres variables macroclimatiques comme la latitude ou l'altitude).

Ces analyses ont montré que les communautés d'oiseaux étaient dominées par des espèces de niche froide dans les paysages forestiers et riches en lisières forestières (Figure 16). La nature de la matrice non forestière semble en revanche avoir peu d'influence sur l'indice de spécialisation thermique des communautés.

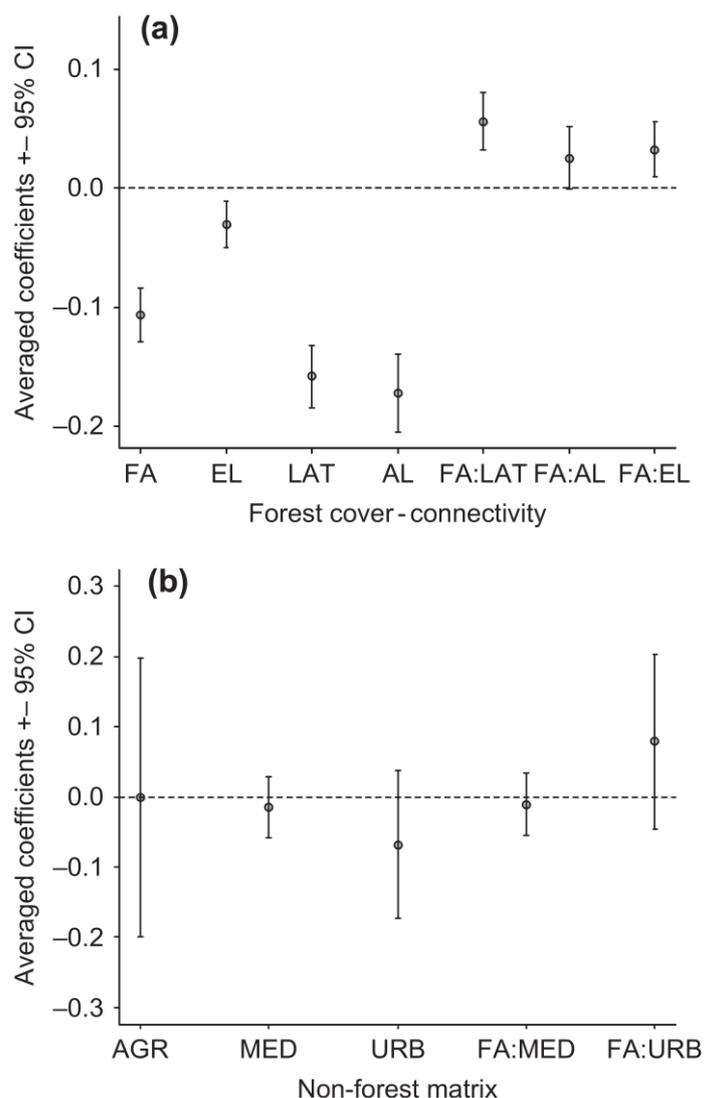


Figure 16. Coefficients estimés (moyennés sur plusieurs modèles) pour les modèles reliant l'indice thermique des communautés (Community Thermal Index CTI) aux variables paysagères (dans des carrés de 4 km²). (a) Variables continues standardisées: longueur de haie (edge length EL), pourcentage de forêt (forest cover FA), latitude (LAT), altitude (AL) ; (b) variable catégorielle indiquant l'usage non forestier dominant (agriculture AGR ; prairies, MED ; urbain, URB) et interaction avec la proportion de forêt (FA). L'usage 'AGR' est pris comme référence et inclus dans l'intercept (données STOC). Figure 3 dans Barnagaud et al. (2013).

Nous avons aussi étudié si de telles relations se retrouvaient à l'échelle des peuplements sur un jeu de données collecté par Christian Thiébaud de l'ONF en contexte de futaie régulière des forêts du Perche. Parmi les résultats obtenus, l'un est contradictoire avec le fait que les espèces associées aux milieux fermés tendent à avoir un optimum apparent vers les milieux froids (voir Figure 15) : les communautés échantillonnées dans les stades forestiers matures sont dominées par des espèces plus thermophiles que les communautés échantillonnées dans les jeunes peuplements (plus ouverts) (Figure 17). Les peuplements dominés par les conifères et loin de la lisière ont des communautés « froides ». Ces incohérences en apparence questionnent l'interprétation que l'on peut tirer de ces analyses en traits moyens, en considérant des traits isolément. Dans le cas des oiseaux, il faut regarder du côté de la biogéographie pour proposer des explications à ces incohérences apparentes. Ainsi, les

plantations résineuses en plaine sont relativement récentes (les peuplements naturels se retrouvent en altitude) : l'avifaune européenne associée aux résineux est proportionnellement localisée à plus haute altitude (dans des climats froids). L'enrésinement a ainsi permis à une avifaune en apparence des climats (plus) froids de s'installer dans des secteurs plus chauds. En parallèle, l'avifaune des stades forestiers jeunes est plus fréquente aux hautes latitudes.

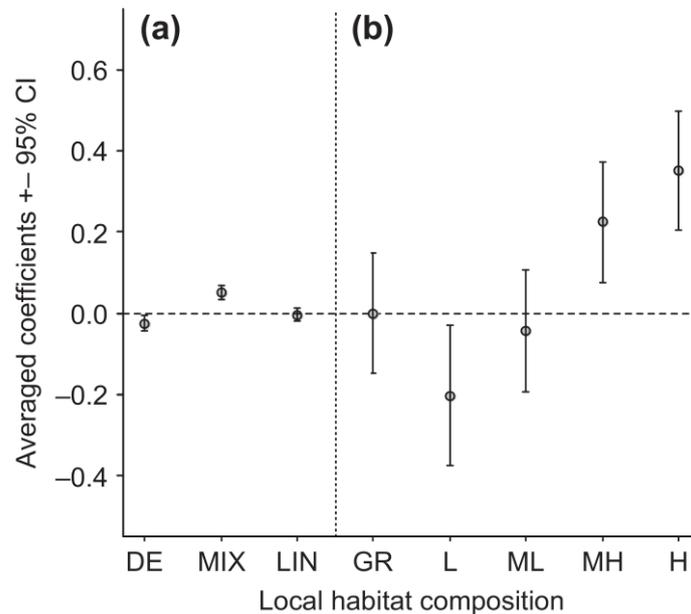


Figure 17. Coefficients estimés (moyennés sur plusieurs modèles) pour les modèles reliant l'indice thermique des communautés (Community Thermal Index CTI) aux variables locales définies dans un rayon de 100 m autour du point d'écoute. (a) Variables continues : distance à la lisière forestière la plus proche (DE), composition du peuplement (MIX, proportion en surface de feuillus sur la surface totale en forêt), linéaire cumulé d'éléments linéaires (LIN). (b) Variables catégorielles : hauteur dominante du peuplement ('GR, ground': 0–1 m; 'L, low': 1–2 m; 'ML, medium low': 3–8 m; 'MH, medium high': 8–16 m; 'H, high': > 16 m) (données ONF). Figure 4 dans Barnagaud et al. (2013).

Enfin le fait que ces indices soient calculés sur des données empiriques permet d'une certaine façon de limiter le dire d'expert mais le revers de la médaille est qu'il n'y a pas de raison de penser qu'a priori ces indices ne varient pas sensiblement sur l'aire de distribution de l'espèce ou même au cours du temps. C'est ce que nous avons cherché à mettre en évidence toujours sur les données STOC en vérifiant dans quelle mesure l'indice de spécialisation d'habitat de chacune des espèces avait pu évoluer dans le temps (impliquant que les espèces deviennent en apparence plus spécialistes ou au contraire plus généralistes) et de mettre en relation l'intensité de ce changement avec l'évolution de la composition des communautés d'oiseaux sur la même période (Barnagaud *et al.*, 2011).

Cette analyse a mis en évidence que l'indice de spécialisation sur la période 2002-2008 avait évolué significativement pour 35 espèces (soit 37% des espèces étudiées), toutes dans le sens d'une spécialisation apparente diminuant au cours de la période (Figure 18). Cette évolution était d'autant plus marquée que l'espèce était spécialisée en 2002.

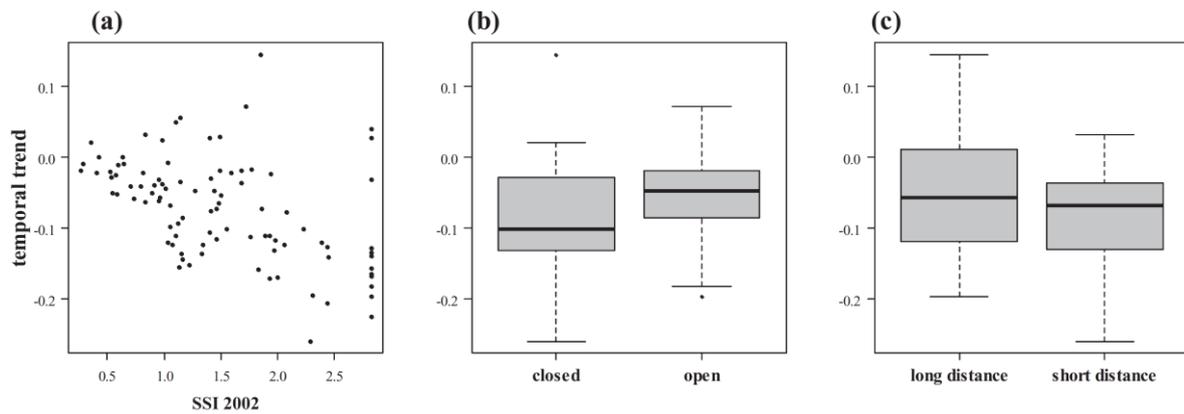


Figure 18. Impact du degré de spécialisation des espèces (en 2002) (a), de la préférence d'habitat (ouvert 'open' or fermé 'closed', b), et du statut de migration (migrateur trans-saharien 'long distance' ou résident/migrateur à courte distance 'short distance', c) sur l'évolution temporelle du degré de spécialisation de 94 espèces d'oiseaux. Figure 2 dans Barnagaud et al. (2011).

Par ailleurs, nous avons mis en évidence un phénomène de densité-dépendance : 34 espèces apparaissent comme plus généralistes les années de forte abondance (une seule espèce manifestant le patron contraire) (Figure 19). Ni la préférence d'habitat (milieux ouverts versus fermés), ni la stratégie de migration ne semblent expliquer les patrons.

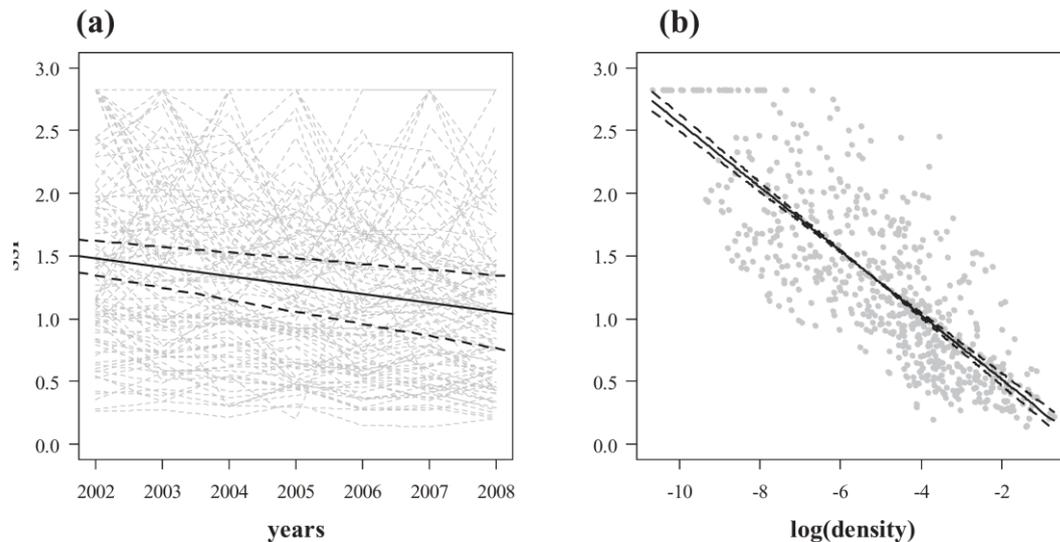


Figure 19. (a) Tendence temporelle de l'indice de spécialisation thermique des espèces (SSI) et (b) variation du SSI en fonction de la densité (en log). Les lignes grises correspondent aux trajectoires de chacune des espèces tandis que les lignes noires correspondent aux paramètres modélisés (données STOC). Figure 3 dans (Barnagaud et al., 2011).

Dans le détail, il apparaît sur la période que les espèces plus généralistes augmentent plus en densités que les espèces spécialistes, un patron déjà démontré auparavant sur le même programme participatif (Julliard et al., 2004). Nous montrons donc ainsi que sur la période, les espèces elles-mêmes apparaissent plus généralistes. Ces résultats posent cependant la question (1) de la pertinence de ces indices pour suivre l'évolution des communautés d'oiseaux, (2) le caractère adaptatif de cette évolution vers moins de spécialisation d'habitat (les habitats colonisés lors des années de fortes densités peuvent en réalité constituer des puits démographiques).

d. Messages clés du chapitre

Il n'existe pas de taxon qui puisse être considéré comme représentatif de l'ensemble de la biodiversité. Il est ainsi préférable de conduire des études portant sur des groupes dont les réponses attendues aux gradients écologiques étudiées sont contrastées. Il convient évidemment de garder en tête les limitations taxonomiques des études lors du transfert aux décideurs et gestionnaires.

Les protocoles d'échantillonnage de biodiversité doivent stipuler l'ensemble des choix réalisés. Pour la flore nous recommandons fortement de fixer la surface unitaire des relevés et au minimum de noter la durée d'inventaire, à défaut de la fixer. Les binômes d'observateurs sont à privilégier, ils améliorent la qualité des relevés et peuvent aussi permettre d'estimer le degré d'exhaustivité des relevés.

Sauf exceptions, les relevés de biodiversité souffrent d'erreurs de détection, d'identification partielle (identification correction au genre ou à la famille) et d'identification (l'espèce mentionnée n'est pas la bonne). Pour les études comparatives (comme classiquement réalisées en écologie), il convient au minimum de limiter au strict minimum ces erreurs et éviter absolument que les niveaux d'erreur varient avec les variables d'intérêt. Nous recommandons notamment de systématiser les duos d'opérateurs (moins d'espèces ratées et mal identifiées) et de répartir les équipes impliquées dans les mesures de manière orthogonale aux gradients/facteurs d'étude. Idéalement, il convient d'adopter un échantillonnage répliqué qui permette de modéliser ces niveaux d'erreur (en particulier de détection) en même temps que la variable de biodiversité d'intérêt (présence ou abondance locale ou richesse locale). J'encourage à l'utilisation de protocoles d'échantillonnage qui permettent de contrôler pour la détectabilité des individus/espèces, même si l'adoption de ces protocoles basés sur une réplication des relevés impliquent souvent une réduction de la taille d'échantillon.

L'analyse de richesse/abondance par groupes fonctionnels ou de traits moyens pose un certain nombre de question sur la façon dont ils doivent être interprétés. Les traits ne peuvent pas a priori être considérés comme indépendants les uns des autres. Certains comme la spécialisation d'habitats peuvent évoluer au cours du temps et reflètent plus la niche réalisée que la niche fondamentale.

IV. Effet des pratiques de gestion forestière sur la biodiversité

La répartition des êtres vivants dans un territoire donné est le résultat d'un nombre réduit de processus biologiques – fécondité, survie et dispersion – de sorte que l'on pourrait penser qu'il est relativement aisé de prédire la distribution des espèces et leur niveau d'abondance en tout point de l'espace. En réalité, il est particulièrement difficile de mesurer chacun des processus. C'est le cas en particulier de la survie et plus encore de la dispersion. Souvent on ne dispose que de données éparpillées à partir desquelles il est délicat d'extrapoler à l'échelle d'une population ou d'un territoire. En outre, ces processus ne sont pas absolus mais soumis à l'influence d'un nombre de facteurs dont la liste n'est évidemment pas connue. Ils interagissent entre eux, par exemple, fécondité et survie conditionnent notamment la taille de la population en lien avec les ressources du milieu. La taille de population n'est pas infinie, elle est conditionnée par les ressources du milieu ; en condition de surpopulation, les individus dispersifs sont favorisés (quand le mécanisme n'affecte pas l'intégralité de la population comme chez certains orthoptères qui deviennent tous migrateurs au-delà d'une certaine densité). Enfin, il existe une dimension stochastique, là encore difficile à mesurer. Pour prendre un exemple, la remontée vers le nord des chênes en Europe après les glaciations ne peut s'expliquer sans faire appel à des événements rares de dispersion/colonisation à grande distance (Petit *et al.*, 1997).

Finalement, une façon d'aborder la question est de ne plus se focaliser sur les processus sous-tendant les distributions mais d'analyser les patrons eux-mêmes en formulant des hypothèses basées sur les processus. C'est l'approche la plus classiquement utilisée en écologie des communautés, comme dans mes travaux.

a. Effets génériques de la gestion forestière sur les caractéristiques et le fonctionnement des écosystèmes forestiers

Parce que les effets de la gestion forestière sur les écosystèmes forestiers nous semblent peu spectaculaires, nous oublions que nos forêts sont des cultures d'arbres. L'objet de ce paragraphe a pour seule ambition de rappeler quelques traits majeurs de l'effet de la sylviculture sur les écosystèmes forestiers. Différents ouvrages permettent d'avoir une vision nettement plus exhaustive et documentée (par exemple, Gosselin and Paillet, 2017). Dans le cas le plus courant et en particulier en plaine, la gestion forestière cherche en premier lieu à produire le plus de bois, de plus forte valeur commerciale, le plus vite possible et avec le moins de risque. Un dicton célèbre du monde forestier l'illustre bien : les arbres doivent payer leur place dans la forêt. La valeur économique d'un bois dépend de nombreux paramètres :

- évidemment du prix du marché (qui peut être relativement volatile, ce qui pose des problèmes particuliers pour une culture dont la rotation est aussi longue),
- l'essence et le diamètre (en lien avec la rapidité de croissance, un peuplier se vend moins cher qu'un chêne ; un arbre de petit diamètre se vend moins cher qu'un plus gros même si le lien n'est pas linéaire, il y a souvent un optimum dicté par les scieurs),
- la partie de l'arbre (le tronc avant les premières branches possède l'essentiel de la valeur, le reste nettement moins),
- la configuration de l'arbre (plus il est droit, sans branches basses, sans cavité, ni maladies de cœur, plus il se vendra cher).

La valeur économique doit se raisonner à l'échelle d'un peuplement et pas de l'arbre. Elle ne se raisonne pas seulement au moment de la vente et de la coupe mais sur le pas de temps

nécessaire pour produire ce bois et au moins sur toute une rotation, puisque les forestiers interviennent régulièrement tout au long d'un cycle sylvicole pour progressivement sélectionner les arbres à la meilleure rentabilité.

Ces considérations basiques ont un effet très marqué sur la forêt d'aujourd'hui. Le marché aujourd'hui est globalement en demande de résineux alors que la forêt naturelle (en plaine surtout, c'est de moins en moins vrai lorsque l'on remonte en altitude) est à base de feuillus. L'introduction significative des résineux à basse altitude date de la seconde moitié du 19^e siècle essentiellement en replantation d'anciennes terres agricoles délaissées ou de forêts ouvertes peu productives et souvent dégradées par du surpâturage en sous-bois. Même dans le monde des feuillus, le forestier tend à favoriser contre-nature une autre essence. C'est le cas des chênes en plaine dans des situations où le hêtre est l'essence majoritaire. Lors des coupes sélectives dites d'amélioration, les essences non désirées sont ainsi progressivement supprimées, de sorte que certaines essences peuvent disparaître à l'échelle de massifs après des siècles de gestion forestière. Bref, la gestion tend à modifier à grande échelle la composition en essences des forêts à travers les pratiques de coupes et de régénération (naturelle ou plantation). Or les ressources pour l'avifaune peuvent varier assez fortement selon les essences, c'est le cas en particulier de l'entomofaune, tant en diversité qu'en abondance : les essences feuillues hébergent en général plus d'invertébrés que les essences résineuses (qui plus est, lorsque les forestiers les introduisent en-dehors de leur aire naturelle de distribution) même s'il y a des contrexemples. Par exemple, les insectes sont souvent peu abondants dans les hêtraies.

Les coupes d'amélioration visent à limiter progressivement la compétition entre les arbres pour leur permettre une croissance plus rapide et à choisir les arbres les mieux conformés. Dans la vie d'un peuplement régulier de chênaie, plus d'une dizaine de coupes réduisent la densité des chênes de plusieurs milliers à l'hectare à moins d'une centaine (il convient de noter qu'un phénomène analogue de forte réduction de la densité, bien que de moindre intensité, se produit naturellement sans intervention humaine par autoéclaircie). Or les arbres ciblés sont en général porteurs de défauts qui sont des caches (fissures, cavités), des microhabitats (arbre mort sur pied, porteurs de carpophores). Enfin, les arbres sont coupés bien avant de montrer des signes de sénescence. Or, avec la sénescence, apparaissent notamment des branches mortes, des zones de fragilité que peuvent exploiter des pans de biodiversité.

La gestion forestière tend donc à supprimer des arbres qui sont potentiellement des lieux privilégiés d'alimentation ou de reproduction, c'est le cas en particulier des vieux bois et du bois mort. Le développement de la filière bois énergie qui vise notamment à sortir de la forêt des menus bois qui traditionnellement restaient en forêt renforce encore la raréfaction de la ressource en bois mort.

Enfin, la gestion forestière influence fortement le grain de la mosaïque forestière. En plaine, le système de la futaie régulière repose sur la conduite de peuplements équiens d'arbres (de même âge) sur des surfaces pouvant atteindre plusieurs dizaines hectares, là où le traitement irrégulier va favoriser des bouquets équiens (quelques arbres de même âge) bordés d'autres bouquets équiens mais d'âge différents. A un instant t , la forêt présente donc dans l'espace des faciès très variés qui dépendent des types de traitements, des essences sélectionnées, de l'équilibre des classes d'âge... Et même si la dynamique est lente (sauf perturbations de grande ampleur comme les tempêtes ou les feux), ces faciès changent au cours du temps. La régénération est souvent une phase critique pour le renouvellement des peuplements, qu'il

s'agisse de plantations, ou de régénération naturelle par semis : les jeunes plants sont particulièrement sensibles aux conditions météorologiques les premières années et peuvent souffrir d'une intense compétition avec d'autres végétaux, ronce, fougère-aigle, molinie ou encore callune mais aussi d'autres ligneux non désirés (par exemple des essences pionnières comme le bouleau) et de la « dent du gibier ». Un célèbre guide de sylviculture prônait « imiter la nature, hâter son œuvre » : un enjeu de la sylviculture est ainsi de raccourcir cette phase à risque d'installation du peuplement.

Enfin et pour en revenir avec l'image du champ d'arbre, comme l'agriculture s'est massivement mécanisée après la seconde guerre mondiale, le même phénomène a eu lieu en forêt.

b. Influence de la composition et de la structure des peuplements

Caractéristiques des peuplements et passereaux forestiers le long de deux gradient altitudinaux alpins

Les communautés d'oiseaux forestiers ont été parmi les modèles privilégiés pour l'étude des relations espèces-habitats dès les années 1960-1970 quand l'écologie des communautés s'est instituée comme discipline. Ces études fondatrices et les suivantes se sont focalisées sur la relation entre présence des espèces et caractéristiques locales des peuplements. Elles ont montré l'importance de la hauteur (ou l'âge des arbres) et de la stratification verticale des peuplements. Comme souvent (toujours ?) en écologie, la forme de la relation richesse spécifique-caractéristiques locales diffère entre études. Par exemple, en Bourgogne, les peuplements feuillus connaissent un creux de richesse spécifiques des communautés d'oiseaux au stade gaulis-bas perchis (jeunes peuplements) (Ferry and Frochot, 1970) tandis qu'en Scandinavie, la richesse spécifique semble augmenter linéairement avec la hauteur du peuplement (Helle and Mönkkönen, 1990) ou encore avec un plateau (Blondel and Farré, 1988). La stratification verticale semble avoir un effet positif, avec une assise scientifique plus consensuelle (Blondel and Cuvillier, 1977; Camprodon and Brotons, 2006).

Un de mes premiers travaux après la thèse a été de quantifier l'importance relative de la composition et de la structure du paysage sur la composition des oiseaux forestiers et comme les jeux de données provenaient de points d'écoute en montagne, il semblait intéressant d'intégrer également une composante climatique (Archaux and Bakkaus, 2007). Plus précisément, nous avons relié la richesse des communautés d'oiseaux à des variables de structure des peuplements (hauteur moyenne, recouvrement de la strate arbustive et herbacée), de composition (peuplements de conifères purs aux peuplements purs de feuillus en passant par les mélanges) en Haute-Savoie (vallée du Haut-Giffre) et dans le Vaucluse (Mont-Ventoux). Différents groupes écologiques ont été considérés sur la base de leur préférence pour les essences feuillues ou résineuses ou encore indifférents à l'essence, ainsi que les espèces cavicoles. Ces deux sites offrent des conditions climatiques très contrastées, ce qui explique que la richesse spécifique est maximale lorsque l'on monte en altitude au Mont-Ventoux tandis que le patron inverse prévaut pour le Giffre.

En cohérence avec les études déjà citées, la richesse de la majorité des groupes augmente de façon log-linéaire (avec un plateau) avec la hauteur du peuplement. Plusieurs groupes dans la vallée du Giffre semblent cependant manifester une richesse qui diminue pour les peuplements au-delà de 20-25m de haut.

L'étude a permis de tester plusieurs configurations permettant de comparer peuplements mélangés à deux essences majoritaires aux peuplements purs des deux essences (chêne pubescent, chêne vert ou hêtre en mélange avec les pins sylvestres et laricio au Mont-Ventoux ; hêtre ou hêtre avec d'autres feuillus avec épicéa dans la vallée du Giffre). Ces analyses n'ont pas démontré d'effet évident du mélange par rapport aux peuplements purs. Dans le détail, quand la proportion de feuillus augmente dans le peuplement, la diminution progressive des oiseaux des résineux n'est pas compensée par une augmentation des oiseaux des feuillus. Les conifères n'hébergent pas des communautés plus pauvres que les essences feuillues dans ces écosystèmes où les conifères sont naturellement présents. La conclusion de cette étude est que le grain du mélange – au sein de parcelles en mélanges ou en parcelles pures juxtaposée – ne joue pas un rôle fondamental dans la structuration des communautés de passereaux forestiers.

La décomposition de variance des modèles montre sans surprise qu'une proportion de variance importante demeure inexpliquée, s'échelonnant entre 59 et 83%, ce qui pose la question de la magnitude des effets (Figure 20). Pour ce qui concerne la variance expliquée, les variables de composition du peuplement s'avèrent logiquement les plus explicatives pour la richesse des espèces spécialisées sur les feuillus ou résineux. Les variables de structures jouent un rôle aussi important que celles de composition pour les cavicoles du Mont-Ventoux et des spécialistes des conifères du Giffre.

Les variables climatiques pour les modèles du Mont-Ventoux semblent apporter peu d'informations supplémentaires par rapport aux variables décrivant les peuplements (qui intègrent évidemment une dimension importante du gradient altitudinal et de l'exposition), alors qu'en revanche, cette dimension est nettement plus présente dans la vallée du Haut-Giffre où l'on ne trouve pas la même succession d'essences sur le gradient altitudinal évalué.

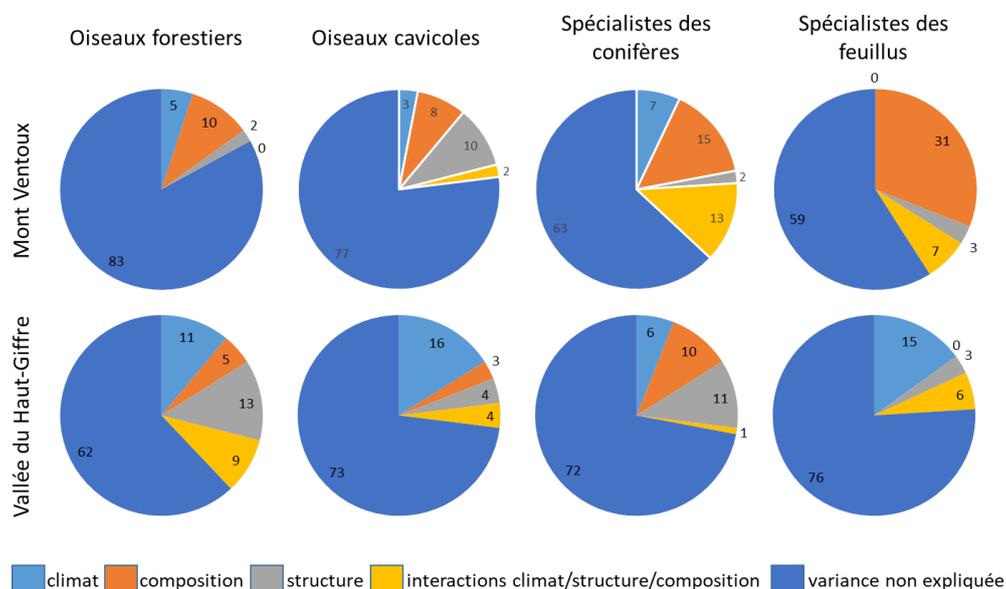


Figure 20. Importance relative du climat, de la structure et de la composition des peuplements pour quatre groupes écologiques d'oiseaux forestiers dans deux sites alpins (pourcentage de variance expliquée par les variables associées et part de variance résiduelle). Adapté du Tableau 4 dans Archaux et Bakkaus (2007).

Importance du type de peuplement en futaie régulière et en conversion pour les chauves-souris en forêt de Cîteaux

Les forêts représentent un habitat privilégié pour les chauves-souris à la fois comme lieux de chasses et de gîte. L'étude de la relation entre les espèces et les habitats forestiers a été longtemps limitée par la difficulté à suivre des espèces nocturnes, volantes et indétectables à l'oreille humaine. Le radiotracking a permis d'augmenter considérablement la connaissance sur l'écologie de ces mammifères et continue de rester une méthode de référence pour déterminer la préférence d'habitat, le comportement (souvent complexe chez ces espèces sociales), etc. Cependant le radiotracking ne permet pas de déterminer en un point la communauté de chauves-souris et de relier ensuite cette communauté à des descripteurs de l'environnement. Le développement des détecteurs ultrasonores a permis de lever cette barrière, au prix cependant d'une certaine difficulté à séparer les espèces d'après leur signature ultrasonore (les cris d'écholocation ne sont pas l'analogue des cris et encore moins des chants d'oiseaux ; il est par exemple difficile de distinguer plusieurs espèces de Murins *Myotis* spp.).

Afin de mieux prendre en compte les chiroptères dans la gestion des forêts soumises, l'ONF a formé un réseau d'observateurs entraînés à l'utilisation de détecteurs ultrasonores. Dans le cadre d'une étude sur les préférences d'habitats dans la forêt domaniale de Cîteaux (dominée par la chênaie) à partir de 101 placettes correspondant à des types de peuplements contrastés (Archaux *et al.*, 2013).

Le protocole co-construit avec l'ONF consistait en des écoutes de 10 min avec notation toutes les minutes des espèces (ou groupes d'espèces offrant des signatures ultrasonores très similaires). Face aux possibles effets opérateurs dans la détermination des espèces, nous avons opté pour une étude de trois groupes d'espèces (Pipistrelles, Murins et Sérotines-Noctules), chacun se distinguant très nettement des autres (fréquence). En considérant les 10 périodes d'une minute comme des répliqués, il a été possible de modéliser conjointement la probabilité de détection en fonction de covariables (opérateur, nuit, recouvrement de strates de végétation ; voir chapitre III.b) et la probabilité d'occupation en fonction également de variables environnementales décrivant l'environnement local et paysager.

La probabilité d'occupation des Murins était légèrement plus importante dans les peuplements matures, tandis que les deux autres groupes manifestent une préférence pour les peuplements en régénération (avec très peu de grands arbres disséminés) (Figure 21). Le groupe des Sérotines et Noctules est plus fréquent en bordure forestière. Ces résultats militent pour des rotations longues (pour les Murins) et des pratiques de régénération naturelle (pour les Pipistrelles et les Sérotines-Noctules).

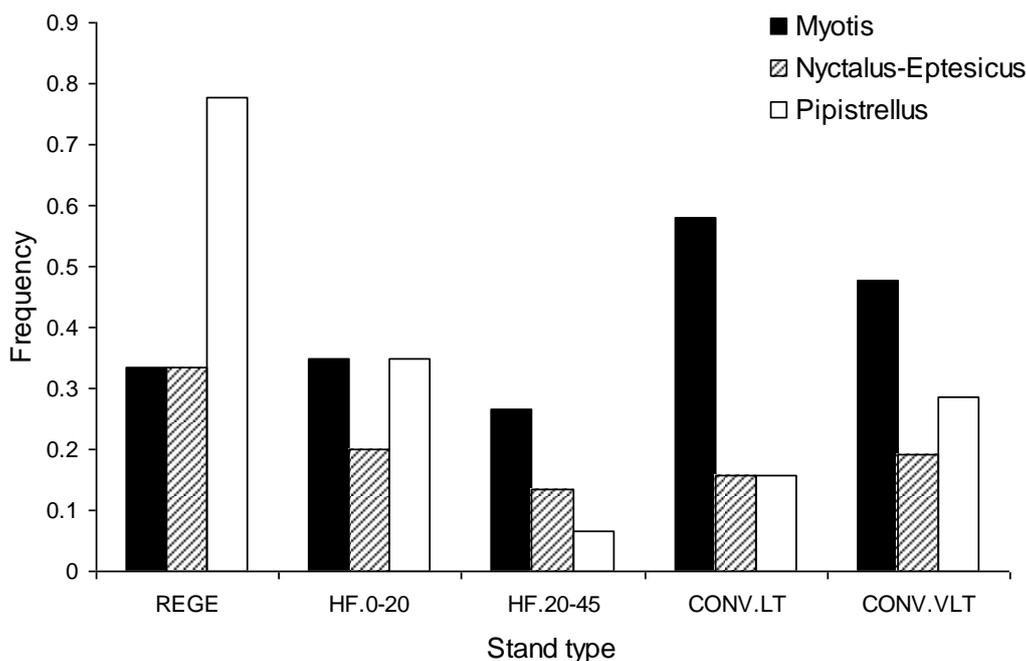


Figure 21. Fréquence relative de trois groupes de chauves-souris dans différents types de peuplements de la futaie régulière (HF high forest): REGE régénération (peuplement très ouvert avec seulement quelques gros arbres semenciers pour assurer la régénération naturelle), HF20-45 jeune futaie entre 0 et 20 ans, HF20-45 jeune futaie entre 20 et 45 ans, CONV.LT ancien taillis-sous-futaie en cours de conversion (CONV) vers la futaie régulière dominés par des gros arbres (LT large trees), CONV.VLT idem avec dominance de très gros arbres. Figure 5 dans Archaux et al. (2013).

Importance de la composition et de la structure des peuplements sur les oiseaux et les chauves-souris en forêt gérée et en arrêt de gestion

Pour prendre du recul sur l'impact écologique de pratiques, il est utile de disposer de références. Dans le cas de la gestion forestière, cet étalon serait naturellement les forêts sans intervention humaine mais ces forêts ne représentent plus qu'une infime partie des forêts métropolitaines. A défaut, les forêts en arrêt de gestion, comme les réserves biologiques intégrales gérées par l'ONF, ou certains peuplements de réserves naturelles également dans cette situation, peuvent apporter des éléments de comparaison intéressants. Ces forêts n'avaient pas fait l'objet d'étude à large échelle de leur biodiversité jusque-là. Le projet Gestion Naturalité Biodiversité porté par l'unité EFNO, à l'initiative de Frédéric Gosselin et co-animé par Yoan Paillet aux côtés de gestionnaires de l'ONF (Vincent Boulanger) et des Réserves Naturelles de France (Olivier Gilg, Nicolas Debaive) visait à comparer la biodiversité dans des peuplements en arrêt de gestion et dans des peuplements gérés, à travers une approche appariant les deux modalités au sein de 14 forêts réparties sur toute la France et en contrôlant autant se faire que peut la nature du sol, l'exposition (Bouvet *et al.*, 2016). Pour ce projet, nous avons bénéficié des réseaux naturalistes de l'ONF pour l'échantillonnage de la biodiversité.

La méthodologie n'a pas permis de prendre en compte les variations de détectabilité.

L'originalité de l'étude repose pour partie sur la considération simultanée des oiseaux et des chauves-souris et également sur l'influence de l'arrêt de l'exploitation. Il s'agissait aussi de déterminer dans quelle mesure cet arrêt persiste une fois pris en compte les caractéristiques de structure des peuplements.

La quantité de bois mort (21 m³/ha en moyenne en forêt exploitée contre 60 m³/ha en forêt en arrêt d'exploitation) s'est avérée la variable explicative la plus informative pour la richesse spécifique toutes espèces confondues des oiseaux et des chauves-souris mais également pour certains groupes écologiques ou de conservation. Le bois mort debout (17/ha en forêt exploitée contre 41 en forêt en arrêt d'exploitation) semble un facteur important pour les chauves-souris glaneuses (se nourrissant d'insectes posés sur les feuilles, les branches ou le tronc des arbres). Malgré la prise en compte de la structure du peuplement, les analyses révèlent un effet bénéfique de l'arrêt de l'exploitation pour les oiseaux généralistes d'habitat, omnivores et cavicoles (Figure 22).

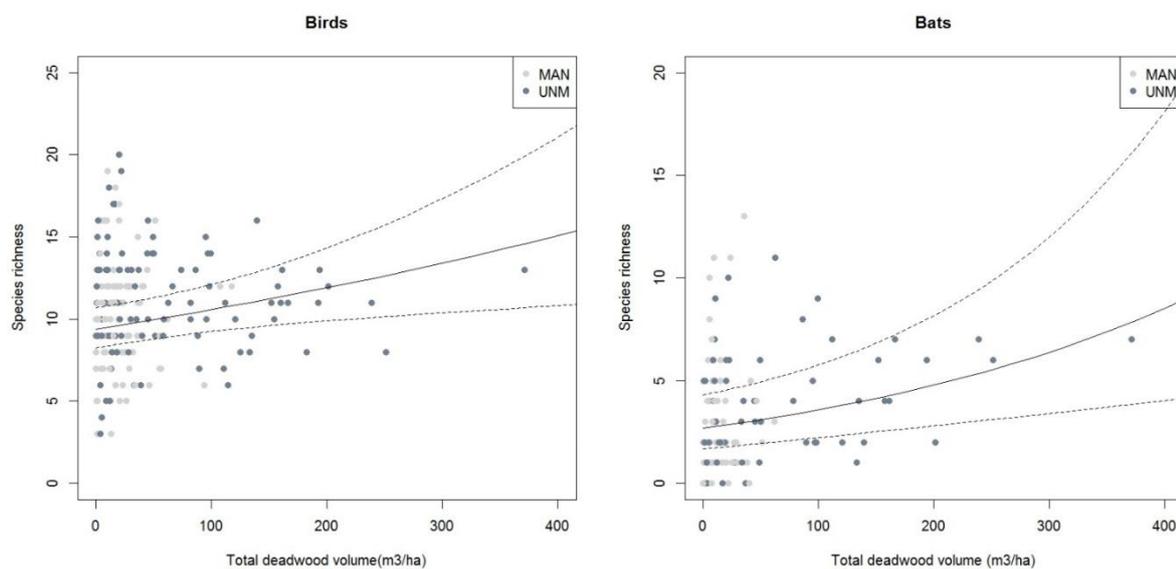


Figure 22. Variation de la richesse spécifique totale des oiseaux et des chauves-souris en fonction du volume total de bois mort (m³/ha) dans des forêts toujours gérées (MAN managed) et en arrêt de gestion (UNM unmanaged). Figure 2 dans Bouvet et al. (2016).

Dans ces grands massifs forestiers, les variables paysagères se sont avérées de peu d'utilité pour rendre compte des variations d'abondance/activité des deux groupes étudiés. Les deux conclusions principales portent sur l'intérêt du bois mort et de l'arrêt de l'exploitation pour la conservation des deux groupes de vertébrés, même si la magnitude des effets mis en évidence est faible.

Les peupleraies cultivées, des forêts de substitution pour la flore et les oiseaux ?

L'étude précédente prenait comme référent implicite à la forêt gérée, la forêt en arrêt de gestion (faute de disposer en France de forêts jamais exploitées). Les forêts gérées étudiées peuvent être considérées comme relativement naturelles. Ce n'est pas nécessairement le cas des plantations, en particulier celles d'essences à courte rotation, pour lesquelles le caractère forestier est d'ailleurs discuté. C'est le cas pour les plantations monoclonales de peupliers. Le développement rapide sur d'importantes surfaces en zone alluviale de la populiculture sur d'anciennes prairies auparavant pâturées et/ou fauchées a soulevé de nombreuses objections sur l'impact négatif des peupleraies sur la biodiversité, même si en réalité assez peu d'études sont disponibles pour en qualifier l'effet.

Dans le cadre d'un projet porté par l'Afocel et Irstea (projet BGF vallées alluviales) co-animé par Alain Berthelot (AFOCEL) et Richard Chevalier (Irstea EFNO), nous nous sommes intéressés à la diversité floristique, entomologique (coléoptères carabiques ; je n'ai pas collaboré à la valorisation de ces données) et avifaunistique dans les peupleraies des vallées de Champagne (Seine, Aube et Marne) avec comme habitats référents des forêts alluviales et des prairies de fauche. Il s'agissait par ailleurs de déterminer l'influence de l'âge des peupliers (avec l'hypothèse que les peupleraies plus âgées pourraient présenter une biodiversité plus forestière) et la densité de plantation (avec l'hypothèse que des plantations plus denses offrent une ambiance plus favorable aux espèces forestières) (Archaux *et al.*, 2010).

Il s'avère globalement que la diversité floristique tend à décroître avec l'âge des peupliers (Figure 23).

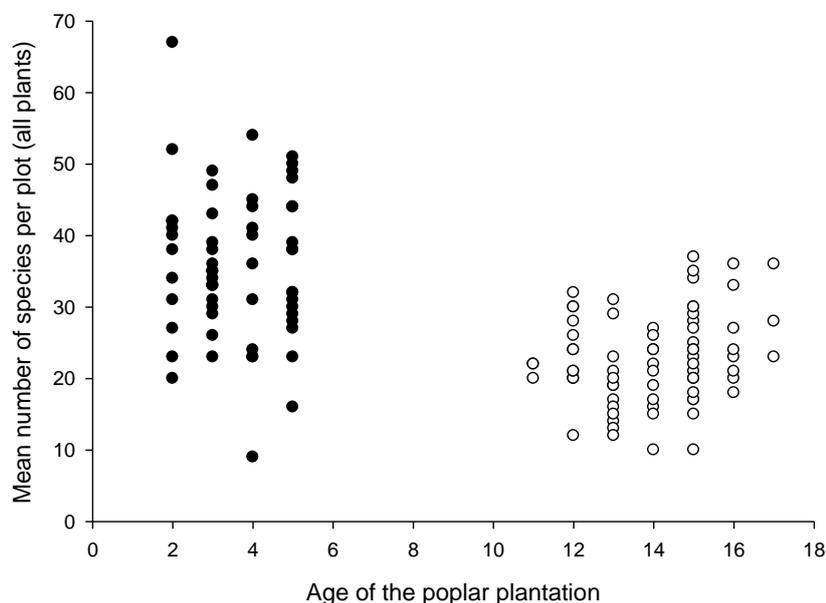


Figure 23. Relation entre le nombre moyen d'espèces végétales (toutes espèces confondues) et l'âge de la plantation de peupliers. Figure 2 dans Archaux *et al.* (2010).

Dans le détail, ce sont les plantes spécialistes des prairies et de mégaphorbiaies qui sont un peu moins abondantes, tandis que les espèces forestières restent à un niveau stable tout le long même si une légère augmentation semble se dessiner en fin de cycle (Figure 24).

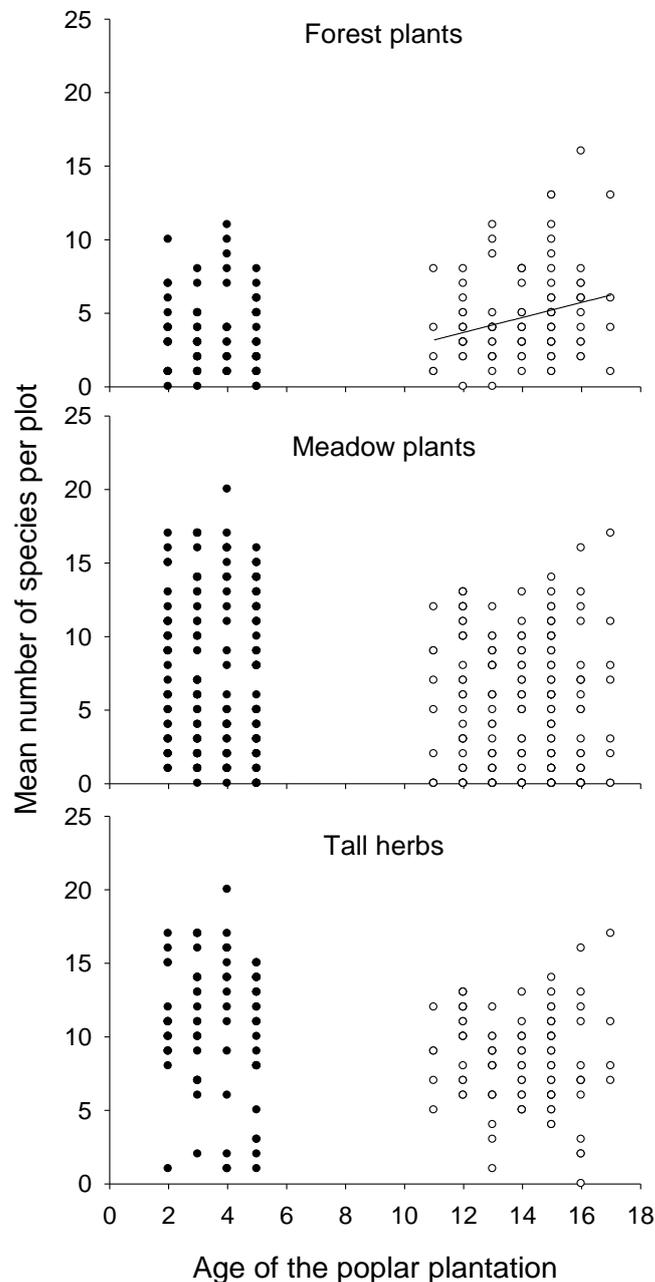


Figure 24. Relation entre le nombre moyen d'espèces végétales et l'âge de la plantation de peupliers, en distinguant les plantes forestières, des prairies (meadow plants) et de mégaphorbiaie (tall herbs). Figure 3 dans Archaux et al. (2010).

L'analyse de 104 points d'écoute d'oiseaux réalisés en vallée de la Seine en amont de la Bassée a montré sans surprise que l'avifaune était d'autant plus dominée par des espèces forestières qu'il y avait de forêts alluviales dans l'environnement immédiat (dans un rayon de 100 m ; les mêmes variables paysagères ont été calculées à 250 m et 500 m mais la sélection de modèle par AIC n'a pas retenue ces deux dernières échelles) (Archaux and Martin, 2009). Les secteurs dominés par les plantations retiennent notamment peu les espèces inféodées aux stades

forestiers matures. Moins attendu en revanche, nous avons constaté que les communautés les plus pauvres se situaient dans les paysages dominés par les prairies, tandis que les communautés les plus spécialisées se rencontraient dans les paysages avec de jeunes plantations de peupliers : de nombreuses espèces prairiales, y compris au statut de conservation défavorable, semblent préférer ces habitats dans ces secteurs alluviaux. Cependant, il est probable que les plantations (en particulier âgées) contribuent à fragmenter les espaces prairiaux restants et contribuent certainement à appauvrir les communautés d'oiseaux des prairies. Enfin, la majorité des prairies sur la zone d'étude montraient une faible diversité floristique et des fauches fréquentes, des pratiques reconnues délétères pour l'avifaune (Assandri *et al.*, 2019). La corrélation positive entre le degré moyen de spécialisation d'habitat des communautés d'oiseaux et la longueur totale de chemins s'explique peut-être par de meilleures ressources pour nicher ou s'alimenter le long des chemins. Le développement d'une strate arbustive dans les plantations les plus âgées favorisait la densité des communautés (Figure 25). Ces résultats nous ont conduits à recommander d'éviter les plantations seulement dans les secteurs de prairies présentant encore un bon état de conservation, d'arrêter l'entretien du sous-étage sous les peupliers dès que possible et de laisser des haies et des vieux arbres en bordure des champs pour favoriser l'avifaune spécialistes des prairies et des forêts.

Pour cette étude, nous avons utilisé l'indice de Jackknife pour calculer des abondances et des richesses spécifiques prenant en compte la détection partielle des individus lors des points d'écoute.

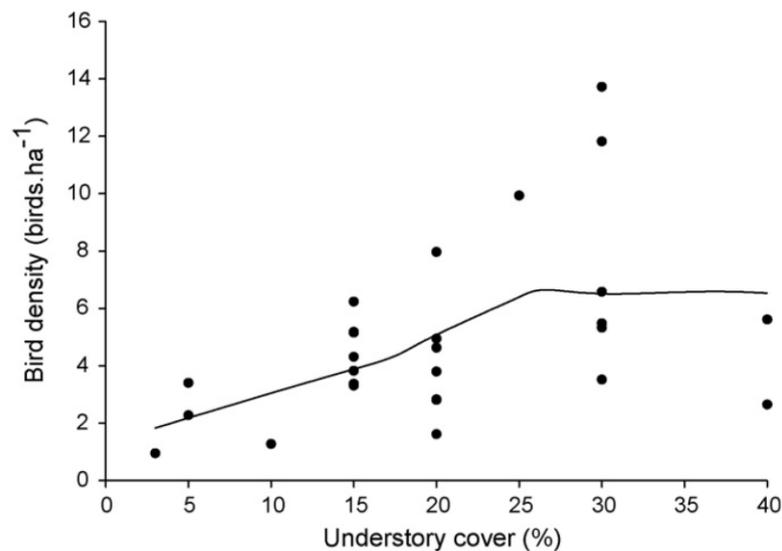


Figure 25. Relation entre la densité d'oiseaux (toutes espèces confondues, corrigée à l'aide de l'indice de Jackknife 1) et le recouvrement de la strate arbustive basse (1-4m) dans des peupleraies matures (diamètre à 1.3 m >30 cm). La ligne de régression est une fonction loess (span = 0.9). Figure 1 dans Archaux and Martin (2009).

La dynamisation de la sylviculture, au bénéfice de la biodiversité du sol ?

Les travaux précédents en peupleraie ont montré l'effet bénéfique du couvert arbustif sur les oiseaux. De manière plus globale, la stratification verticale joue un rôle majeur dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Le projet Imprebio financé par l'appel d'offre Biodiversité-Gestion forestière (GIP Ecofor – Ministère de l'écologie) a exploré les effets en cascade de la densité des peuplements, une variable d'ajustement de la sylviculture, sur la production et la minéralisation de la litière, la flore herbacée et la faune et la microflore du sol. Ma participation à ce projet a surtout été de proposer d'utiliser l'analyse de chemins (path analysis ou encore structural equation modelling). Cette approche est un type de régression multiple dont l'objectif est de décomposer les relations entre variables comme une succession de relations « causales ». Les variables jouent successivement le rôle de variable dépendante et explicative, à l'exception des variables basales (qui ne sont dépendantes d'aucune autre) et ultimes (qui ne sont explicatives d'aucune autre). Cette approche présente surtout le mérite d'explicitier la façon dont nous pensons les mécanismes biologiques sous-tendant le fonctionnement du système. Il est souvent fait un rapprochement entre cette approche et l'idée de modèle causal mais l'analyse statistique sous-jacente reste la corrélation (et non la causalité). Seule l'expérimentation permet de garantir la causalité, et encore, de manière stricte seulement entre la variable manipulée et les variables mesurées mais pas entre les variables mesurées.

Dans le projet Imprebio, nous avons utilisé les réseaux de placettes expérimentales traitées en futaie régulière de chêne sessile et pédonculé (GIS Coopérative des données : placette jeunes ; INRA LerFob placettes plus matures). L'expérimentation consiste à faire varier la densité des arbres entre placettes. Un premier cas extrême est la libre évolution du peuplement : le peuplement n'est soumis à aucune coupe, la densité des arbres est ainsi maximale, tout comme l'est la compétition entre arbres. En vieillissant, la densité n'évolue que par le phénomène d'autoéclaircie. A l'autre extrême, des placettes très ouvertes sont mises en place par coupes régulières : les arbres ne sont théoriquement plus en compétition entre eux. Enfin, le dispositif intègre des placettes présentant des densités intermédiaires plus proches des consignes classiques de gestion. Ces placettes ont été installées notamment pour calibrer des modèles de croissance des peuplements. Elles permettent également d'évaluer si la baisse de la densité des peuplements augmente la résistance et la résilience de l'écosystème aux stress climatiques.

Le projet Imprebio est l'une des premières initiatives françaises à utiliser des essais sylvicoles pour mieux comprendre comment la densité du peuplement à travers notamment le contrôle de la lumière influence en cascade les autres compartiments de l'écosystème et en particulier le compartiment sol grâce à la thèse de Ludovic Henneron encadré au laboratoire Ecodiv de l'Université de Rouen (encadrants : Michaël Aubert et Matthieu Chauvat). Ces travaux ont montré une baisse de la qualité de la litière et de sa vitesse de décomposition (moins d'azote et de magnésium, plus de lignine et de tannins) avec la réduction de la densité des placettes. L'analyse des chemins suggère que la baisse de la qualité de la litière pourrait s'expliquer par le développement dans les placettes les plus ouvertes d'une végétation herbacée capable de préempter les nutriments du sol (Henneron *et al.*, 2017b). Une autre étude a porté sur le carbone du sol et a montré que la réduction de la densité des placettes entraînait, en plus du ralentissement de la décomposition de la litière, une moindre production de litière, limitant partiellement la baisse du carbone du sol (Henneron *et al.*, 2018).

Plus en lien avec mes travaux en biodiversité, un volet de la thèse s'est intéressé à la faune du sol et comment la flore du sous-bois intervient dans la relation entre faune du sol et strate arborée (Henneron *et al.*, 2017a).

L'analyse de chemins a montré que la densité des placettes avait un effet significatif sur le niveau de lumière atteignant la strate herbacée qui en retour agissait sur la richesse spécifique, la composition et le recouvrement de la strate herbacée, caractéristiques qui affectent à leur tour la richesse spécifique des collemboles (Figure 26). Il semble que l'effet de la densité des placettes sur la flore suffise à rendre compte des effets de la densité sur la richesse spécifique des collemboles, avec un effet de la composition et (positif) de la richesse spécifique de la flore.

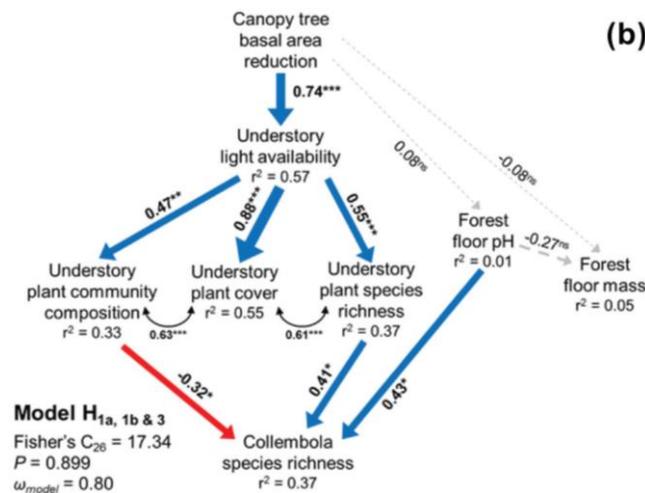


Figure 26. Modèle de chemins sélectionné faisant le lien entre la richesse spécifique totale des collemboles et la densité des chênes des placettes à travers le rôle potentiel joué par la végétation herbacée (décrite à travers sa richesse spécifique, sa composition basée sur une analyse des coordonnées principales et son recouvrement total), les conditions abiotiques et microclimatiques. Figure 7b dans Henneron *et al.* (2017a).

Dans le détail, la réponse diffère entre les collemboles de la litière (épédaphique) et ceux du sol (euédaphique), les premiers étant favorisés par l'ouverture des peuplements contrairement aux seconds.

Nous avons auparavant déjà déployé cette approche analytique en lien avec la litière mais dans un autre contexte, celui de la conversion des forêts en traitement en taillis-sous-futaie vers la futaie régulière (Baltzinger *et al.*, 2012). Le taillis-sous-futaie est un mode de gestion encore largement pratiqué en forêt privée en France et qui consiste à produire à la fois du bois de chauffage récolté tous les 10-20 ans (le taillis, souvent à base de charme ou de jeunes chênes et hêtre qui rejettent de souche après coupe avant qu'ils n'atteignent la strate arborée) et du bois d'œuvre (la futaie, arbres matures à la coupe). Ce système entraîne l'ouverture régulière de la canopée et limite la production de litière comparativement au système de la futaie régulière. Ce second type de traitement, largement privilégié aujourd'hui en particulier en forêt publique, passe par un ensemble de coupes dont la vocation est de produire une régénération complète des arbres sur quelques années (de sorte que tous les arbres ont à peu près le même âge) et de conduire cette cohorte initiale jusqu'au cycle suivant par des coupes (d'éclaircie et d'amélioration dans le jargon sylvicole) de moindre intensité que dans le traitement du taillis-sous-futaie.

La conversion à grande échelle de traitement du taillis-sous-futaie vers la futaie régulière est de nature à entraîner une évolution notable du fonctionnement des écosystèmes forestiers et de sa biodiversité. En particulier, la futaie régulière produit plus de litière et celle-ci se décompose moins rapidement (ouvertures moins intenses). En outre cette conversion est également de nature à faire évoluer la composition des peuplements forestiers en faveur d'essences plus sciaphiles comme le hêtre.

Nous avons étudié expérimentalement si l'accumulation de litière et le changement de composition des peuplements pouvait avoir des conséquences sur la feuillaison, la floraison et la croissance du rhizome d'une géophytes forestière, l'anémone sylvie. En effet cette espèce grêle qui renouvelle son feuillage chaque année était susceptible d'être négativement impactée par ces processus : les feuilles et la tige florifère doivent traverser la litière. Nous avons ainsi établi le schéma conceptuel suivant, établissant comment la nature et la quantité de litière étaient susceptibles in fine d'influencer la croissance des rhizomes et la quantité de bourgeons végétatifs et floraux (Figure 27).

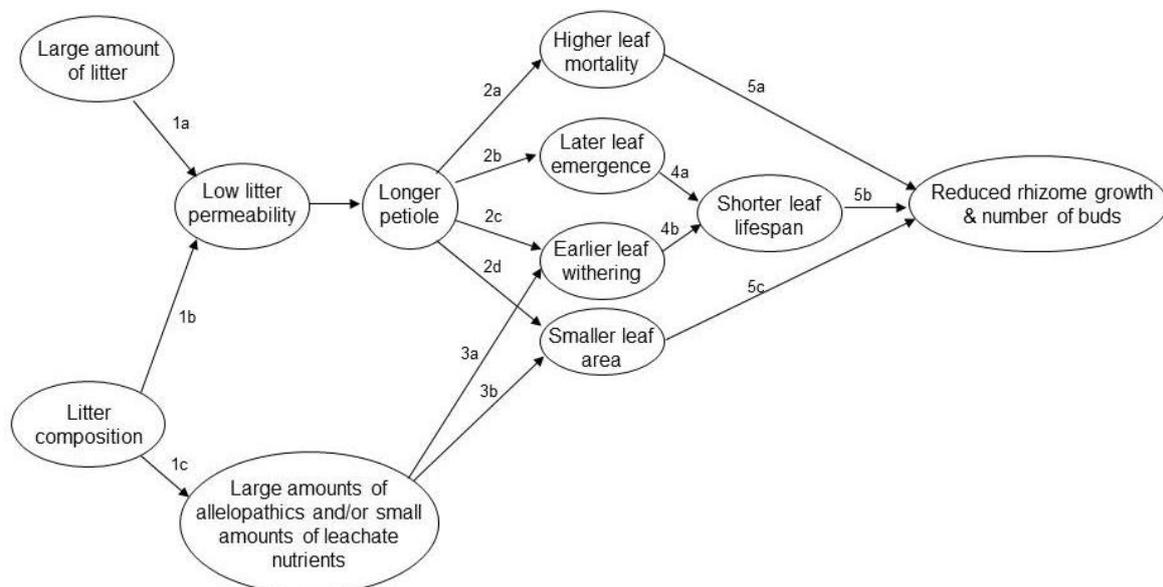


Figure 27. Modèle conceptuel reliant la croissance et la production de bourgeons de rhizomes d'anémone sylvie en fonction de la quantité et de la nature de la litière. Figure 1 dans Baltzinger et al. (2012).

L'expérimentation a consisté à récolter des rhizomes en forêt de Montargis, à les installer sous serre et ombrière, et à les couvrir de différentes litières. Nous avons établi 3 modalités de quantité basées sur des observations in natura (faible quantité, moyenne et forte) plus deux contrôles, un premier sans litière et un second correspondant à la quantité forte mais pour lequel la litière était broyée (modalité supposée dissocier l'effet masse de la litière de l'effet maillage constitué par les feuilles). Ces modalités de quantité ont été croisée avec cinq modalités de composition : chêne pur, hêtre pur, charme pur, chêne + hêtre et chêne + charme.

Comme attendu, la longueur moyenne des pétioles a augmenté avec la quantité de litière mais cet allongement n'a pas eu de conséquence notable sur la croissance des rhizomes (Figure 28). Celle-ci s'est avéré dépendre en fait de la surface foliaire et de la longévité des feuilles (qui disparaissent dès la fin du printemps). Or ces deux paramètres sont peu influencés par la quantité comme la composition des litières expérimentales. Mieux, durant l'expérience, un gel tardif a entraîné la destruction des jeunes pousses pour le traitement sans litière mais pas pour les autres.

Cette expérimentation montre que la litière offre certes une barrière physique au développement des pousses végétatives et florales au printemps mais sans conséquence sur la croissance, tandis qu'elle offre une protection thermique au moins quand les pousses commencent leur croissance.

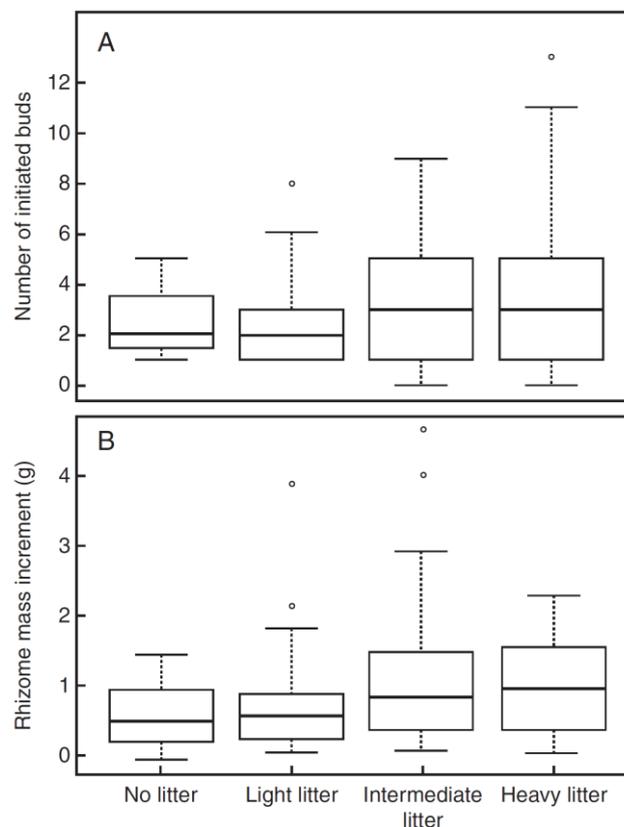


Figure 28. Croissance des rhizomes d'anémone sylvie en fonction de la quantité de litière (aucune, faible, intermédiaire, forte). (A) Nombre de bourgeons initiés au cours de l'année de l'expérimentation, (B) Accroissement de masse du rhizome. Aucune différence statistique n'a été démontrée. Figure 2 dans Baltzinger et al. (2012).

En collaboration avec Hans Van Calster, doctorant de l'Université catholique de Leuven (sous la direction de Martin Hermy et Kris Verheyen), l'étude des conséquences de la conversion du taillis-sous-futaie vers la futaie régulière sur la flore du sous-bois s'est poursuivie en étudiant la banque de graine in natura (Van Calster *et al.*, 2008). Le postulat était que les ouvertures moins intenses en futaie régulière entraînent une moindre intensité lumineuse au sol entraînant une moindre floraison et fructification des plantes du sous-bois : faute d'apports réguliers de graines, s'appauvrirait progressivement la banque de graines, ce stock de graines

dans le sol qui peuvent pour certaines espèces germer jusqu'à plusieurs décennies après leur production.

L'étude a consisté à prendre des échantillons de sols dans six types de peuplements présents en forêt de Montargis :

- deux types d'anciens taillis-sous-futaie en cours de conversion (la conversion consistant à régulariser les diamètres du peuplement par coupes successives), de début (S1) et de fin (S2) de conversion,
- quatre types de peuplements de futaie régulière d'âge croissant (S3 à S6 : en moyenne respectivement 23, 43, 55 et 94 ans). Il n'a pas été possible de trouver des peuplements plus âgés. Globalement la première moitié d'un cycle de futaie régulière seulement a été échantillonnée, la rotation durant en général 180 à 200 ans.

La mise en germination des échantillons de sol a montré que la densité en graines du sol et la diversité spécifique présente dans cette banque de graine diminue avec la durée depuis la dernière coupe (Figure 29). En outre, la composition de la banque de graine diffère de plus en plus de celle de la végétation du sous-bois échantillonnée en parallèle du sol.

Dans les parcelles dont les coupes sont les plus anciennes, la banque de graine est dominée par des graines de petite taille et particulièrement longévives, indiquant une absence de renouvellement continu de cette banque de graines. Ces résultats suggèrent que les plantes qui dépendent de la banque de graines pour se maintenir dans les paysages forestiers seront négativement affectées par la conversion et dépendront de plus en plus de la gestion des zones ouvertes permanentes (comme les bords de parcelles).

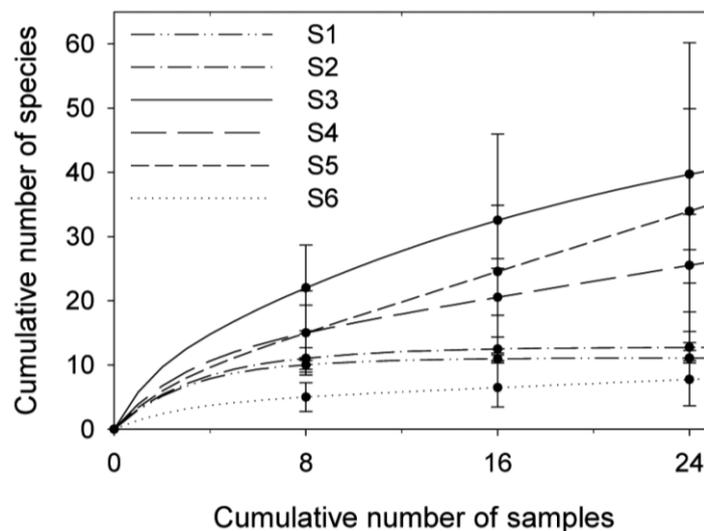


Figure 29. Courbe d'accumulation d'espèces en fonction du nombre d'échantillons et du type de parcelles : S1 ancien TSF en début de conversion, S2 ancien TSF en fin de conversion, S3 à S6 futaie régulière d'âge croissant. Figure 2 dans Van Calster et al. (2008).

c. Favoriser le maintien des arbres porteurs de microhabitats en forêt gérée ?

Les études précédentes ont mis en avant l'impact des coupes et du bois mort pour la biodiversité en forêt. Pour limiter l'impact des coupes sur la biodiversité, une option est d'épargner certains arbres particulièrement bénéfiques pour la biodiversité lors des coupes. En règle général, les arbres présentant des défauts morphologiques sont progressivement éliminés lors des coupes d'amélioration. Or ces défauts comme les cavités, les décolllements d'écorce, les grosses branches mortes, etc., sont autant de (micro)habitats pour des pans de biodiversité. L'importance de ces dendromicrohabitats pour la biodiversité est relativement bien connue de manière qualitative mais moins de manière quantitative ; en particulier, existe-t-il des seuils en-deçà duquel leur absence devient limitante pour certains taxons ?

L'étude des facteurs d'influence des microhabitats, leur importance pour la biodiversité et leur utilisation potentielle comme indicateur de gestion durable des forêts a été au cœur de la thèse de Yoan Paillet que j'ai co-encadré avec Eric Guilbert (UMR Mecadev, MNHN).

Le jeu de données comparant peuplements gérés et en arrêt de gestion du projet GNB a été mobilisé à cet effet (voir page 45 pour une description du projet). L'échantillonnage des 14 massifs s'est déroulé sur plusieurs années, une première étude a porté sur 5 grands massifs, avec l'hypothèse que les peuplements en arrêt de gestion contiennent plus d'arbres morts et de gros diamètres, deux paramètres fortement associés à la présence de dendromicrohabitats, et que, une fois ces deux paramètres contrôlés, les arbres en arrêt de gestion portaient plus de microhabitats, sous l'hypothèse que la gestion élimine les arbres à dendromicrohabitats (Vuidot *et al.*, 2011).

L'analyse statistique a montré qu'effectivement les peuplements en arrêt de gestion contenaient plus d'arbres morts debout et de gros diamètres mais qu'à statut (arbre vivant ou mort) et diamètre fixés, les arbres en peuplement non géré ne portaient pas plus de dendromicrohabitats (Figure 30).

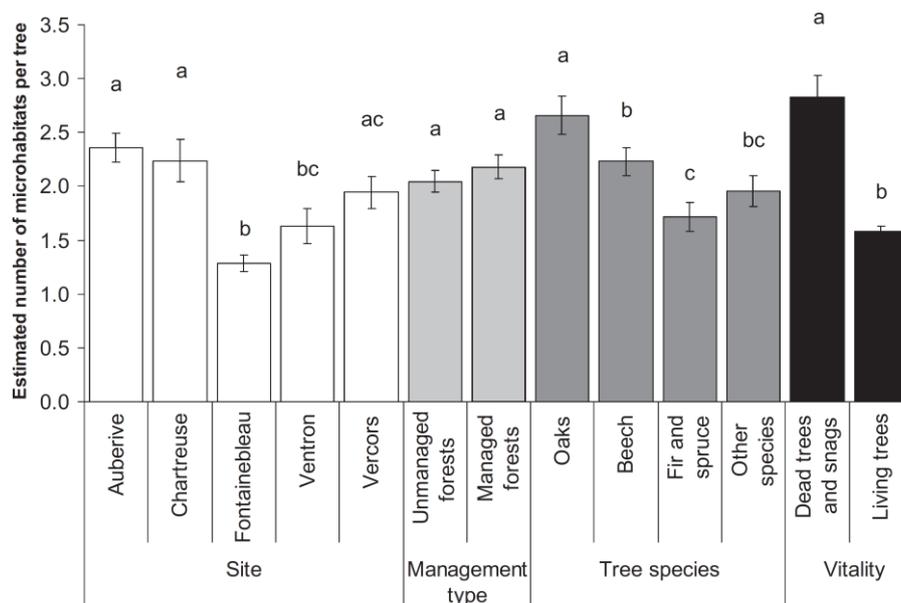


Figure 30. Nombre estimé de microhabitats par arbre (modèle linéaire généralisé à effets mixtes). Les barres d'erreur correspondent à des erreurs standards. Les lettres indiquent des niveaux significativement différents entre modalités d'un même facteur (site, gestion, essence et vitalité). Figure 1 dans Vuidot *et al.* (2011).

Il semble donc que la gestion réduit la densité de microhabitats en éliminant les arbres morts et les arbres de gros diamètres plutôt qu'en ciblant des arbres vivants porteurs de dendromicrohabitats perçus comme des défauts. De façon assez attendue, l'essence intervient également sur l'occurrence et la diversité des dendromicrohabitats : les chênes et le hêtre en ont plus que le sapin et l'épicéa, même si le patron inverse prévaut pour quelques dendromicrohabitats.

Dans le détail, la relation entre le diamètre et le nombre de microhabitats porté par l'arbre n'est pas linéaire : elle augmente assez fortement jusqu'à un diamètre de 40 cm puis la pente, quoique toujours positive, s'infléchit assez nettement (Figure 31).

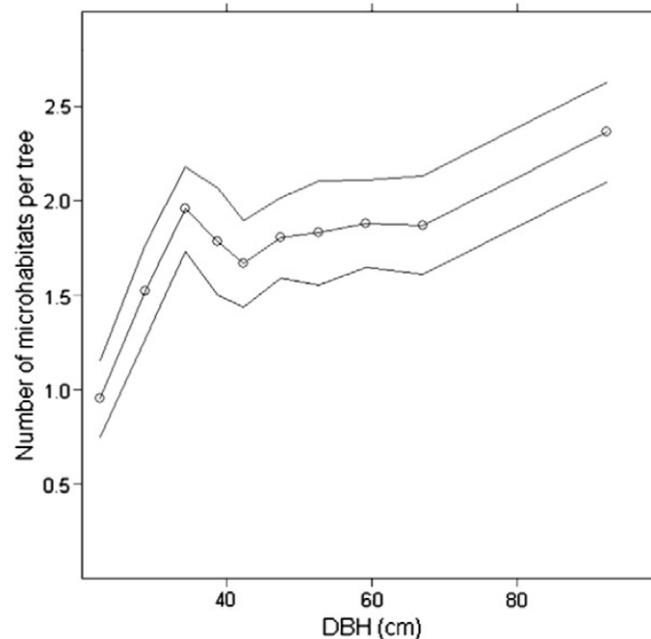


Figure 31. Relation entre le nombre de microhabitats et le diamètre à hauteur de poitrine (diameter at breast height DBH) basé sur les données brutes. Chaque cercle correspond à la moyenne de 100 arbres, avec l'intervalle de confiance à 95%. Figure 2 dans Vuidot et al. (2011).

Une seconde étude portant sur un plus grand nombre de massifs (n=17) s'est intéressée à la densité de microhabitats (en réalité un proxy, car les relevés ont porté sur la présence de chacun des microhabitats sur les arbres, pas leur abondance) en comparant notamment les forêts de plaine à celles de montagne et en distinguant la contribution de différentes classes de diamètre des arbres (Paillet et al., 2017).

Les modèles linéaires généralisés ne montrent pas de différences significatives de densité de dendromicrohabitats entre forêts de plaine et de montagne (Figure 32).

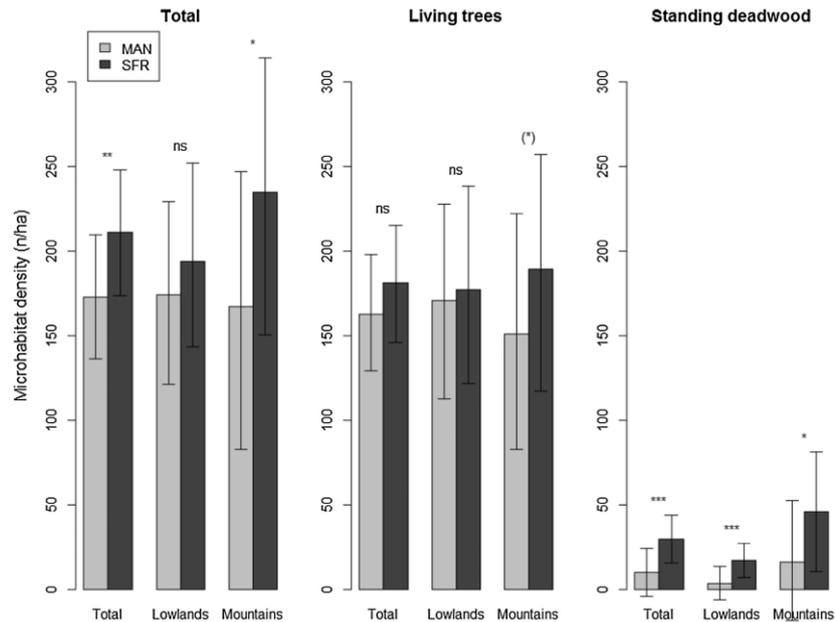


Figure 32. Comparaison de la densité de dendromicrohabitats (ha⁻¹) entre les forêts en arrêt de gestion (strict forest reserves SFR) et gérées de plaine (lowlands) et de montagne (mountains). Les histogrammes et barres d'erreur correspondent aux moyennes a posteriori (posterior means) les intervalles de crédibilité à 95%. Figure 1 dans Paillet et al. (2017).

Plus intéressant, la majorité des dendromicrohabitats sont portés par des arbres vivants mais la plus forte densité moyenne de dendromicrohabitats constatée en forêt en arrêt de gestion s'explique essentiellement par la plus forte densité des dendromicrohabitats des arbres morts par rapport aux forêts gérées (Figure 33).

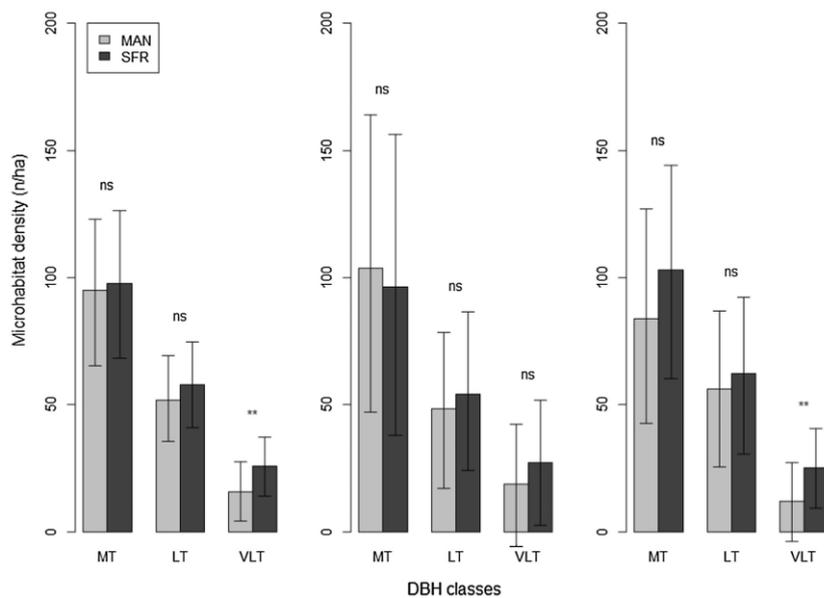


Figure 33. Comparaison de la densité de dendromicrohabitats (ha⁻¹) selon la classe de diamètres, basée sur le diamètre à hauteur de poitrine DBH : DBH > 67.5 cm pour les très gros arbres (very large trees VLT), gros arbres (large trees LT) 47.5 cm < DBH < 67.5 cm et arbres moyens (medium trees) 30 cm < DBH < 47.5 cm. Figure 2 dans Paillet et al. (2017).

L'analyse a enfin montré un effet d'accroissement très lent de la densité de microhabitats avec la durée depuis la dernière coupe (un peu plus marqué pour les cavités de pics) (Figure 34). Il convient de rappeler cependant que ce résultat est obtenu sur des données synchroniques (substitution du temps par un gradient dans l'espace). Seul un suivi temporel permettra de quantifier véritablement la dynamique d'apparition-disparition des microhabitats.

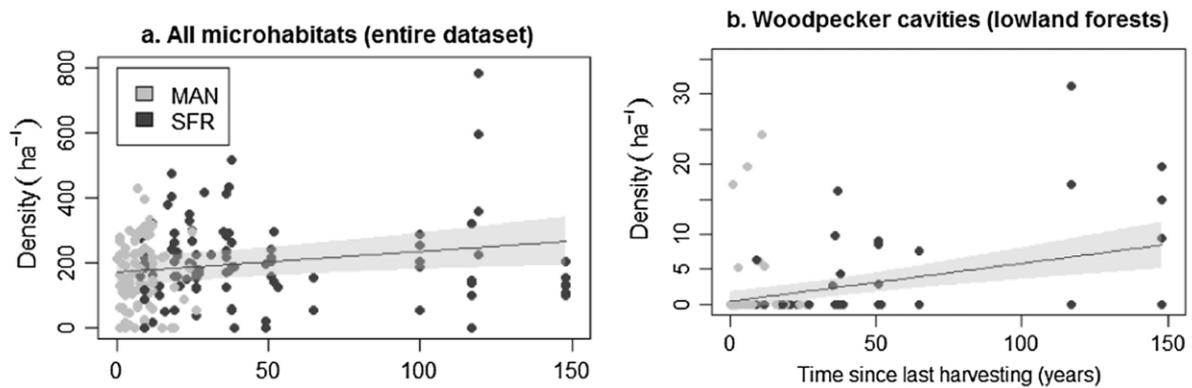


Figure 34. Effet de la durée depuis la dernière coupe sur la densité de dendromicrohabitats dans les forêts de plaine et de montagne (a) et sur la densité de cavité de pics dans les forêts de plaine. La ligne pleine correspond à la moyenne a posteriori et son intervalle de crédibilité. Peuplements gérés MAN (managed) ; en arrêt de gestion SFR (strict forest reserve). Figure 3 dans Paillet et al. (2017).

Ces études ont ainsi montré comment la gestion forestière diminuait la densité en dendromicrohabitats. Il restait à vérifier que des métriques de dendromicrohabitats (comme la densité ou la diversité) étaient positivement corrélées à des métriques de biodiversité (par exemple, l'abondance ou la richesse spécifique), suggérant au minimum un potentiel comme un indicateur de biodiversité en forêt, sinon un lien fonctionnel avec le taxon considéré. Ce travail a été réalisé pour l'avifaune, les chiroptères et les insectes saproxyliques échantillonnés sur les mêmes placettes du projet GNB (à l'exception des chauves-souris qui n'ont pas été échantillonnées en montagne pour des raisons de sécurité) (Paillet *et al.*, 2018). Pour mémoire, une approche similaire avait été conduite sur les oiseaux et les chauves-souris en s'intéressant à des variables dendrométriques fréquemment utilisées comme des indicateurs de biodiversité (volume de bois mort par exemple) (Bouvet *et al.*, 2016), il s'agissait ici sur un jeu de données plus conséquent de procéder de même, en s'intéressant aux dendromicrohabitats.

L'hypothèse était qu'il y avait un effet bénéfique de l'arrêt de gestion sur ces trois groupes taxonomiques dépendant notamment des gros arbres et du bois mort, qui s'explique par de plus fortes densités de dendromicrohabitats consécutives à une plus forte abondance de très gros arbres et de volume de bois mort. Comme précédemment, une approche d'analyse de chemins a été utilisée. Elle a démontré que l'effet positif de l'arrêt de gestion pour l'avifaune et les chiroptères pouvait effectivement être attribué à de plus fortes densités en microhabitats (Figure 35). La magnitude des effets cependant s'est avérée limitée, et plus encore pour les coléoptères saproxyliques dont la richesse et l'abondance ne covarient pas significativement avec aucune des variables testées (gestion, gros éléments structurels ou dendromicrohabitats).

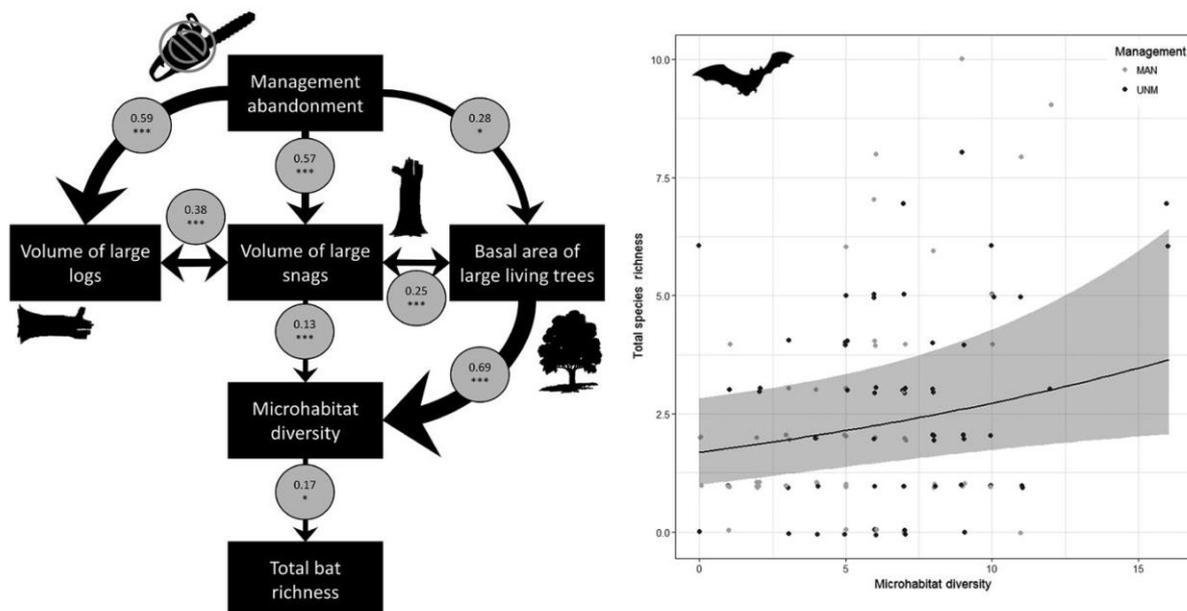


Figure 35. A gauche : diagramme de Chemins (après ajustement) indiquant l'effet de l'arrêt de la gestion (UNM unmanaged par opposition aux peuplements gérés MAN) sur les éléments structuraux (bois mort au sol, bois mort debout et surface terrière des gros arbres vivants) à gauche. A droite : relation entre la diversité des microhabitats et la richesse spécifique des chauves-souris (la ligne continue correspond à la modélisation par un modèle linéaire généralisé à effet mixte ; en gris, l'intervalle de confiance à 95%). Figure 3 dans Paillet et al. (2018).

Nous en avons déduit que, sans pouvoir prétendre à remplacer les autres indicateurs indirects de biodiversité en forêt, les dendromicrohabitats sont intéressants pour compléter ceux qui existent déjà.

d. La mécanisation de la récolte de bois menace-t-elle la flore ?

La récolte mécanisée des bois est un phénomène récent, qui pour l'essentiel remonte aux deux ou trois dernières décennies. Le débardage par chevaux ne concerne plus qu'une infime partie des coupes en France. Des pratiques de récolte arbres entiers, inenvisageables il y a seulement dix ans, se généralisent avec la mise sur le marché de machines puissantes.

Contrairement à l'agriculture qui a connu cette mécanisation dès les années 1950, les sols forestiers ne sont pas labourés (même superficiellement) pour compenser le tassement que cause le passage des engins dans les peuplements. La prise de conscience de l'impact à long terme du tassement des sols par les engins s'est traduite par la mise en place de circuits privilégiés pour les engins : pour exploiter le bois au sein des peuplements, les forestiers créent des layons parallèles (séparés d'environ 6 à 12 m), appelés cloisonnements, permettant le passage des engins. Si ceux-ci empruntent préférentiellement ces cheminements, il leur faut également pénétrer dans les interbandes pour extraire les arbres coupés.

Parce que le phénomène est récent, nous manquons d'éléments pour juger l'importance du phénomène et son influence sur la biodiversité, en particulier sur la flore. Il est vraisemblable que ces passages favorisent les espèces supportant des sols tassés et le passage ponctuel d'un engin.

L'impact de la mécanisation a fait l'objet d'un projet en forêt de Tronçais et surtout de la thèse de Liping Wei que j'ai co-encadrée avec Frédéric Gosselin. Un premier travail a porté sur l'étude des cloisonnements parallèles au sein des peuplements dans les chênaies de la forêt de Montargis (45) (Wei *et al.*, 2015a). L'échantillonnage a reposé sur des petites placettes situées au centre de cloisonnement, sur un passage de roue, sur la bordure externe du cloisonnement et enfin au milieu de l'interbande (au sein du peuplement) dans des peuplements réguliers de 30, 50 et 63 années.

L'hypothèse était que l'effet cloisonnement diminuerait progressivement, la lumière devenant plus limitante pour la flore que la compaction du sol. Pour chaque placette, ont été mesurés :

- la compaction du sol (résistance à la pénétration à l'aide d'un pénétromètre portable ; masse volumique apparente ou bulk density par prise d'échantillon de sol),
- le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR ; rayonnement dont les longueurs d'onde s'étendent de 400 à 700 nm, utilisé par le feuillage vert des plantes lors de la photosynthèse, par capteur mis en place sur une journée),
- ainsi que la flore vasculaire (quadrats de 0,5 m x 5 m). En cohérence avec les hypothèses formulées, nous avons considérés des groupes d'espèces selon leur forme de vie, la longévité de leurs graines dans la banque de graines et leur préférence/exigence en termes de lumière et d'humidité du sol (indices d'Ellenberg).

Cette étude, comme les suivantes de la thèse de Liping Wei, se distinguent également par l'utilisation d'une approche par négligeabilité (plutôt que de simple significativité des résultats) développée par Frédéric Gosselin dans l'unité (Barbier *et al.*, 2009) dans la lignée des travaux de Dixon et Pechmann (2005). En comparaison de l'approche par significativité qui donne beaucoup d'importance à l'incertitude sur la pente des relations statistiques, l'approche par négligeabilité s'intéresse plus à la pente en elle-même.

Le principal reproche de l'approche par significativité est qu'il est possible de mettre en évidence des effets même très minimes, dès lors que l'on dispose d'un échantillon suffisamment important. A l'inverse, des effets forts peuvent ne pas être révélés faute d'un échantillonnage suffisant. L'approche par négligeabilité ne présente pas ces défauts même si elle présente malgré tout des limites.

Les analyses ont logiquement montré que les sols étaient plus compactés sur les passages de roue des cloisonnements que sur les placettes de contrôle (hors cloisonnement) dans les parcelles de 50 et 63 ans (mais pas de 30 ans).

Contrairement à nos attentes, aucune différence n'a été trouvée en revanche sur l'humidité relative des sols ou le rayonnement PAR entre les différents types de placettes et d'âge des peuplements (Figure 36).

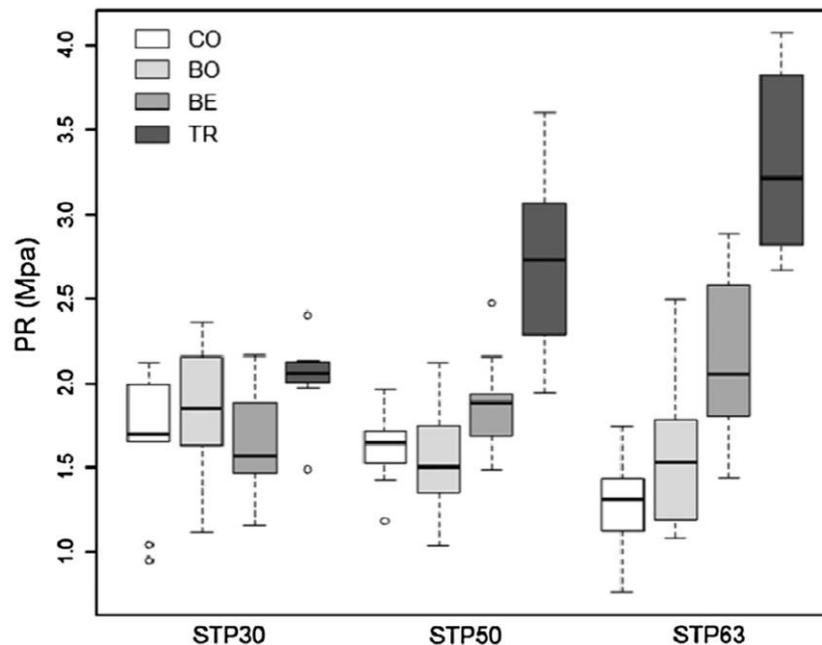


Figure 36. Résistance à la pénétration (proxy de la compaction des sols, PR en Mpa) en fonction du type de placette (CO, BO, TR and BE) et du type de parcelle (STP30, STP50 and STP63). Type de placette: BE: centre du cloisonnement, entre les deux bandes de passage des roues, TR: sur la bande de passage des roues, BO: bordure externe du cloisonnement, CO: contrôle entre deux cloisonnements. STP type de peuplement : 3 types de peuplements de futaie régulière de chêne avec un âge moyen 30, 50 and 63 ans (STP30, STP50, STP63). Figure 2 dans Wei et al. (2015a).

L'analyse de négligeabilité a mis en évidence des effets du type de placette, d'humidité du sol et de compaction du sol sur la flore. Par comparaison aux placettes contrôles, la flore des cloisonnements est plus riche en espèces d'arbres et d'espèces à graines peu longévives (<1an) dans les parcelles de 50 et 63 ans, les arbres et les plantes sciaphiles y sont également plus abondantes (recouvrantes). En revanche, aucune différence n'est trouvée dans les peuplements de 30 ans. Les sols plus humides hébergent des communautés plus riches en plantes hygrophiles et mésohygrophiles, sciaphiles et avec une banque de graine transitoire ; les plantes à graines non longévives y sont plus abondantes. La richesse spécifique des espèces héliophiles augmente avec la masse volumique apparente tandis que l'abondance des arbustes augmente avec la résistance à la pénétration.

L'ensemble de ces résultats nous ont amené à conclure que les cloisonnements et la compaction des sols dans cette zone d'étude n'ont pas d'impact fort ou bien un impact positif selon les groupes floristiques considérés. Il convient cependant de conduire des études à plus long terme et sur d'autres terrains pour en valider la généralité.

Une seconde étude s'est intéressée aux chemins de débardage au sein des peuplements ; contrairement aux cloisonnements qui sont des voies pérennes de circulation dans les peuplements, les chemins de débardage correspondent aux voies empruntées par les engins pour aller chercher chacun des bois depuis les cloisonnements. Nous avons distingué les chemins récents (<12 ans) et plus anciens (>12 ans) en repassant sur des placettes où les

chemins de débardage avaient été recensés au début des années 2000. Nos hypothèses étaient les mêmes que pour les cloisonnements, auxquelles s'ajoutait celle que les anciens chemins devaient présenter une flore plus semblable aux placettes contrôles que les passages récents. Par rapport à l'étude sur les cloisonnements, ce sont essentiellement des peuplements matures (où les traces d'engins sont visibles) qui ont été échantillonnés, trois types d'anciens taillis-sous-futaie en conversion vers la futaie régulière et un type de futaie régulière (Wei *et al.*, 2016).

Sans surprise, le sol est plus compacté au niveau des passages de roue des tracteurs par comparaison aux placettes contrôle, tandis qu'une légère compaction est observée entre les deux passages de roues (Figure 37). Cependant, le niveau de compaction ne diffère pas entre chemins récents et anciens. En revanche, les sols sont plus humides uniquement sur les chemins récents.

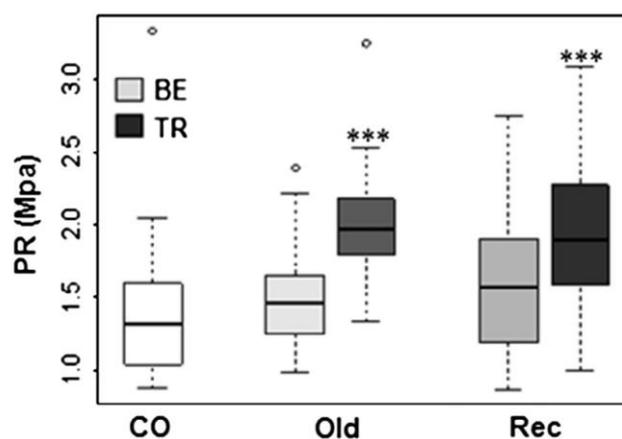


Figure 37. Résistance à la pénétration (Mpa) en fonction du type de placette (CO contrôle hors passage d'engin ; OLD chemin de débardage de plus de 12 ans ; Rec chemin de débardage de moins de 12 ans avec distinction pour ces deux types entre le passage de roue TR et entre les deux passages de roues BE). Figure 1 dans Wei *et al.* (2016).

Les modèles ont révélé des effets des passages de tracteurs sur la flore, que les conditions édaphiques ne suffisent pas à rendre compte (c'est-à-dire que les modèles intégrant des variables édaphiques rendent moins compte des variations des communautés végétales que les modèles basés sur la typologie des placettes). Seule la richesse des arbres héliophiles manifeste une réaction (non négligeable positive) avec une caractéristique du sol, la masse volumique apparente.

Comparés aux placettes contrôle, la richesse spécifique (et pour la majorité de ces groupes l'abondance également) des plantes à graines peu longévives, compétitrices (et CSR dans les stratégies de Grime) et herbacées hygrophiles est plus forte sur les passages de tracteurs. Toujours en comparaison des contrôles, la richesse et l'abondance des plantes mésohygrophiles sont plus fortes sur les passages récents mais le contraire prévaut pour les passages plus vieux. Ce résultat tempère un peu ceux obtenus dans la même forêt sur les cloisonnements.

Ces premières études portaient sur des petites placettes, nous avons également vérifié si les passages de tracteurs, en créant des hétérogénéités et des perturbations dans un écosystème globalement homogène, apportaient un surplus de diversité floristique à l'échelle de placettes de 400 m² (toujours dans la forêt de Montargis) (Wei *et al.*, 2015b). Cette étude visait

également à quantifier la surface impactée par le passage de tracteurs, dans quatre types de peuplements, trois stades de la futaie régulière (34, 55 et 104 ans et d'anciens taillis-sous-futaie en conversion). Un premier constat a été que la surface impactée par les passages de tracteurs s'observe essentiellement dans les plus jeunes peuplements (en moyenne 30% de la surface porte des traces de passages de tracteur) tandis que cette proportion diminue assez fortement (moins de 10%) pour les peuplements de 55 ans et quelques pourcents tout au plus dans les peuplements de 104 ans et les TSF (Figure 38).

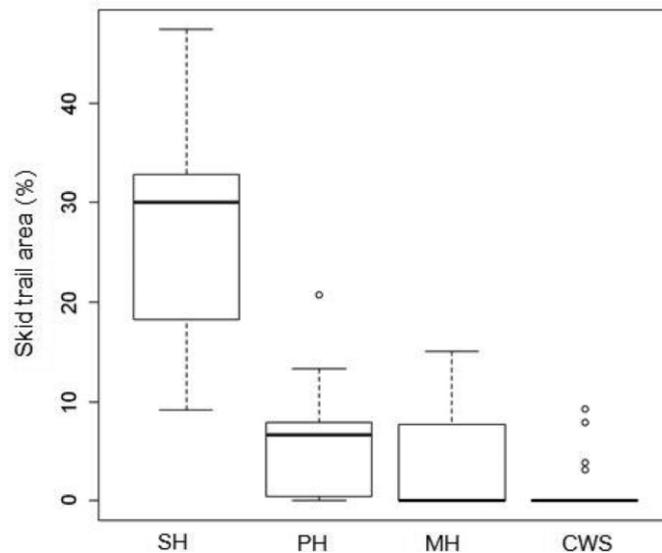


Figure 38. Relation entre le type de peuplement et la surface couverte par les passages de tracteurs. SH : peuplements réguliers de 34 ans ; PH : peuplement réguliers de 55 ans ; MH : peuplements réguliers de 104 ans ; CWS : taillis-sous-futaie. Figure 3 dans Wei et al. (2015b).

A cette échelle et en contraste avec l'étude basée sur des petites placettes, ce sont surtout les attributs du peuplement (type de peuplement et surface terrière) qui s'avèrent avoir des effets non négligeables sur la flore : les variables édaphiques ne sont plus retenues une fois prises en compte les variables de peuplements. En particulier, c'est le cas de la surface couverte par les chemins de débardage dans les placettes de 400 m² : l'effet devient faible ou non concluant sur les groupes d'espèces, une fois les variables du peuplement contrôlées.

Une étude antérieure réalisée en forêt de Tronçais (03), également dominée par la futaie régulière de chênes, avait également montré l'importance des chemins de débardage : un échantillonnage systématique a permis d'estimer que 10% de la surface du massif portait d'ores et déjà les stigmates du passage des machines (Baltzinger *et al.*, 2011) ; si l'on considère la lenteur du processus naturel de décompaction, il y a tout lieu de penser que cette valeur ne fera qu'augmenter dans le futur.

Cette étude s'est également attachée à déterminer dans quelle mesure ces chemins de débardage (comme d'autres stigmates de la gestion forestière comme les bords de chemins, les fossés, les anciennes places à feu...) contribuaient à augmenter la diversité floristique à l'échelle d'un massif, en différenciant espèces forestières (censées ne pas être favorisées par ces stigmates de gestion) et espèces non forestières (censées être favorisées). A cette fin, un échantillonnage dédié aux stigmates de gestion a été mis en place, à chaque fois que le

cheminement des botanistes croisait un stigmate en associant une placette à proximité mais jugée hors influence du stigmate (principe d'appariement des placettes). Cet échantillonnage est venu compléter un échantillonnage selon une grille systématique.

La contribution de l'ensemble des stigmates de gestion a été estimée entre 8 à 22,6% de la richesse totale du massif, selon le type de stigmates. Ce sont essentiellement les bords de routes qui apportent ce surplus d'espèces à l'échelle gamma (82% de la contribution) (Figure 39). Treize espèces étaient significativement plus fréquentes sur les stigmates de gestion, dont cinq non forestières et deux considérées comme généralistes mais également six espèces forestières.

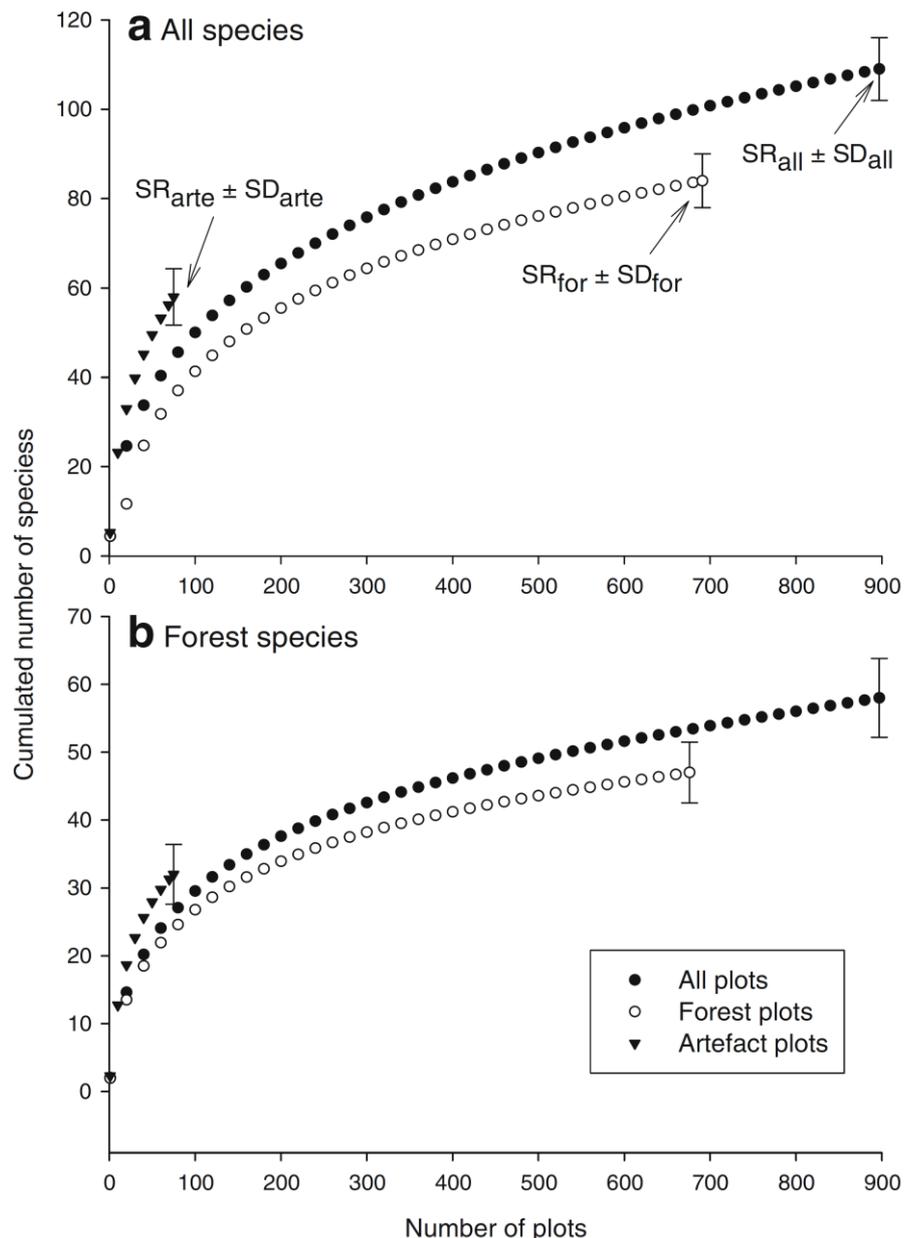


Figure 39. Courbe d'accumulation du nombre d'espèces en fonction du nombre de placettes en distinguant l'ensemble des plantes ou seulement les espèces forestières. Artefact plots : placettes sur et à moins de 4 m d'un stigmate de gestion ; Forest plots : placettes dans les peuplements à plus de 4 m d'un stigmate ; All plots : regroupe les deux types de placettes précédents. Figure 2 dans Baltzinger et al. (2011).

e. Faut-il réduire les populations d'ongulés pour préserver le sous-bois et l'avifaune qui en dépend ?

S'il est peu discutable que les arbres sont des espèces clefs de voûte en forêt, différents auteurs y ajoutent également les grands herbivores ; d'autres leurs préfèrent l'étiquette d'ingénieurs de l'écosystème. Toujours est-il que cette grande faune est aujourd'hui au cœur de débats dans le monde forestier : pour les uns (surtout les forestiers mais aussi des agriculteurs ou des riverains de forêts), il y en aurait trop : leur (sur)abondance menacerait l'équilibre même de la forêt et même de leurs alentours (champs, jardins), sans parler des risques de collision routière ou de propagation de maladies (de Lyme par exemple). Pour les autres (surtout les chasseurs mais aussi les associations de protection), ils font partie de l'écosystème. Le fait est que leurs effectifs ne cessent de croître depuis des décennies et que dans un contexte où le cours des produits sylvicoles comme agricoles sont versatiles, l'impact économique des dégâts causés par les ongulés ne peut être ignoré. Au-delà des polémiques politico-économiques sur cet « équilibre » sylvo-cynégétique, se pose également la question de l'influence de cette grande faune sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers et sa biodiversité.

Cette problématique a fait l'objet de plusieurs études en particulier en Amérique du nord et en Europe du nord, où les populations d'ongulés sont également en forte augmentation. Dans l'archipel Hadai Gwai au large de la Colombie britannique au Canada, l'introduction du cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus*) sur des îles historiquement dépourvues de grande faune a entraîné en cascade la disparition de la strate arbustive et de l'entomofaune associée, l'augmentation des populations d'écureuils, le tout conduisant à une disparition de l'avifaune nichant et se nourrissant dans la strate arbustive, faute de ressources alimentaires et soumise une prédation accrue des nids par les écureuils (Martin *et al.*, 2010). En Angleterre, les communautés d'oiseaux des strates arbustives comme le Rossignol semblent également pâtir de l'abondance croissante des ongulés (Holt *et al.*, 2010, 2014). En France, il y avait encore peu d'études sur cette problématique.

La thèse de Vincent Boulanger sous la direction de Christophe Baltzinger de l'unité EFNO et de Jean-Luc Dupouey (UMR Silva Nancy) s'est intéressée à l'influence des ongulés sur la flore du sous-bois des forêts de plaine. J'ai été associé aux travaux menés sur le réseau de suivi à long-terme des écosystèmes forestiers RENECOFOR (Boulanger *et al.*, 2018). Ce dispositif présentait effectivement l'intérêt de comprendre une partie clôturée excluant les grands ongulés et de disposer de relevés floristiques tous les cinq ans de placettes de 100 m² à l'intérieur et à l'extérieur des enclos, selon un protocole standardisé depuis 1995.

Ce suivi a montré une augmentation continue de la richesse spécifique et de l'abondance de la végétation, dans toutes les strates, aux trois campagnes analysées (1995, 2000 et 2005). L'explication semble tenir aux changements d'équipes au cours des années mais cette hypothèse demeure à être explorée plus finement. Si l'on compare la pente de cette évolution entre placettes dans et hors enclos, il apparaît alors que la richesse et l'abondance de la strate arbustive augmente plus rapidement dans l'enclos (+17%), tandis que le patron contraire s'observe pour la flore herbacée (-15%) (Figure 40). Ce processus est interprété comme le contrôle des strates arbustives par les grands herbivores, ce qui permet par relâchement de compétition à la flore herbacée de se développer.

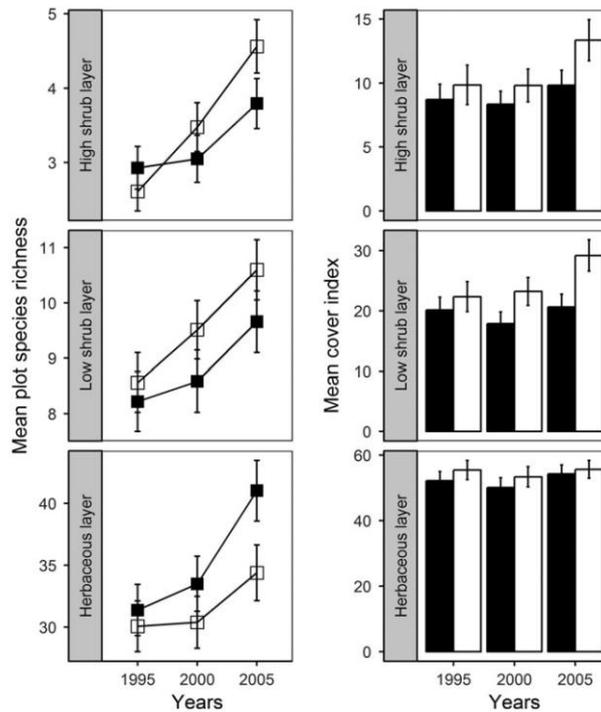


Figure 40. Richesse spécifique moyenne et recouvrement de la strate arbustive haute (2 à 7 m), arbustive basse (0,3 à 2 m) et herbacée (<0,3 m) dans les exclos (excluant les animaux ; en blanc) et les contrôles (avec animaux ; en noir) en 1995, 2000 et 2005. Les barres d'erreur correspondent aux erreurs standard. Figure 2 dans Boulanger et al. (2018).

L'analyse a été poursuivie en considérant la densité des ongulés pour chaque placette du réseau avec l'hypothèse que la différence de végétation dans et hors enclos devait être d'autant plus forte que la densité d'ongulés était forte. Cette hypothèse s'avère effectivement confirmée par les analyses : l'enrichissement de la strate herbacée hors enclos relativement à celle observée dans l'enclos est d'autant plus fort après 10 ans que la densité des ongulés est forte sur la placette. En parallèle, on constate un accroissement de l'abondance des strates arbustives hautes et basses en enclos (par comparaison aux placettes en-dehors) augmentant avec l'accroissement des densités d'ongulés, renforçant l'hypothèse que ce sont bien eux qui sont responsables de l'évolution différentielle de la végétation dans et hors enclos (Figure 41).

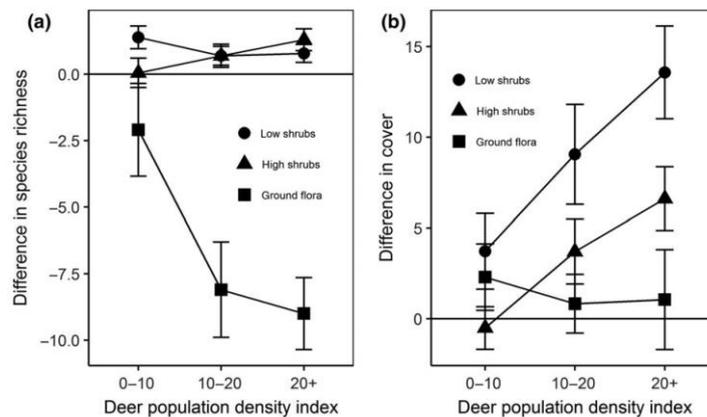


Figure 41. Différence relative (enclos-exclos) après 10 ans de la richesse spécifique (a) et de l'abondance/recouvrement (b) des strates herbacées, arbustives basse et haute e, fonction de la densité des chevreuils et du cerf. Figure 4 dans Boulanger et al. (2018).

En regardant les traits des plantes plus fréquentes et abondantes hors enclos, on constate que ce sont globalement les espèces plus héliophiles, rudérales, hémérobiques (favorisées par les activités humaines), barochores et épizoochores (dispersées par le pelage des animaux) et non-forestières qui profitent de l'action des herbivores (Figure 42). Dans l'enclos, ce sont essentiellement les ronces (*Rubus fruticosus* agg.) qui bénéficient de l'exclusion des ongulés.

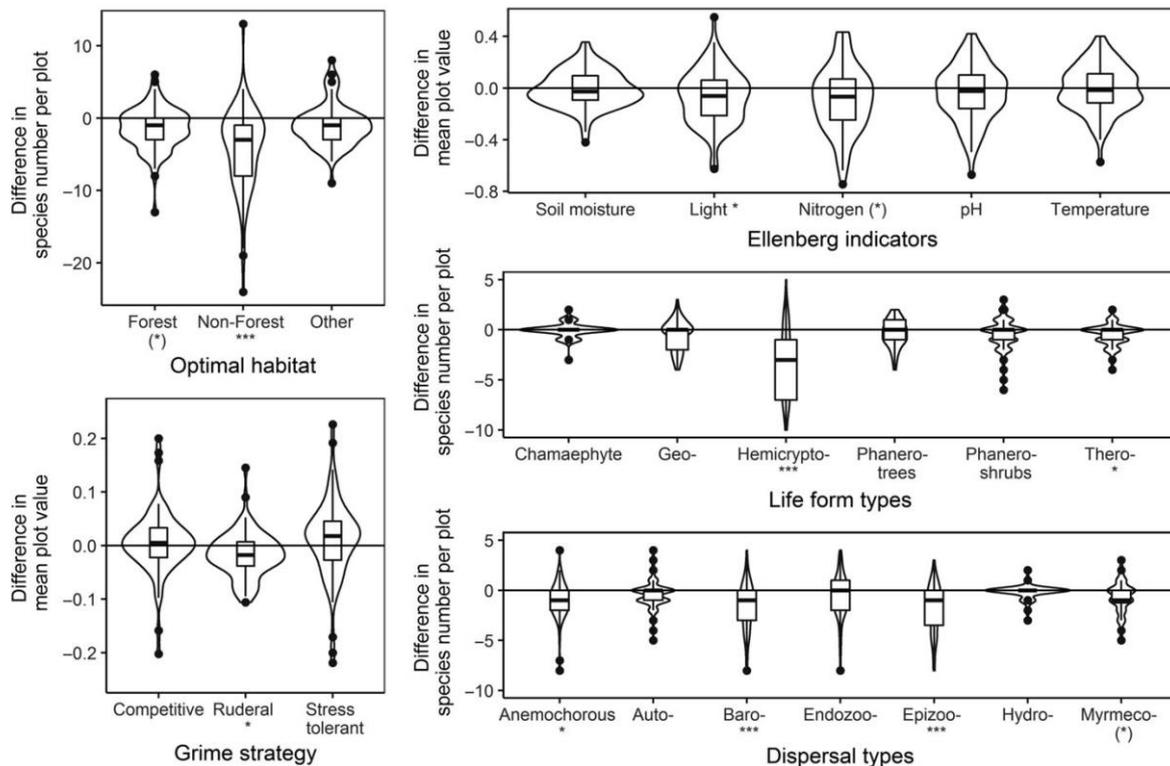


Figure 42. Boxplot et distribution de la différence (enclos - exclos) en 2005 de la valeur moyenne d'Ellenberg, des indices moyennés de Grime, de la richesse spécifique par forme de vie, type de dispersion et habitat optimal. Les valeurs négatives montrent des valeurs plus fortes en exclos (avec ongulés) ; des valeurs positives témoignent de valeurs plus fortes en enclos (sans ongulés). Figure 3 dans Boulanger et al. (2018).

Si cette étude mettait en avant comment la pression d'herbivorie des ongulés pouvait bénéficier à une partie de la flore herbacée (en l'occurrence plutôt des espèces que l'on pourrait qualifier de péri-forestière et non forestières), il ne faut pas oublier que la grande faune consomme également certaines herbacées assez intensivement.

C'est le cas par exemple de l'anémone sylvie dont nous avons déjà parlé (voir page 52 sur l'effet de la litière sur la croissance de l'espèce). Cette espèce vernale produit ses pousses végétatives et florales très tôt au printemps avant que les arbres ne le fassent également. Ses pousses constituent une ressource bienvenue pour une variété d'herbivores parmi lesquels les gastéropodes, les rongeurs et les ongulés.

Pour quantifier la pression exercée par le chevreuil au printemps sur les tapis d'anémone sylvie, un suivi temporel de 4 733 pousses végétatives et florales de six paires d'enclos et exclos de 1 m² a été mis en place par Anders Mårell (EFNO) en 2007 en forêt de Montargis (Marell et al., 2009).

Sur l'ensemble du dispositif, le chevreuil contribue le plus à la pression globale, en particulier sur les pousses florales : une pousse sur trois est consommée par le chevreuil et ce taux peut atteindre 75 à 80% des pousses florales sur certaines placettes. C'est l'intégralité de la pousse qui est consommée (Figure 43). Il est vraisemblable que l'intensité de cette pression d'herbivorie a des conséquences sur la démographie de l'anémone, même si cette hypothèse reste à démontrer formellement.

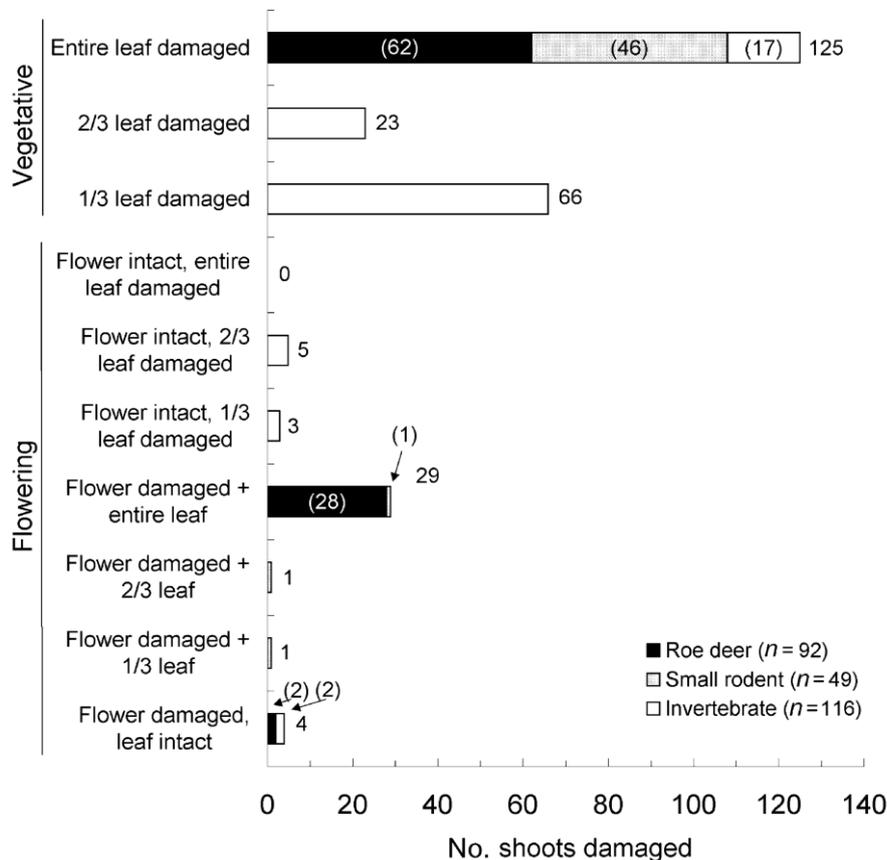


Figure 43. Nombre de pousses végétatives et florales partiellement ou entièrement consommées par des invertébrés (blanc), des rongeurs (grisé) ou le chevreuil (noir). Figure 1 dans Marell et al. (2009).

Plusieurs études, en particulier en Amérique du nord et en Angleterre, ont mis en évidence des corrélations entre les densités des ongulés et le déclin des passereaux forestiers (Palmer *et al.*, 2015; Jirinec *et al.*, 2017; Machar *et al.*, 2018). Pour vérifier s'il en était de même en France, une étude réalisée dans le cadre de la thèse de Marie Baltzinger et du projet Dysperse (coordonné par Christophe Baltzinger EFNO) qui s'intéressait à la polémique des clôtures des grandes propriétés en Sologne. L'un des volets du projet était d'étudier sur le lien entre la densité des ongulés et les communautés d'oiseaux échantillonnées par 95 points d'écoute dans neuf propriétés closes (synonymes de fortes densités) et 10 non closes (synonymes de moindres densités) (Baltzinger *et al.*, 2016).

Les analyses statistiques ont associé analyses multivariées (RLQ qui permet de relier trait des espèces et variables environnementales dans une approche plutôt descriptive) et test formel modèles mixtes bayésiens binomiaux de mélanges (mixture models) qui modélisent la probabilité de présence et de détection en parallèle à partir des observations aux deux passages réalisés pour chaque placette.

Les analyses multivariées et bayésiennes montrent que, contrairement à l'hypothèse de départ, les oiseaux nichant au sol étaient plus nombreux sur les placettes présentant la plus forte pression d'herbivorie et le plus fort taux de retournement du sol par le sanglier (Figure 44).

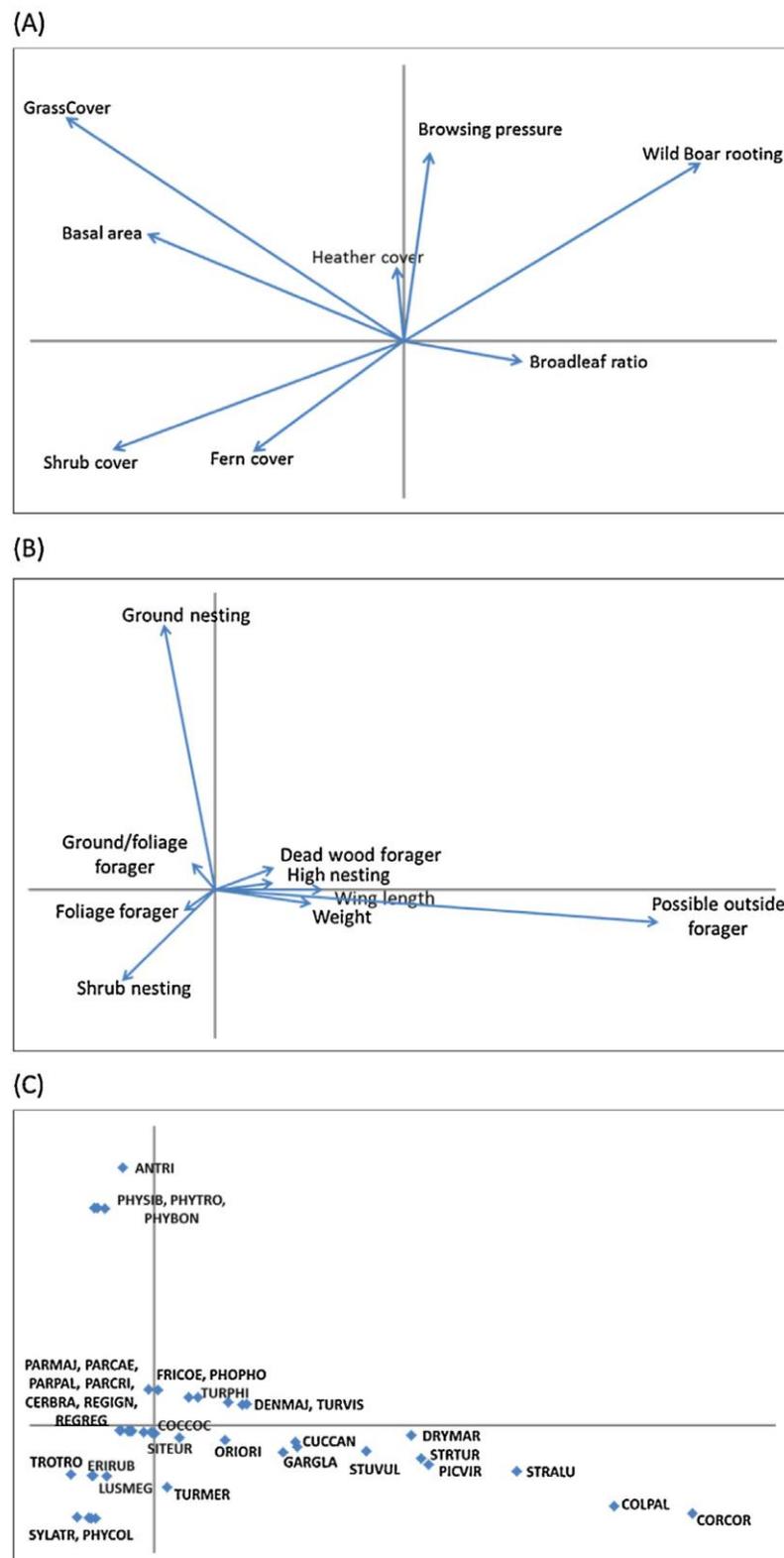


Figure 44. Projections sur les deux premiers axes de l'analyse RLQ. (A) Variables environnementales. (B) Traits des espèces. (C) Barycentre des espèces les plus fréquentes. Figure 4 dans Baltzinger et al. (2016).

Ces résultats qui contredisent les études antérieures s'expliquent probablement, au moins en partie, par le fait que dans les peuplements matures échantillonnés (essentiellement des taillis-sous-futaie et des futaies régulières résineuses), le recouvrement de la strate arbustive ne covariait pas avec la pression d'herbivorie. En revanche, le recouvrement en graminées augmentait avec la pression d'herbivorie, un patron bien documenté qui s'explique par le fait que les ongulés ne consomment pas ces espèces (Diaz *et al.*, 2007).

A l'issue de cette étude, nous supposons que l'effet délétère des fortes densités d'ongulés sur l'avifaune tendrait à s'estomper avec la maturation des peuplements.

La relation positive inattendue entre le pourcentage de sol retourné par le sanglier et l'abondance des oiseaux nichant au sol nous a interrogé sur le devenir des nichées des couples cantonnés dans ces secteurs : ces endroits ne pourraient-ils pas constituer des puits démographiques, le retournement du sol pouvant être perçu comme favorable au moment de l'installation des oiseaux sur le plan des ressources alimentaires (en rendant les invertébrés du sol plus accessibles par exemple), au prix d'un plus fort risque de prédation de leurs nids. La littérature scientifique propose plusieurs mécanismes par lesquels les ongulés peuvent impacter les communautés d'oiseaux.

La pression d'herbivorie exercée préférentiellement sur les strates arbustives limiteraient la disponibilité en sites de reproduction favorables pour une partie de l'avifaune forestière et diminuerait l'abondance d'invertébrés. En outre, le sanglier et, plus occasionnellement, le cerf attaquent les nichées au sol et à faible hauteur. Enfin, les ongulés pourraient entraîner dans leur sillage d'autres prédateurs généralistes des nichées comme les corvidés, profitant de la perturbation du sol que peuvent occasionner les ongulés.

Le stage de Master 2 d'Amanda Cocquelet que j'ai encadrée avec Anders Mårell et Sébastien Bonthoux (INSA Centre Val de Loire) dans le cadre du projet Costaud piloté par Christophe Baltzinger a eu pour objectif de préciser s'il existait un lien entre risque de prédation des nids au sol et à hauteur d'ongulé et densité des ongulés (Cocquelet *et al.*, 2019).

L'approche expérimentale a consisté à installer des nids artificiels en fibre de noix de coco contenant deux œufs de caille, dissimulés au sol et dans la végétation arbustive, dans des enclos dépourvus d'ongulés et hors enclos (en présence d'ongulés) en forêt d'Orléans – où les densités d'ongulés sont globalement faibles – et dans le domaine national de Chambord où les densités sont nettement plus fortes. L'expérimentation a été renouvelée deux années et 77 nids ont pu être équipés de pièges photographiques automatiques pour prendre les prédateurs des œufs en flagrant délit.

Si quelques clichés pris sur le vif ont effectivement permis d'identifier les auteurs, le matériel s'est avéré cependant décevant, le plus souvent incapable de permettre l'identification du responsable des destructions (Figure 45). En revanche, ils ont permis de montrer que les prédateurs potentiels (à l'exception notable de la martre) étaient plus abondants lorsque le sanglier était plus abondant. Il est à noter que nous n'avons obtenu aucun cliché de sanglier en train de s'attaquer à l'un des 77 nids équipés d'appareils photographiques.

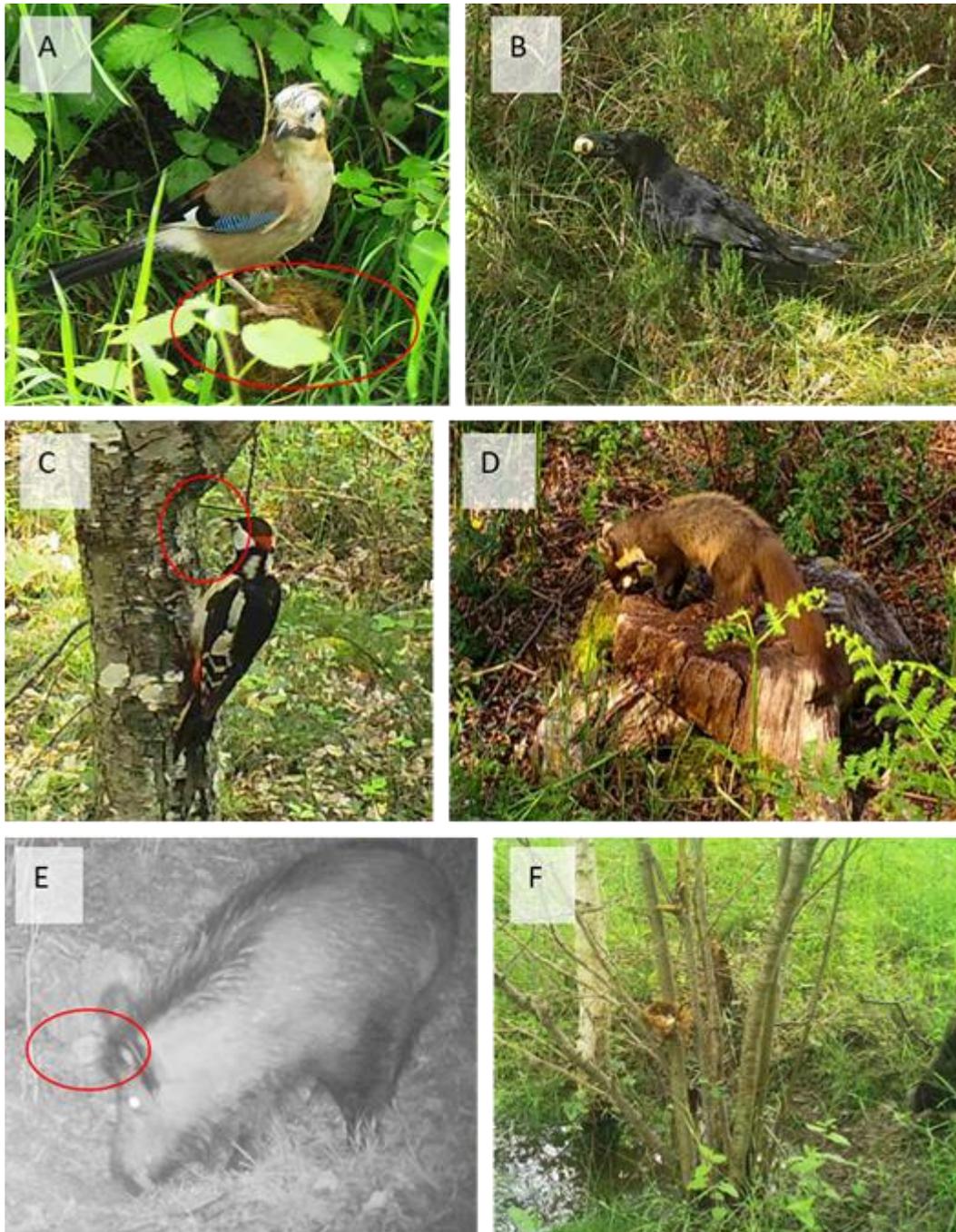


Figure 45. Prises de vue par les pièges photographiques installés dans le domaine national de Chambord montrant des cas de destruction des nids et de prédation des œufs de caille par le geai des chênes (a), la corneille noire (b), le pic épeiche (c) et la martre (d) et des exemples de cas où les nids n'ont pas été attaqués malgré le passage avéré très près du nid du sanglier (e et f). Les cercles rouges indiquent le nid ou les œufs. Figure 2 dans Cocquelet et al. (2019).

La modélisation par modèle généralisé mixte a montré que le taux de destruction des nids était significativement supérieur en présence d'ongulés (taux moyen de destruction de 39% contre 32%) conformément à ce qui était attendu. En revanche, l'écart reste modeste en regard de la fréquentation de l'ensemble des prédateurs nettement plus forte à l'extérieur des enclos (multipliée par 2 à 7 selon les prédateurs). Il convient aussi de signaler une très nette différence de taux de destruction entre la forêt d'Orléans (avec très peu de destructions des nids) et le domaine de Chambord (où les 12 nids installés par placette ont parfois été tous attaqués). Enfin, l'approche qui a apparié enclos et exclos a montré une corrélation entre le taux de destruction dans l'enclos et dans l'exclos appariés, suggérant que les principaux prédateurs se jouent des clôtures à grosse maille (comme les prédateurs aviens ou les mésocarnivores comme la martre ou le renard) (Figure 46).

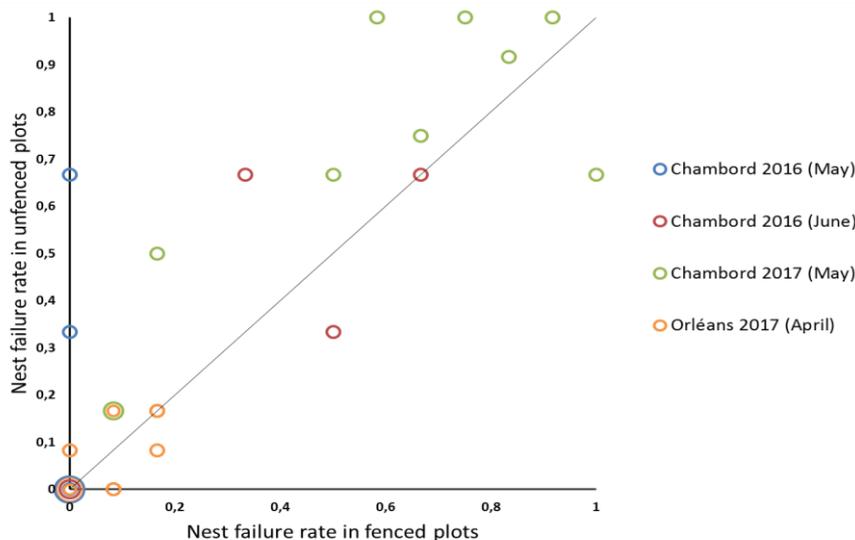


Figure 46. Comparaison du taux de prédation entre les paires de placettes en enclos et hors enclos (basé sur 12 nids par placettes ; modèle linéaire mixte : pente= $0,62 \pm 0,30$, p -value = $0,041$). La ligne correspond à $y=x$. Figure 1 dans Cocquelet et al. (2019).

Aucun des indices de fréquentation dérivés des pièges photographiques (sanglier, cerf) ou des points d'écoute (pour le geai des chênes, la corneille noire et le pic épeiche) ne s'est avéré pouvoir rendre compte de la probabilité de destruction des nids. Seule la position du nid (les nids au sol ont été moins attaqués que ceux placés bas dans la végétation) et le recouvrement arbustif dans les environs immédiats des nids (un fort couvert arbustif réduisant le risque de prédation) ont été retenues dans l'analyse statistique. Il convient de noter enfin que comme en Sologne, les points d'écoute n'ont pas permis de mettre en évidence de fortes différences des communautés d'oiseaux chanteurs entre enclos et exclos (hormis quelques cas anecdotiques qui tiennent à la physionomie particulière de telle ou telle placette).

Ces travaux sur l'effet des ongulés sur les écosystèmes forestiers ne démontrent pas d'effet majeurs des ongulés même en cas de fortes abondances sur la diversité floristique et avifaunistique dans les stades forestiers matures. Cependant il pourrait en être différemment dans les stades forestiers plus jeunes d'une part. D'autre part, une pression d'herbivorie intense et continue est susceptible d'entraîner un changement profond de structure et de composition des peuplements sur le long terme, avec des effets en cascade pour la faune et la flore. Par exemple, dans le cas de Chambord, la régénération forestière n'est obtenue qu'au prix de la clôture des parcelles forestière au moment du renouvellement des peuplements.

f. Messages clés du chapitre

Les études menées sur l'avifaune, les chiroptères et la flore montrent des effets de la composition et de la structure des peuplements. Pour l'avifaune et une partie des chauves-souris, le vieillissement des peuplements a un effet bénéfique, au contraire de la flore du sous-bois qui souffre de la compétition avec les arbres (un patron observé même dans les peupleraies). Certaines chauves-souris préfèrent également les peuplements ouverts et les lisières. Si elles sont suffisamment intenses et fréquentes, les coupes forestières en ouvrant régulièrement les peuplements permettent à la flore de se maintenir par le renouvellement régulier de la banque de graines. La diversité floristique bénéficie à celle de la faune du sol.

L'arrêt de la gestion se traduit dans les premières décennies par la présence d'arbres de plus gros diamètres, de plus gros volumes de bois mort debout et au sol, de densités plus importantes de microhabitats : toutes ces caractéristiques bénéficient aux oiseaux et aux chauves-souris (mais de manière surprenante peu aux coléoptères du bois mort), encore que la magnitude de l'effet reste souvent modeste.

La majorité des groupes taxonomiques réagissent nettement à l'essence principale mais, en revanche, les peuplements à deux essences principales ne semblent généralement pas présenter d'avantages par rapport aux peuplements monospécifiques.

La mécanisation récente pour la récolte du bois en forêt se traduit par un tassement du sol, qui ne s'accompagne pas nécessairement d'une augmentation de l'humidité des horizons superficiels du sol. La flore semble globalement peu affectée, certaines espèces semblent même bénéficier des perturbations créées par et pour le passage d'engins. En réalité, nos résultats plaident surtout pour le rôle majeur de la lumière (et certainement d'autres mécanismes généralement associés à la mise en lumière). Des facteurs étudiés, c'est essentiellement la conversion de traitement du taillis-sous-futaie vers la futaie régulière qui semble aujourd'hui le principal motif d'inquiétude à l'échelle globale.

La végétation du sous-bois est affectée par les grands herbivores, plus spécifiquement les arbustes et les semi-ligneux. En contrôlant le développement de ces espèces parfois très compétitrices comme la ronce, ils contribuent à diversifier la flore du sous-bois, même si ce sont surtout des plantes rudérales qui en profitent. La baisse du couvert arbustif causée par les ongulés pourrait augmenter la visibilité des nids des oiseaux nichant dans cette strate et au sol. Cependant, ces oiseaux ne sont pas moins abondants en présence de fortes densités d'ongulés.

Pour conclure, ces études démontrent finalement une assez forte résistance/résilience de la faune et de la flore en forêt à la gestion forestière.

V. Effet des usages passés et du paysage sur la biodiversité

Le fonctionnement de l'écosystème forestier est influencé par ce qui se passe à ses marges. Il peut s'agir des dépôts atmosphériques horizontaux et latéraux (par exemple, les pesticides appliqués dans les champs) et, de manière plus globale, tous les flux d'énergie, de matière et d'individus. A ce titre, les lisières forestières constituent un entre-deux mondes influencé par les deux milieux en contact. Plus largement, le paysage peut moduler le flux de matière et d'individus ; il peut ainsi faciliter ou empêcher ces flux ; en retour, ces flux peuvent influencer l'état de l'écosystème. Par exemple, les flux d'individus (la dispersion) peuvent permettre à de nouvelles populations de s'établir ; ces nouvelles populations peuvent à leur tour être sources d'individus disperseurs.

Peut-être plus que d'autres écosystèmes, la forêt c'est le temps long et les grands espaces. En s'intéressant dans le chapitre précédent à l'effet de l'âge des arbres (ou un indicateur de celui-ci comme le diamètre), nous remontons déjà dans le temps, de quelques décennies à plus d'un siècle. Cependant, ces analyses basées sur des observations réalisées de manière quasi-simultanée dans différents peuplements (on parle d'approche synchronique ou encore de substitution espace-temps) reposent sur deux postulats : le premier est que ce que l'on observe dans les peuplements récents aujourd'hui s'est passé de façon analogue dans les peuplements âgés aujourd'hui lorsqu'ils étaient plus jeunes. Cela implique notamment que la gestion des peuplements n'a pas changé dans le temps. Or de nombreux travaux d'historiens et d'écologues ont montré des évolutions très sensibles de la forêt (en France sa surface a doublé depuis la révolution industrielle, les modes de gestion et l'intensité des coupes ont fortement évolué également) et que certains pans de biodiversité présentaient aujourd'hui encore les stigmates d'usages remontant parfois à plusieurs centaines d'années, voire plus (Kuussaari *et al.*, 2009). C'est le cas en particulier de la flore (Hermy *et al.*, 1999).

Le second postulat de l'approche synchronique est que la dynamique locale de colonisation-extinction n'est que faiblement impactée par l'environnement des sites (notamment que les individus puissent se disperser en tout point de l'espace) ou, tout au moins, que l'effet de cet environnement s'exprime de manière homogène sur tout le dispositif. De nouveau, il existe une littérature pléthorique qui invalide la généralité de cette hypothèse.

Dans ce chapitre, nous aborderons successivement la question des lisières, la question de l'ancienneté de l'usage forestier et sur ce qu'elle nous apprend sur la dispersion des plantes et enfin la question de l'influence de la composition des paysages et de la connectivité des habitats sur la répartition spatiale et la morphologie de la biodiversité.

g. Les lisières forestières, un habitat en soi ?

Les frontières entre habitats – les écotones – constituent une composante non négligeable des paysages, en particulier lorsque les habitats sont fragmentés (paysages mosaïques). Elles jouent un rôle spécifique pour une partie de la biodiversité. Enfin c'est un objet dont se sont emparés les écologues du paysage, même la question porte plus fréquemment sur la qualité de cet habitat frontière plutôt que sur l'organisation spatiale de ces lisières. Cet effet lisière est évidemment modulé par le contraste de structure et de composition entre les habitats. Le cas des lisières forestières fait l'objet d'une littérature abondante, à la fois parce que le contraste avec les autres habitats (généralement des milieux ouverts agricoles) est important

mais aussi parce que dans de nombreux paysages agricoles, les forêts constituent l'essentiel des habitats semi-naturels et concentrent une partie non négligeable de la biodiversité.

Dans le cadre du projet Bilisse dirigé par Marc Deconchat (UMR Dynafor) et en association avec Luc Barbaro et Inge van Halder (UMR Biogeco), la faune (oiseaux, abeilles sauvages et papillons de jour) et la flore ont été échantillonnés le long de 80 lisières forestières et dans chacun des habitats adjacents dans trois régions (Midi-Pyrénées, Aquitaine, Centre-Val de Loire). J'ai réalisé les relevés d'oiseaux et de papillons de jour en région Centre (Andrieu *et al.*, 2018).

Une première étude s'est intéressée à la réponse des abeilles, des papillons et de la flore au contraste des lisières et au niveau d'intensité de perturbation du milieu non forestier (colza ou prairie en Midi-Pyrénées, colza ou verger de pommiers en Centre-Val de Loire ; pare-feux labourés ou dunes grises en Aquitaine). Les analyses statistiques ont montré une diversité floristique plus forte sur la lisière que dans l'habitat ouvert adjacent dans les trois régions et quel que soit le niveau de perturbation (Figure 47). En revanche, le niveau de contraste ne semble pas influencer la diversité beta. La diversité des pollinisateurs était en revanche plus importante dans l'habitat ouvert adjacent que le long de la lisière uniquement dans le cas des habitats ouverts peu/moins perturbés (prairies, vergers, dunes grises). De nouveau, la diversité beta ne semble pas varier selon le type de milieu ouvert adjacent. Cette diversité, tant pour la flore que les abeilles, était associée à des facteurs locaux comme la structure de la lisière et l'abondance en fleurs ; la diversité beta des papillons l'était à la proportion de prairies dans le paysage.

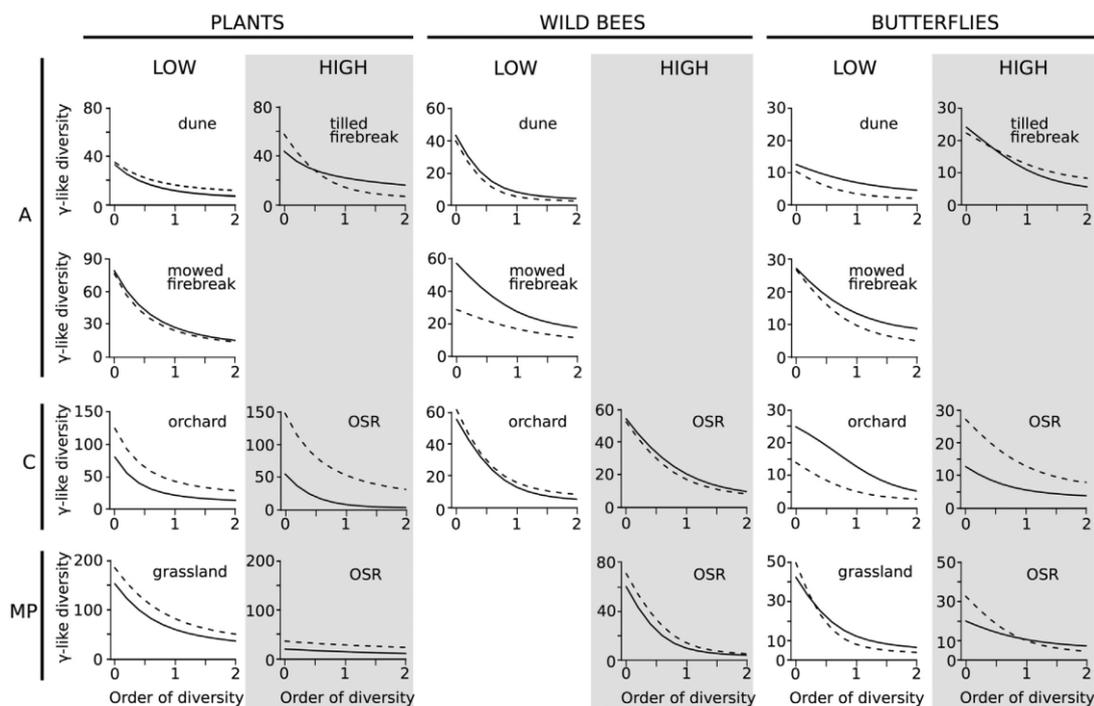


Figure 47. Diversité alpha pour les trois groupes taxonomiques étudiés dans chacune des trois régions (A Aquitaine, C Centre-Val de Loire, MP Midi-Pyrénées) selon l'ordre de diversité (richesse spécifique quand $\alpha=0$, exponentiel de l'indice de Shannon quand $\alpha=1$; indice réciproque de Simpson quand $\alpha=2$). Ligne continue : habitat ouvert adjacent (grassland prairie, orchard verger, OSR oil seed rape=colza, tilled/mowed firebreak pare-feu labouré ou fauché). Ligne pointillée : lisière forestière. Fig.3 dans Andrieu *et al.* (2018).

La comparaison des listes globales d'espèces recensées en lisière et dans le milieu ouvert a montré des différences notables selon les groupes taxonomiques (Figure 48). La flore des lisières comprend une forte proportion d'espèces que l'on ne retrouve pas dans le milieu ouvert (essentiellement dans les cultures avec labour et dans une moindre mesure les vergers et les prairies). La réciproque ne prévaut que pour un nombre limité d'espèces. A l'inverse, les espèces d'abeilles sauvages semblent se retrouver globalement aussi bien en lisière que dans le milieu ouvert. Les papillons de jour se retrouvent dans une situation intermédiaire, avec une proportion assez conséquente et assez équilibrée d'espèces qui ne se retrouvent que sur la lisière ou le milieu ouvert.

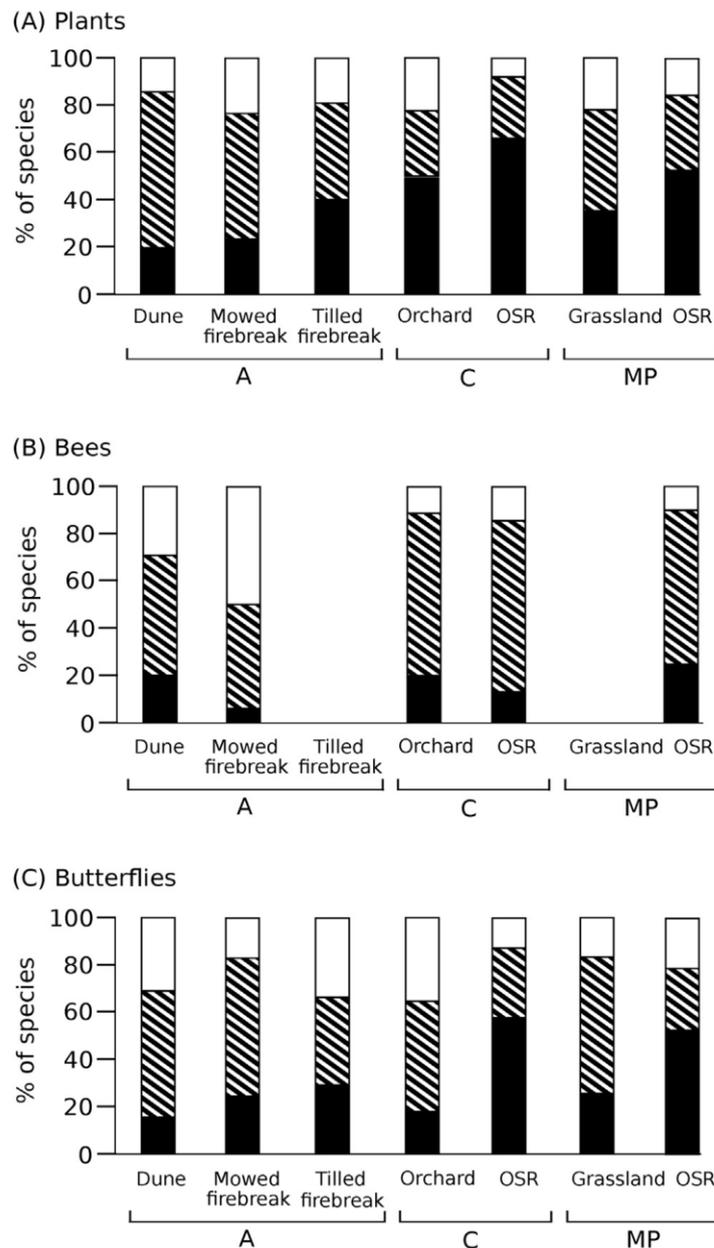


Figure 48. Proportion d'espèces trouvées uniquement le long de la lisière (en noir), dans l'habitat ouvert adjacent (blanc) ou dans les deux (hachures) pour les plantes (A), les abeilles (B) et les papillons (C) dans chaque région (A : Aquitaine, C : Centre, MP : Midi-Pyrénées) et en fonction du type de milieu ouvert (dune : dune grise ; tilled/mowed firebreak : pare-feu labouré ou fauché ; orchard : verger ; OSR oil seed rape : colza ; grassland : prairie). Figure 5 dans Andrieu et al. (2018).

Une hétérogénéité de détectabilité entre les groupes et entre lisière et milieu ouvert pourrait fausser les conclusions mais cette explication (non vérifiable avec le jeu de données) semble peu probable. Les résultats suggèrent plutôt que les lisières pourraient représenter des habitats en soi pour une plus grande fraction des espèces pour la flore et les rhopalocères que pour les abeilles sauvages. La dernière étape de l'analyse a consisté à calculer un indice de similarité des communautés (indice de Bray-Curtis) entre lisière et milieu ouvert apparié puis de corrélérer cette métrique à des variables décrivant la qualité locale et paysagère.

Il ressort ainsi que les communautés d'abeilles diffèrent d'autant plus entre lisière et milieu ouvert que l'abondance de fleurs est nettement supérieure dans le milieu ouvert (Figure 49). La similarité des communautés des papillons entre lisière et milieu ouvert augmente avec la quantité de prairies dans le paysage.

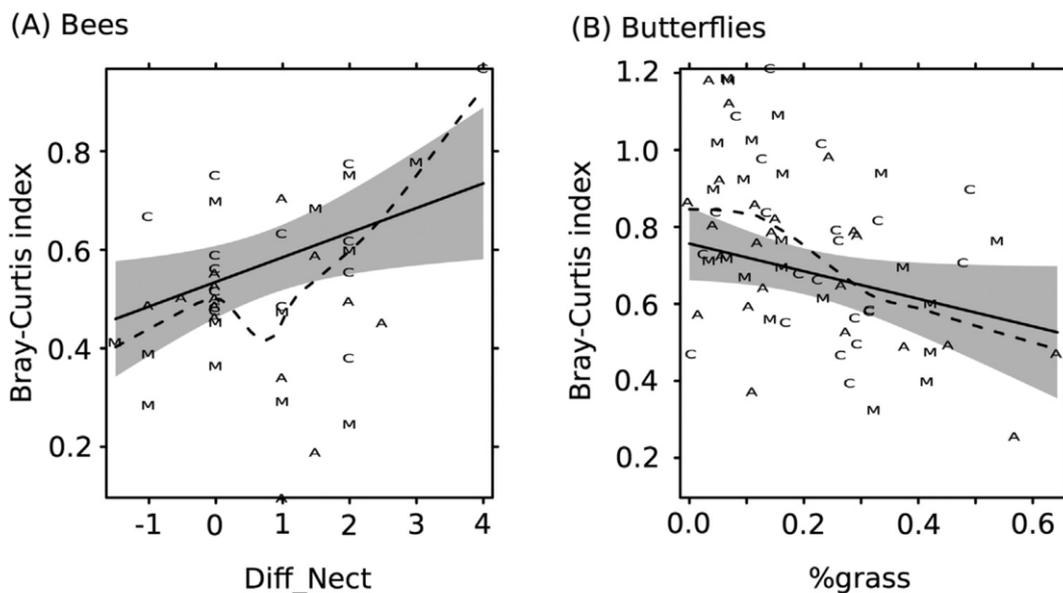


Figure 49. Relations significatives entre la dissimilarité de composition des communautés des abeilles et la différence d'abondance de fleurs et de composition des communautés de papillons et la proportion de prairies (A: Aquitaine, C: Centre, MP: Midi-Pyrénées). Ligne continue régression linéaire et intervalle de confiance associé. Ligne hachurée régression modèle généralisé additif (gam). Les fortes valeurs de l'index de Bray-Curtis indiquent une forte dissimilarité entre la lisière et le milieu ouvert adjacent. Figure 6 dans Andrieu et al. (2018).

Ces résultats démontrent que l'hétérogénéité entre lisières est susceptible d'influencer notablement la composition des communautés animales et végétales. Les investigations se sont poursuivies sous la conduite de Richard Chevalier et des partenaires botanistes du projet Bilisse sur l'effet de l'exposition de la lisière (Chevalier et al., 2015). L'échantillonnage original du projet Bilisse a été complété pour constituer une taille d'échantillon suffisante de lisières « froides » et de lisières « chaudes ». Pour limiter les effets indésirables d'autres facteurs de variation, n'ont été sélectionnées que des lisières abruptes séparant des bois feuillus et des champs de colza.

La flore vasculaire a été relevée dans des quadrats de 400 m² le long des lisières (Figure 50).



Figure 50. Lisière abrupte séparant une forêt ancienne et une culture de colza du Gâtinais. Photo 1 (R. Chevalier©) dans Chevalier et al. (2015).

Il était attendu que la flore sur les expositions froides contienne un plus grand nombre d'espèces sciaphiles et hygrophiles et forestières (la sciaphilie et l'hygrophilie étant deux traits communément rencontrés chez la flore forestière). Les analyses statistiques ont confirmé ces hypothèses. Cependant, ni la richesse totale, ni la richesse des espèces héliophiles n'étaient statistiquement différentes entre les deux types de lisières (Tableau 3).

Tableau 3. Comparaison des lisières ex position chaude (15 relevés) et en exposition fraîche (15 relevés) suivant 12 indices de richesse spécifique moyenne (RS \pm écart-type). Test de Kruskal-Wallis : * $p < 0,05$, *** $p < 0,001$. Adapté du Tableau 2 dans Chevalier et al. (2015).

Variable	Lisière chaude	Lisière fraîche
RS totale	63,7 \pm 9,5	65,3 \pm 7,5
RS héliophiles	7,1 \pm 2,5	6,9 \pm 2,3
RS sciaphiles	7,0 \pm 2,2	9,6 \pm 3,1*
RS thermophiles	5,0 \pm 1,6	2,5 \pm 0,8***
RS psychrophiles	17,1 \pm 3,9	18,7 \pm 3,8
RS xérophiles	16,9 \pm 3,0	11,8 \pm 3,7***
RS hygrophiles	8,8 \pm 3,3	14,0 \pm 2,5***
RS culture	22,7 \pm 6,0	20,7 \pm 5,2
RS prairie	5,0 \pm 3,2	4,5 \pm 2,5
RS ourlet	7,6 \pm 1,4	6,6 \pm 2,4
RS forêt	11,7 \pm 2,7	14,4 \pm 3,6*
RS forêt ancienne	4,8 \pm 2,4	6,1 \pm 3,3

Sachant que les lisières abritent une diversité floristique plus importante que l'intérieur des parcelles et une flore malgré tout forestière, elles peuvent jouer un rôle non négligeable dans la persistance des plantes forestières dans les paysages agricoles. Cependant, il conviendrait de vérifier, d'une part, la généralité de ces résultats dans d'autres contextes agricoles (autres grandes cultures, prairies, zones urbaines) et, d'autre part, d'étudier la dynamique de la flore sur ces étroits linéaires. D'un côté, il est possible que la flore sur ces fins cordons soit affectée par un fort turnover de composition. De l'autre, bénéficiant de conditions malgré tout plus héliophiles qu'à l'intérieur des peuplements forestiers, la flore des lisières pourrait avoir plus fréquemment recours à la reproduction sexuée, gage d'adaptation à des conditions environnementales changeantes.

L'étude Bilisse s'est également intéressée à la distribution fine de l'avifaune le long des lisières, toujours dans les trois territoires sélectionnés. Les peuplements forestiers hébergent de nombreux passereaux insectivores, plus que les cultures. Dans le cadre du post-doctorat de Julien Terraube, nous avons cherché à quantifier la densité des passereaux dans 6 bandes de 25 m de part et d'autre des lisières (trois dans le peuplement, trois dans le milieu ouvert adjacent) (Terraube *et al.*, 2016). Nous nous attendions à ce que les densités soient plus fortes dans le peuplement que dans le milieu ouvert et que dans les deux milieux, les densités diminuent au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la lisière (par effet de concentration des invertébrés le long de la lisière). Les oiseaux nichant dans les bois pourraient ainsi jouer un rôle dans la régulation de certains ravageurs des cultures.

L'analyse a porté sur la richesse et l'abondance de différents groupes écologiques (régime alimentaire, strate d'alimentation et de nidification, stratégie migratoire). La richesse spécifique et l'abondance de tous les groupes écologiques étaient plus fortes dans les bandes forestières (hormis les migrateurs transsahariens aussi abondants dans le milieu ouvert) avec un pic au niveau de la partie forestière de la lisière (sans exception) (Figure 51).

Côté milieu ouvert, les analyses n'ont pas révélé de pic analogue à proximité immédiate de la lisière (voire même une densité légèrement moindre que plus loin dans le milieu ouvert). En outre, la densité de plusieurs espèces forestières spécialistes était supérieure à l'intérieur des peuplements qu'à leur périphérie, un comportement d'évitement des lisières également retrouvé chez la majorité des espèces spécialistes des milieux ouverts.

Les lisières forestières participent ainsi à la structuration des communautés d'oiseaux. Si, en général, l'effet est positif, une fragmentation excessive peut conduire à extirper des espèces typiques des intérieurs forestiers. Si des observations ponctuelles suggèrent que cette avifaune des boisements s'aventure dans le milieu ouvert, il reste à démontrer dans quelle mesure elle exerce un niveau de prédation suffisant pour interférer avec la dynamique des ravageurs des cultures.

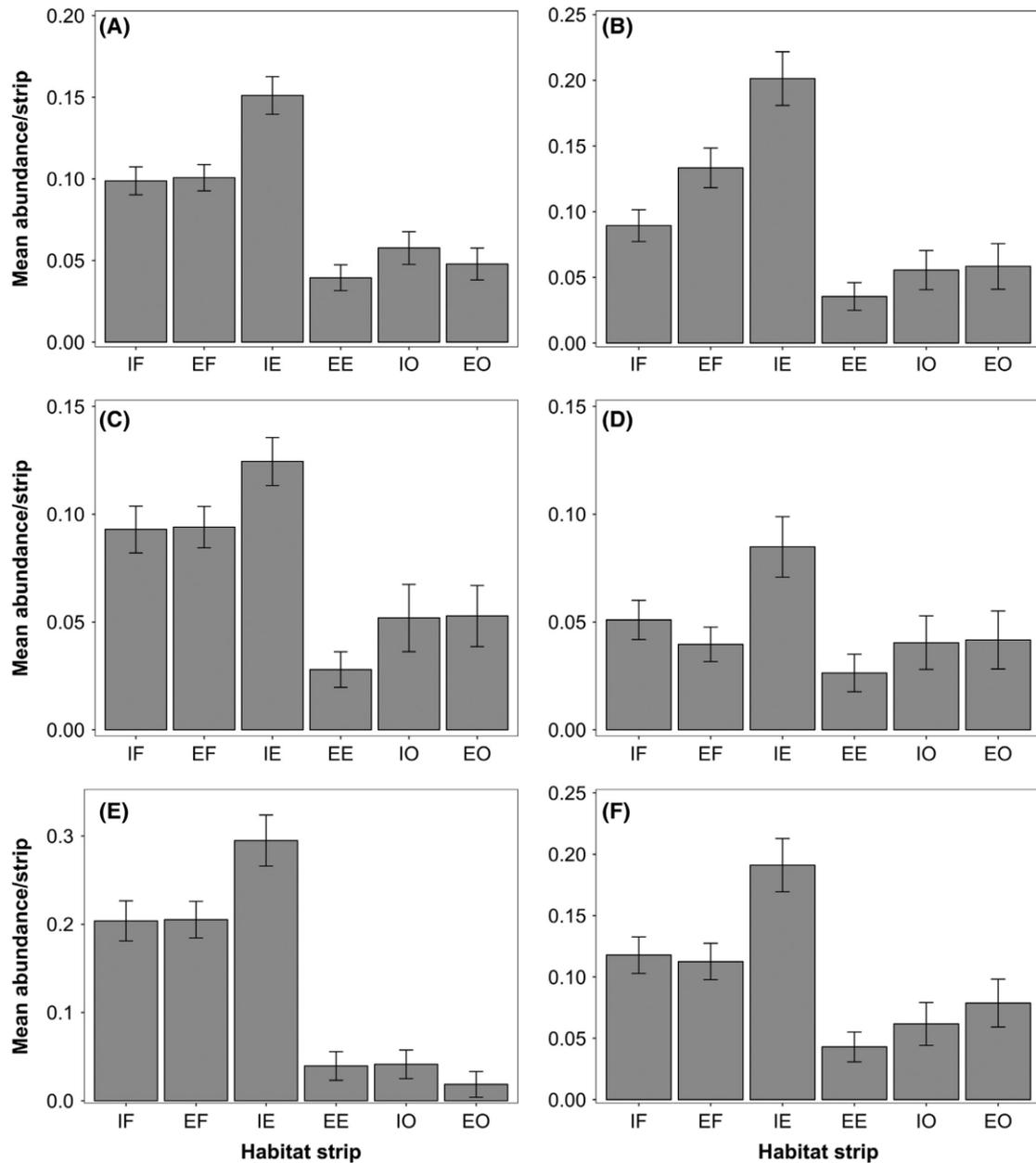


Figure 51. Abondance moyenne par bande de 25 m (la lisière se situe entre les catégories IE lisière interne forestière et EE lisière externe ouverte ; les catégories IE, EF et IF se situent dans le peuplement en partant de la lisière vers l'intérieur ; les catégories EE, IO et EO se situent dans le milieu ouvert de la lisière vers le centre du milieu ouvert). A : oiseaux insectivores, B : oiseaux se nourrissant dans la strate arbustive, C : oiseaux sédentaires, D : oiseaux migrants transsahariens, E : oiseaux cavicoles, F : oiseaux nichant dans la strate arbustive. Figure 4 dans Terraube et al. (2016).

h. Faut-il sanctuariser la forêt ancienne ?

La question de l'importance de l'ancienneté de l'usage forestier pour la flore a été abordée dans l'unité à partir de 2003 par Laurent Bergès en collaboration avec Jean-Luc Dupouey (UMR Silva Nancy) notamment (projet Corylus). Faute de disposer de cartographies anciennes des forêts à cette période, ces premiers travaux se sont intéressés à la variation spatiale des communautés végétales depuis les lisières externes (avec le milieu agricole, plus rarement urbain ou aquatique) vers l'intérieur des forêts à partir des données floristiques de l'inventaire forestier national (ancienne méthode, IGN) (Berges *et al.*, 2013; Pellissier *et al.*, 2013). Les analyses ont mis en évidence plusieurs patrons de réponse, avec un lot d'espèces indifférentes à l'éloignement à la lisière, un autre plus fréquent en lisière et enfin un troisième d'espèces plus fréquentes à l'intérieur des forêts.

Ces études ont suggéré que le gradient de composition ainsi révélé reflétait moins un gradient environnemental (par exemple, plus de lumière ou de pollution atmosphérique d'origine agricole ou urbaine en lisière) qu'un gradient d'ancienneté : l'évolution des surfaces forestières se ferait préférentiellement aux marges des forêts existantes et le gradient de fréquence des espèces depuis la lisière actuelle des forêts traduirait en réalité leur plus ou moins grande facilité à recoloniser les forêts nouvellement créées (et à persister sur le long terme). Cette hypothèse a été testée dans le cadre du projet Distrator que j'ai coordonné, en tirant profit de cartographies des forêts « anciennes », définies comme celles déjà présentes vers 1850 sur les cartes d'État-major (l'armée s'intéressait particulièrement aux forêts car elles permettaient notamment d'y cacher du matériel et des hommes, à une époque où l'ennemi commence à pouvoir repérer les troupes depuis le ciel).

A partir de ces cartographies réalisées sur une partie du Bassin parisien et de la Lorraine, il a été possible toujours à partir des données floristiques de l'inventaire forestier national réalisées sur la même emprise, de déterminer pour les plantes suffisamment fréquentes si elles étaient plus communes (ou moins ou indifférentes) en lisière forestière d'une part et surtout si elles étaient plus fréquentes (ou moins ou indifférentes) en forêt récente qu'en forêt ancienne (Berges *et al.*, 2016). L'hypothèse était bien sûr que les espèces plus communes dans les parties anciennes des forêts (la littérature parle d'espèces de forêt ancienne de manière un peu abusive, elles n'y sont pas inféodées, elles y sont simplement statistiquement plus fréquentes) sont également plus fréquente au cœur des forêts qu'à leur périphérie (et inversement pour les espèces plus fréquentes dans les parties récentes des forêts).

L'analyse intégrant des variables contrôles climatiques, édaphiques et de peuplements a porté sur 181 espèces de plantes, parmi lesquelles 93 présentaient une réponse statistique à la lisière et autant à l'ancienneté de l'usage forestier (Tableau 4). Parmi les 62 espèces présentant à la fois une réponse à la lisière et à l'usage forestier, les résultats ont très clairement confirmé l'hypothèse puisque seule quatre espèces relèvent de patrons contraires à ceux attendus (une espèce de forêt récente plus fréquente en cœur de forêt ; trois espèces de forêt ancienne plus fréquentes en périphérie des forêts). Cinquante-sept espèces se montrent indifférentes aux deux gradients et les 88 dernières indifférentes à l'un mais pas l'autre des gradients.

L'analyse a été approfondie en étudiant les traits des espèces manifestant une réponse à l'ancienneté de l'usage forestier, en particulier un indice de capacité de colonisation, des indices de préférences écologiques.

Tableau 4. Distribution des 181 espèces du sous-bois selon leur réponse à la lisière forestière actuelle (de cœur ou de périphérie ou indifférente NS) et à l'usage passé des sols (associées préférentiellement à la forêt ancienne AF ou récente RF ou indifférente NS). Tableau 3 dans Bergès et al. (2016).

Réponse à la lisière :		Cœur	Périphérie	NS	Total	93
Réponse à l'ancienneté	AF	37	3	19	59	
	RF	1	21	12	34	
	NS	20	11	57	88	
	Total	58	35	88	181	

93

Lorsque l'on étudie les traits des espèces selon leur réponse à l'ancienneté, la flore des forêts anciennes s'avère avoir une faible capacité de colonisation, des graines moins longues, un caractère moins héliophile, plus acidiphile mais moins nitrophile que les espèces de forêts récentes (Figure 52).

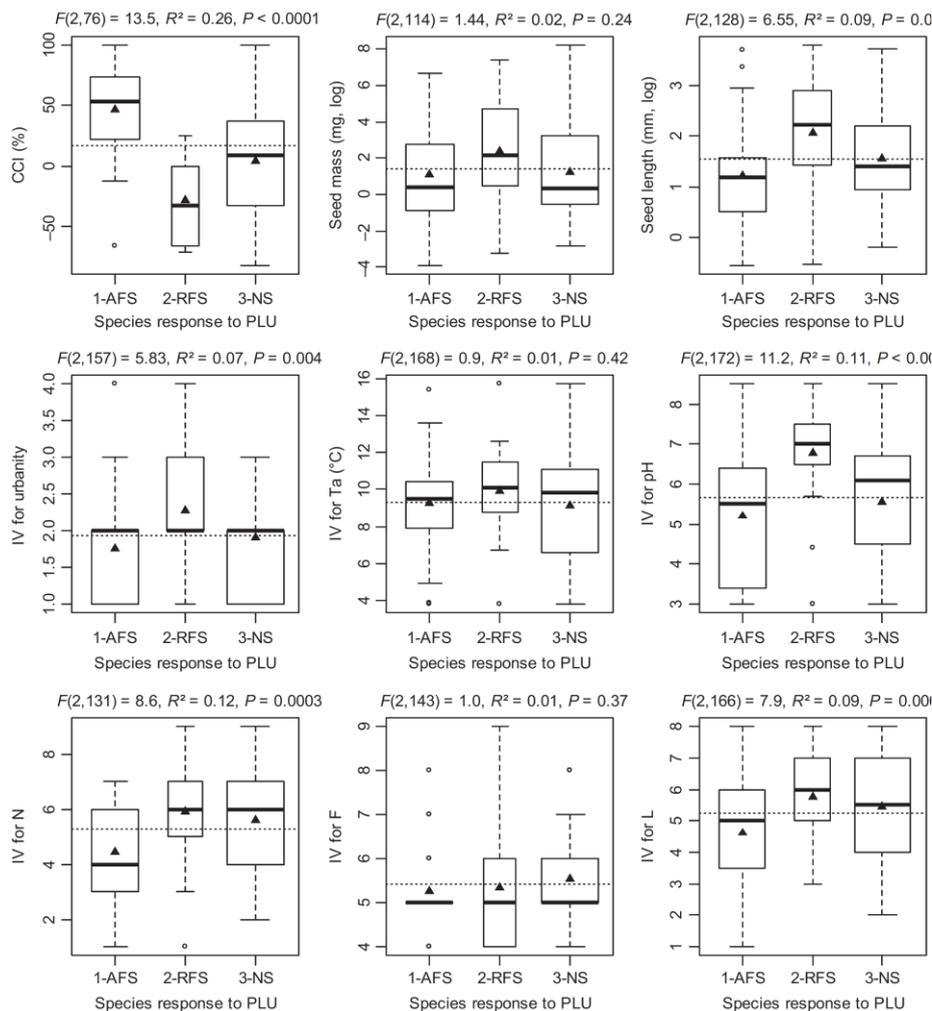


Figure 52. Comparaison de la distribution des traits continus entre espèces des forêts anciennes (AFS), des forêts récentes (RFS) et sans préférence statistique (NS) en fonction de la capacité de colonisation (CCI), les valeurs Ecoplant (urbanity, Ta température annuelle, pH) et d'Ellenberg (N nitrophilie, F hygrophilie, L héliophilie). Figure 4 dans Bergès et al. (2016).

Les espèces indifférentes à l'ancienneté se positionnent généralement entre les deux catégories sur ses critères, suggérant qu'il existe en réalité un continuum des espèces « les plus » des forêts anciennes aux espèces « les plus » des forêts récentes.

La répartition spatiale était mieux expliquée par la distance à la lisière forestière au 19^e siècle pour 42 espèces, à la lisière actuelle pour 37 espèces et enfin pour 24 espèces à la fois par la distance à la lisière actuelle et l'usage passé.

Ces résultats nous ont amenés à considérer que la répartition actuelle de la flore forestière depuis la lisière vers l'intérieur des forêts était plutôt le reflet de l'histoire des forêts que de gradients écologiques et environnementaux.

La problématique de l'importance de l'ancienneté de l'usage forestier pour la flore a été largement traitée dans les forêts décidues à bois dur d'Europe tempérée, tel n'était pas le cas dans le cas de la peupleraie et, dans une moindre mesure, en forêt alluviale. Dans le cadre du projet Vallées déjà présenté auparavant, nous avons échantillonné la flore dans des peupleraies et des boisements alluviaux dont l'usage passé était soit forestier, soit non forestier (culture ou prairie) (Figure 53). La question était de savoir si la flore dans les peupleraies et les forêts alluviales portait encore des traces de l'usage passé (Chevalier *et al.*, 2013).



Photo 1 Peupleraie jeune classique

Photo Richard Chevalier



Photo 2 Peupleraie âgée classique

Photo Sylvain Gaudin



Photo 3 Forêt subnaturelle

Photo Sylvain Gaudin

Figure 53. Illustration des peupleraies et des forêts alluviales étudiées dans la vallée de la Seine. Photos 1 à 3 (©R. Chevalier, S. Gaudin) dans Chevalier *et al.* (2013).

Pour la richesse spécifique totale, les peupleraies s'avèrent plus riches que les forêts et l'antécédent ne joue pas (Tableau 5). A l'inverse, l'usage passé influence la diversité des plantes forestières (plus nombreuses quand l'usage passé est forestier) mais, étonnamment,

ce n'est pas le cas de l'usage actuel (pas de différence de richesse moyenne entre peupleraies et forêts à usage passé contrôlé).

Tableau 5. Diversité floristique des peupleraies et des forêts alluviales en fonction de l'usage passé (forestier/non forestier). VI F : valeur d'Ellenberg d'humidité du sol (utilisée pour constituer deux lots de placettes). RS : richesse spécifique (moyenne \pm écart-type) ; a-c : test de comparaison multiple (Tukey). La liste des plantes des forêts anciennes est tirée des travaux de Hermy et al. (1999) (espèces avec au moins trois citations parmi les 22 compilées). Tableau 2 dans Chevalier et al. (2013).

Usage actuel	Peupleraie		Forêt		Anova
	Non forestier	Forestier	Non forestier	Forestier	
Usage passé					
Nombre de relevés	34	17	39	17	-
VI F (humidité du sol)	6.5 \pm 0.5	6.4 \pm 0.6	6.3 \pm 0.6	6.1 \pm 0.5	ns
RS totale	31.6 \pm 13.6 ^b	30.3 \pm 11.0 ^b	21.7 \pm 5.6 ^a	24.8 \pm 4.5 ^a	***
RS forestières	5.7 \pm 2.9 ^a	6.1 \pm 2.9 ^{ab}	5.9 \pm 3.2 ^a	8.1 \pm 4.4 ^b	*
RS forêts anciennes	1.9 \pm 1.5 ^a	1.9 \pm 1.7 ^a	3.5 \pm 1.6 ^b	6.3 \pm 2.3 ^c	***

Contrairement à nos attentes, la richesse des plantes typiques des forêts anciennes n'est pas plus forte dans les peupleraies plantées sur d'anciennes forêts, par comparaison à des peupleraies dont l'usage précédent était non forestier. A contrario, les forêts récentes hébergent effectivement une moindre diversité de plantes des forêts anciennes que les forêts sans interruption récente de leur état boisé. Ces résultats montrent que les travaux de plantation lors de l'installation des peupleraies altèrent profondément la composition floristique en place, au point de faire disparaître un cortège généralement résistant/résilient aux coupes forestières. Même si la richesse moyenne en plantes forestières n'est pas différente entre peupleraies et forêts, les peupleraies ne peuvent pas être considérées comme des substituts aux forêts alluviales pour ce qui concerne les plantes des forêts anciennes.

Deux mécanismes peuvent contribuer à expliquer une répartition différentielle d'une plante entre les boisements anciens et les boisements récents qui tiennent à la capacité de colonisation des espèces d'une part et des exigences écologiques d'autres part. En effet, une espèce à faible capacité de colonisation apparaîtra comme associée préférentiellement aux boisements récents. Une espèce à forte capacité de colonisation apparaîtra comme indifférente à l'ancienneté forestière. D'autre part, certaines espèces peuvent être favorisée par les conditions environnementales des forêts récentes, comme une moindre compétition avec les arbres (le temps qu'un peuplement dense se constitue et progressivement préempte une partie importante des ressources) ou bien des sols souvent plus riches que les forêts récentes (soit que les sols ont toujours été plus riches, soit que l'agriculture ou l'élevage y ont contribué). Différentes études se sont penchées sur la part relative des deux mécanismes (avec comme hypothèses alternatives, la limitation par la dispersion versus par la niche).

L'une des difficultés propres aux plantes est la difficulté de quantifier la capacité de colonisation des espèces, car la dispersion peut prendre de multiples formes (souvent plusieurs vecteurs peuvent contribuer à disperser les graines ou des parties végétatives) et

l'intensité dépend localement des caractéristiques des vecteurs (par exemple, intensité et direction des vents ; densité des animaux disperseurs par endo- ou exozoochorie). Dans les forêts tempérées, il a été suggéré que la colonisation des boisements récents pouvait n'atteindre que quelques dizaines à quelques centaines de mètres par siècle pour de nombreuses espèces. Il semble que ce soit plus la limitation par la dispersion que la limitation par la niche qui explique l'association préférentielle aux forêts récentes/anciennes (Hermy and Verheyen, 2007). Ces études montrent aussi qu'une espèce peut être indicatrice de forêt récente dans une étude et non indicatrice dans une autre ; il est parfois même possible qu'une espèce soit dite de forêt récente dans une étude et de forêt ancienne dans une autre. L'hypothèse serait que les conditions locales joueraient un rôle important dans la dynamique spatiale des espèces.

Dans le cadre du Master 2 d'Adrien Lenfant (projet Distrator que j'ai coordonné) et de la thèse d'Etienne Lalechère, j'ai contribué aux côtés de Franck Jabot (Irstea LISC Clermont-Ferrand) à développer un modèle de métapopulation hors équilibre permettant de quantifier la capacité de colonisation (et le risque d'extinction) à partir de relevés floristiques contemporains associés à deux cartographies forestières, l'une actuelle et l'autre ancienne. Le modèle a permis en particulier d'estimer dans quelle mesure la colonisation des boisements récents dépendait de leur proximité à des boisements anciens.

Dans un premier temps, nous avons cherché à caractériser la capacité du modèle à estimer correctement des paramètres d'espèces virtuelles (pour lesquelles les paramètres sont parfaitement connus puisque fixés par le modélisateur) dans des paysages virtuels dont nous maîtrisons les caractéristiques comme la proportion de forêt, son niveau de fragmentation et le turnover des fragments par exemple. Cette étape d'écologie virtuelle a montré que la méthode d'inférence permettait d'estimer, avec une précision raisonnable, trois paramètres du modèle métapopulationnel : le taux de colonisation (paramètre alpha), celui d'extinction (gamma) et la décroissance du taux de colonisation avec la distance (beta).

Le modèle a ensuite été appliqué sur les données floristiques de l'inventaire forestier national (placettes de 700 m² relevées entre 2000 et 2010) et mises en relation avec la cartographie actuelle de la forêt et celle extraite de la carte d'Etat-major établie vers 1840 dans deux départements du sud du Bassin parisien, l'Eure-et-Loir (121 espèces) et la Seine-et-Marne (174 espèces). Les fragments forestiers de moins de 10 ha ont été supprimés pour faire tourner les modèles : ce choix peut paraître critiquable mais les analyses ont pu être réalisées sur un réseau d'environ 9200 fragments forestiers pour chaque département, c'est-à-dire 10 à 100 fois plus que les modèles métapopulationnels déjà développés (Verheyen *et al.*, 2004; Ruete *et al.*, 2014). Nous nous attendions notamment à trouver, pour une même espèce présente dans les deux zones, les mêmes valeurs des paramètres du modèle de métapopulations (Lalechère *et al.*, 2017).

Les analyses ont révélé (Figure 54) :

- une bonne capacité du modèle métapopulationnel à trois paramètres à reproduire globalement la structure spatiale observée de 61 et 72% des espèces étudiées sur chaque département,
- un compromis entre capacité de colonisation et risque d'extinction (les espèces à fortes capacités de colonisation ont un risque accru d'extinction et réciproquement),

- un continuum entre ces deux extrêmes (il n'y a pas d'un côté les espèces peu dispersives et de l'autre les espèces très dispersives),
- pas de relation (ou peu marquée selon le département) entre la capacité de dispersion (mesurée par le paramètre alpha) et la limitation de cette capacité de dispersion par la distance (paramètre beta),
- pas de corrélation entre les paramètres estimés par le modèle pour les mêmes espèces dans chacun des deux départements.

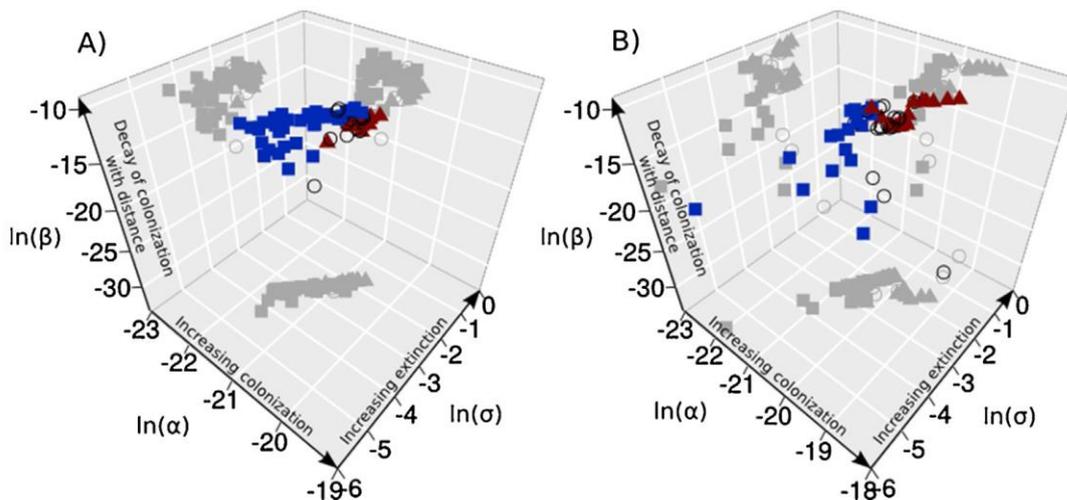


Figure 54. Paramètres inférés pour les espèces en Seine-et-Marne (A) et l'Eure-et-Loir (B). Les carrés bleus représentent les espèces de forêt anciennes, en rouge de forêts récentes et les cercles vides les espèces sans association significative pour l'un ou l'autre des types de forêt (préférences estimées par test de Fisher de comparaison de fréquence sur notre jeu de données floristiques). Les symboles sont projetés (en gris) dans les espaces en deux dimensions pour faciliter la lecture en 3D. Figure 5 dans *Lalechère et al. (2017)*.

S'il nous semble que les deux premiers résultats sont relativement robustes, nous sommes plus prudents sur les deux derniers. D'une part, notre échantillonnage floristique donne une vue seulement très partielle de la communauté végétale dans les patches (liste obtenus par la compilation des relevés de 700 m² réalisés dans chaque patch) et cette sous-estimation varie certainement fortement d'un patch à l'autre. D'autre part, il comprend assez peu de relevés dans des forêts récentes, qui ont un rôle central pour estimer le niveau de colonisation et l'effet de la distance aux sources de forêts anciennes. Enfin, nous espérons que l'approche métapopulationnelle s'affranchirait du contexte régional pour caractériser la dynamique des espèces. Or le quatrième résultat indique que cela n'a pas été le cas, comme du reste les études phénoménologiques antérieures en Europe qui ont conclu pour certaines espèces que la préférence apparente pour la forêt ancienne n'était pas nécessairement un trait fixe des espèces (*De Frenne et al., 2011*).

Notre hypothèse pour expliquer l'absence de corrélation des valeurs estimées des paramètres entre les deux départements tient à ce que nous n'avons pas intégré de variable édaphique parmi les variables spatiales. Or plusieurs caractéristiques des sols, en particulier le pH mais aussi le niveau d'hygrométrie, la teneur en éléments minéraux, déterminent en grande partie les cortèges floristiques et semblent jouer un rôle dans la recolonisation des forêts récentes (*Baeten et al., 2009*). Nous n'avons pas cherché à intégrer de telles variables dans le modèle

car cela aurait impliqué d'estimer de nouveaux paramètres alors même que nos résultats sur les espèces virtuelles montrent que le modèle hors équilibre peine déjà à estimer trois paramètres de manière robuste. Plutôt, nous avons étudié la corrélation entre les paramètres inférés et certains traits biologiques (comme l'index de surface foliaire ou la vitesse terminale des graines – un proxy pour la capacité des graines à être dispersées par le vent) ou écologiques des espèces (comme la préférence pour des sols riches ou humides).

Ces analyses ont mis en évidence certaines relations entre les paramètres du modèle et ces traits mais aucune relation n'a été trouvée à la fois dans les deux départements (Figure 55), ce qui nous fait conclure que la distribution des plantes dans un paysage tient autant à la dynamique intrinsèque des espèces qu'à la distribution spatiale des conditions environnementales (usage et nature des sols).

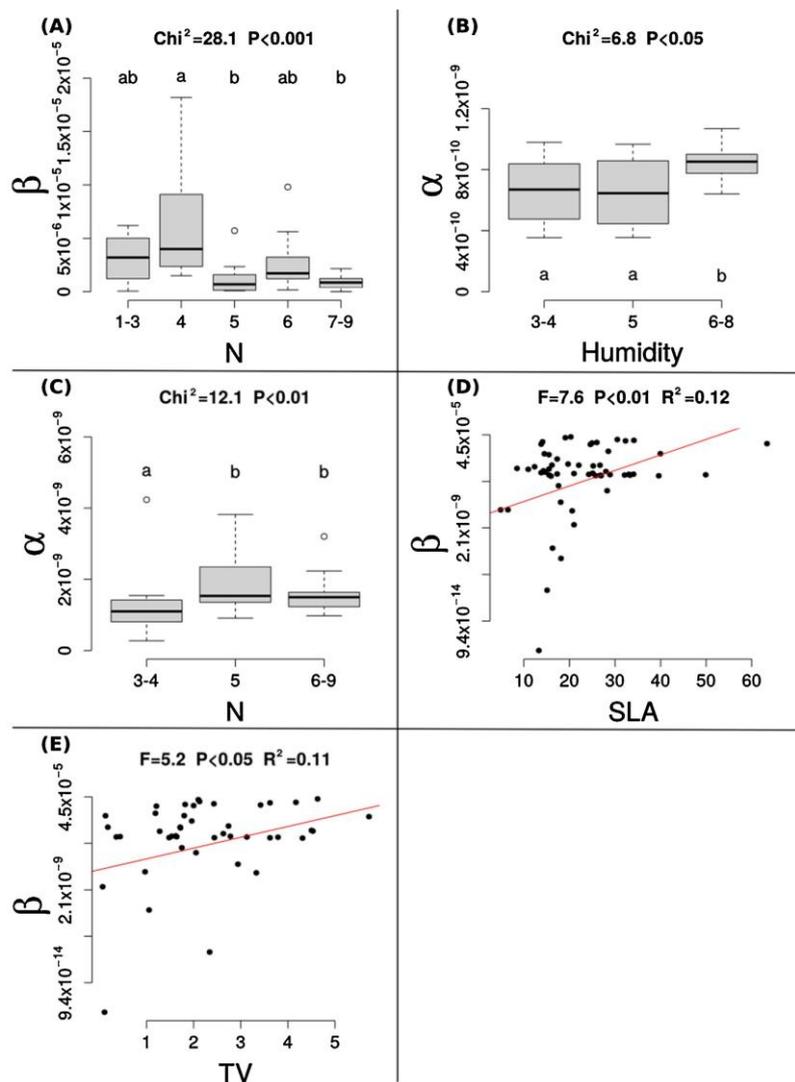


Figure 55. Corrélations significatives entre les paramètres estimés par le modèle métapopulationnel hors équilibre et certains traits "fonctionnels" en Seine-et-Marne (A : préférence pour la richesse édaphique ; B : affinité pour les sols humides) et Eure-et-Loir (C : préférence pour la richesse édaphique, D : surface foliaire spécifique, E : vitesse terminale). Pour l'optimum écologique, l'abscisse représente la valeur d'Ellenberg des espèces (ou un ensemble de valeurs d'Ellenberg si chaque valeur d'Ellenberg était représentée par moins de 10 espèces). Chaque point représente une espèce, le poids de chaque espèce dans les régressions linéaires a été inversement proportionnel à l'incertitude sur le paramètre estimé analysé. Fig. 6 dans Lalechère et al. (2017).

Nous avons alors cherché à projeter dans le futur l'incidence des espèces étudiées en Seine-et-Marne à partir de l'incidence actuelle des espèces, des estimations des paramètres du modèle métapopulationnel hors équilibre, et de l'hypothèse d'invariance environnementale dans le futur considéré (pas d'évolution ni la surface, ni de la configuration spatiale des forêts)(Lalechère *et al.*, 2018).

Faute d'intégrer les variations spatiales des conditions édaphiques dans la modélisation (ce qui aurait nécessité à la fois de cartographier ces variables édaphiques et de modéliser la réaction des espèces à ces conditions), nous avons préféré restreindre la liste des espèces étudiées dans la précédente étude à 33 espèces jugées comme globalement peu sensibles aux conditions stationnelles, à titre d'expert et sur la base des indices d'Ellenberg.

La projection de l'incidence de ces 33 espèces en séparant ce qui se passe dans les fragments anciens et récents montre que (Figure 56) :

- la colonisation des forêts récentes pourrait se poursuivre durant encore 250 à 990 années selon les espèces,
- ce processus est ralenti par le processus de dette d'extinction (la disparition dans les fragments anciens),
- l'incidence dans les forêts récentes converge vers celle dans les forêts anciennes bien avant que l'espèce voit son incidence se stabiliser à l'échelle du paysage (qui correspond au temps de relaxation ; comparer points bleus et verts dans la Figure 56),
- la durée avant équilibre dépend à la fois de la dynamique métapopulationnelle des espèces et de la connectivité fonctionnelle des fragments forestiers,
- la colonisation est plus lente pour les espèces de forêts anciennes mais celles-ci ont une plus forte incidence que les autres espèces une fois l'équilibre dynamique atteint en raison d'une très faible taux d'extinction dans les fragments occupés.

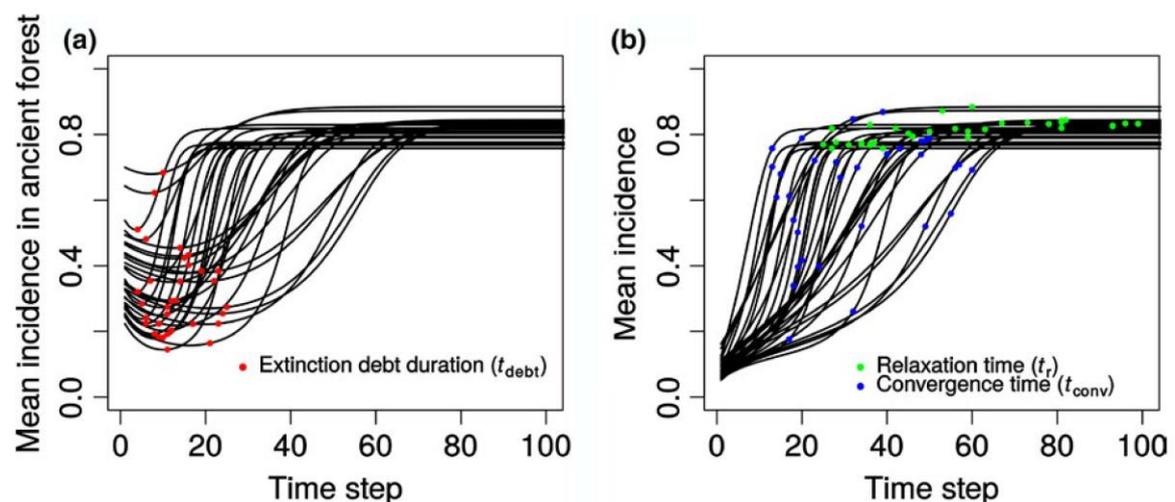


Figure 56. Projection de l'incidence moyenne dans les fragments forestiers anciens (a) et sur l'ensemble des fragments anciens et récents (b) pour 33 espèces. Chaque pas de temps (time step) vaut 10 ans dans la simulation. Figure 2 dans Lalechère *et al.* (2018).

Cette étude a permis également d'étudier les déterminants du temps de relaxation (quand l'espèce est à l'équilibre métapopulationnel dans un espace invariant après perturbation) (Figure 57). Cette durée est d'autant plus longue que le crédit de colonisation est important ou que la connectivité des patchs dans le paysage est faible. De manière plus surprenante, cette durée augmente avec la capacité de colonisation des espèces. Ce dernier résultat

s'explique par le fait que ces espèces peuvent coloniser un grand nombre de patches mais mettent beaucoup de temps à recoloniser les patches les plus isolés.

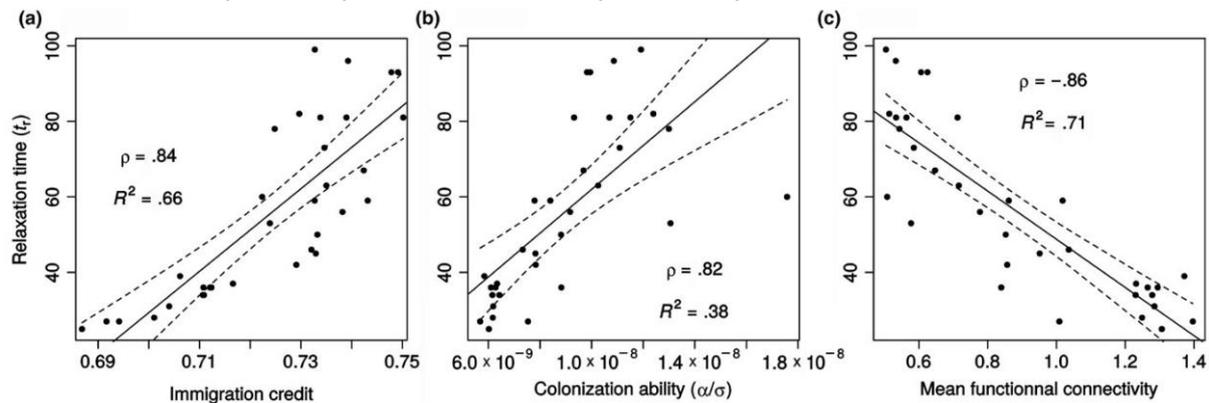


Figure 57. Relation entre le temps de relaxation (équilibre dynamique) et la magnitude du crédit d'immigration (comme différence de l'incidence à l'équilibre et l'incidence initiale), la capacité de colonisation et la connectivité fonctionnelle moyenne. Les lignes hachées représentent l'intervalle de crédibilité à 95%. Fig. 3 dans Lalechère et al. (2018).

Cet exercice d'écologie prédictive suggère que dans le contexte ouest-européen où la surface forestière tend à croître depuis le milieu du 19^e siècle, la majorité des espèces de forêts anciennes peuvent bénéficier d'un substantiel crédit d'immigration, c'est-à-dire qu'elles devraient devenir plus fréquentes dans nos paysages. Il semble en revanche que ce soient les espèces associées aux stades forestiers pionniers qui aient le plus à craindre d'une diminution progressive de leur incidence après une période relativement brève de forte augmentation de leur incidence dans un contexte où la surface forestière évolue peu (Figure 58).

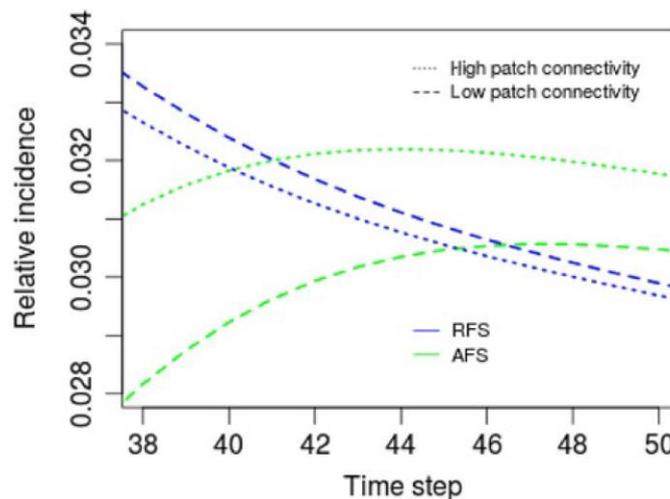


Figure 58. Incidence relative de *Narcissus pseudonarcissus* (espèce de forêt ancienne AFS, en vert) et *Ilex aquifolium* (espèce de forêt récente, en bleu) dans les fragments les plus et moins connectés. L'incidence relative est définie comme l'incidence dans le fragment de l'espèce divisée par la somme des incidences de toutes les espèces pour ce même fragment. Figure 8 dans Lalechère et al. (2018).

Pour toutes les espèces, le crédit d'immigration semble particulièrement long à être pleinement utilisé – ce qui est cohérent avec différentes études européennes sur la lenteur de la colonisation des forêts installées sur d'anciennes terres agricoles. Au point qu'il est déraisonnable de penser que l'équilibre métapopulationnel soit jamais atteint pour la flore forestière (puisque les paysages continueront également d'évoluer sur ces pas de temps).

i. Faut-il privilégier la qualité des habitats, leur quantité ou leur connectivité ?

L'approche métapopulationnelle développée ci-dessus pour la flore est séduisante car elle propose un cadre conceptuel d'étude et de simulation de la dynamique de la biodiversité. Cependant, elle repose sur un ensemble d'hypothèses qui limitent son usage, comme le fait que les espèces évoluent indépendamment les unes des autres (approche espèce centrée) et que la distribution des espèces peut être représentée en populations disjointes. Pour de nombreux groupes taxonomiques, il est difficile sinon impossible de délimiter de populations dans l'espace : nombre d'espèces se distribuent de manière globalement continue avec des variations spatiales d'abondance. C'est le cas par exemple des papillons de jour.

Les suivis nationaux de papillons de jour menés depuis plusieurs décennies en Europe ont révélé une baisse continue de l'abondance toute espèces confondues⁸. De très nombreux facteurs ont été mis en évidence, sans que l'on sache nécessairement lesquels sont les principaux responsables de ce déclin. En particulier, la littérature oppose qualité locale de l'habitat, perte et fragmentation des habitats (pelouses sèches converties en terres arables ou retournées à la forêt ; infrastructures linéaires).

Par ailleurs, l'offre de métriques paysagères a connu un essor important au cours de la dernière décennie et si les fondements théoriques de ces indices sont bien établis, leurs mérites respectifs à rendre compte de l'état et de la dynamique des populations et communautés restent confus. Un certain nombre de travaux suggèrent même que finalement ces nouvelles métriques s'avèreraient moins performantes à rendre compte de la variabilité de données empiriques que des métriques simples décrivant la qualité locale de l'habitat ou la quantité d'habitat (Fahrig, 2013).

De multiples études comportementales, souvent basées sur des captures-marquage-recaptures et du radiotracking, ont mesuré la capacité de dispersion des papillons. Celle-ci est estimée en moyenne à quelques centaines de mètres mais parfois bien supérieures, parfois plusieurs kilomètres (Stevens *et al.*, 2010). Il semble donc naturel de considérer que la distribution de ces invertébrés ne reflète pas seulement la qualité des habitats mais qu'elle est aussi contrainte par les capacités limitées des espèces à atteindre des milieux favorables mais isolés. Autrement dit, un attendu est que des métriques paysagères intégrant l'agencement spatial des habitats en plus de la surface cumulée devrait mieux rendre compte des variations locales d'abondance et de diversité des assemblages.

Les études empiriques qui ont cherché à comparer le potentiel respectif d'indices paysagers intégrant ou non l'agencement spatial des taches d'habitats donnent cependant des résultats hétérogènes et peu concluants finalement (Hanski, 1994; Tischendorf and Fahrig, 2000; Calabrese and Fagan, 2004). Ce point a fait couler beaucoup d'encre, en particulier autour du modèle métapopulationnel d'Hanski (Hanski, 1994; Baguette, 2004). Ce débat refait aujourd'hui surface à travers en particulier de l'hypothèse de quantité d'habitat (habitat amount hypothesis) (Fahrig, 2013). En effet s'est imposée au cours des deux dernières décennies la vision que la protection de la nature passait nécessairement par l'existence d'un maillage suffisant d'habitats. Dans cette optique et grâce au développement d'outils informatiques d'analyses cartographiques (avènement des systèmes d'information géographique), ont été proposées une grande variété de métriques paysagères. Fragstats a été un outil très novateur proposant dès 1995 des dizaines de métriques pour rendre compte

⁸ https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/daviz/european-grassland-butterfly-indicator-2#tab-chart_4

de la complexité des paysages (McGarigal and Marks, 1995) : métriques de surface/densité et lisière, métriques de forme, métriques de zone cœur, métriques d'isolation/proximité, métriques de contraste, métriques de contagion/interspersion, métriques de connectivité. Plus récemment, la théorie des graphes (Harary, 1972) a été popularisée en écologie par les travaux notamment de Santiago Saura (Pascual-Hortal and Saura, 2006; Saura and Pascual-Hortal, 2007; Saura and Torne, 2009; Baranyi *et al.*, 2011) et a encore enrichi le panel des métriques paysagères.

Face à cette inflation, un nombre croissant d'études se sont intéressées aux mérites relatifs de ces indices, incluant à la fois des approches par simulation et des études empiriques. Pour ces dernières, il s'agissait notamment de chercher si les indices prenant en compte l'agencement spatial des habitats s'avéraient plus performants à rendre compte des variations spatiales de la diversité spécifique locale que des indices ignorant la configuration spatiale des habitats comme la quantité d'habitat.

Cette question a été au cœur du projet Levana financé par le programme DIVA3 et que j'ai piloté avec Inge van Halder et Luc Barbaro (UMR Biogeco Bordeaux), Annie Ouin (UMR Dynafor Toulouse) et Virginie Stevens et Michel Baguette (UMR SETE Moulis).

Un premier volet du projet portait sur l'analyse de données d'atlas de répartition de papillons de jours (Bourgogne-Franche-Comté et Loiret) (Archaux *et al.*, 2018). Ces atlas reposent en effet sur de très nombreuses observations très largement réparties et dans des contextes paysagers très variés, même si la pression d'échantillonnage est presque toujours hétérogène dans l'espace (les secteurs les plus défavorables sont généralement moins bien échantillonnés). Durant leur stage de master 2, Simon Rolland puis Claire Lorel ont mis en forme et analysé ce jeu de données représentant 5669 relevés de papillons (4525 sites distincts) en extrayant un ensemble de variables paysagères à différentes échelles (250 m à 5 km). Dix-neuf groupes écologiques ont été distingués sur la base de la spécialisation d'habitat (prairies, pelouses et landes, forêts, semi-généralistes et généralistes), la mobilité, la spécialisation du régime alimentaire (allant d'une seule plante à une grande diversité de plantes appartenant à différentes familles), le voltinisme (nombre de générations annuelles) et le stade hivernant (œuf, chenille, pupe ou imago).

Les analyses ont montré que la richesse spécifique de la majorité des groupes était reliée aux variables paysagères calculées. La proportion d'habitat était plus déterminante que la connectivité des prairies ou de la forêt ou encore que la diversité des habitats. Il s'est avéré par ailleurs que la proportion d'habitat calculée dans un rayon de 250 m du barycentre du relevé de papillon rendait mieux compte des variations de richesse que lorsque la même variable était calculée à des échelles supérieures. La richesse spécifique de treize groupes diminuait avec la proportion de grandes cultures. La richesse spécifique totale et celle de quatorze groupes étaient plus diversifiées dans les paysages mosaïques, associant prairies et forêts (y compris le groupe des papillons spécialistes des prairies). Les paysages constitués de 40 à 80% de forêt et de 30 à 60% de prairies ressortaient comme particulièrement bénéfiques aux communautés de papillons. Seuls les papillons spécialistes des forêts semblent ne pas bénéficier de la mosaïque de prairies et de forêts.

Cette première étude, focalisée pour l'essentiel dans des paysages ruraux, renforce l'hypothèse de quantité d'habitat (que la quantité d'habitat est un meilleur indicateur de la richesse spécifique locale que les indices de connectivité) (Figure 59). Elle montre par ailleurs l'effet bénéfique des forêts pour un groupe taxonomique qui n'est pourtant pas

spécifiquement forestier, en particulier en association avec des prairies dans le paysage. Enfin, et sans surprise, les paysages d'openfield sont les plus hostiles.

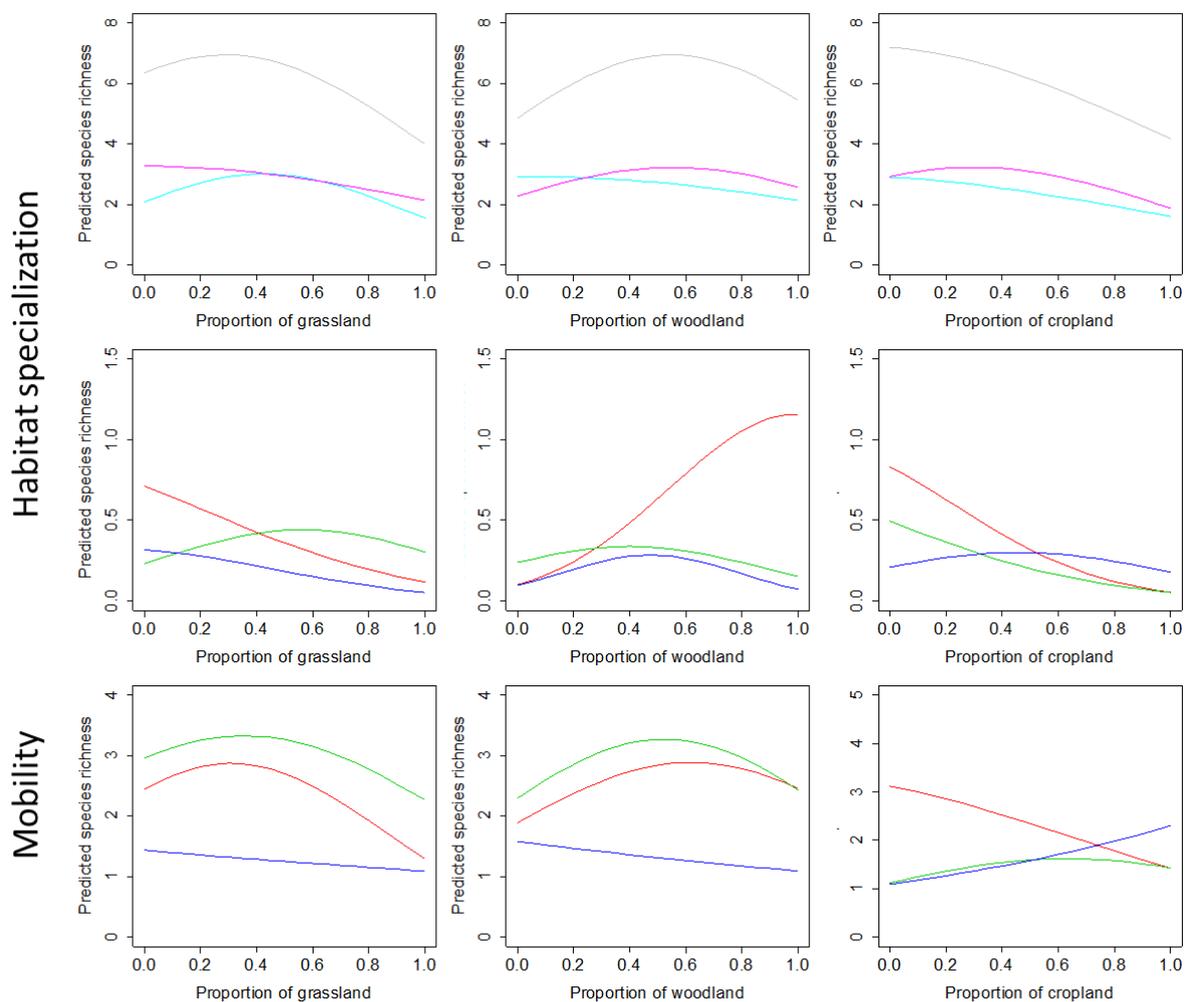


Figure 59. Effet modélisé de la proportion d'habitat (grassland : prairies ; woodland : forêts ; cropland : grandes cultures) sur la richesse spécifique en fonction de la spécialisation d'habitat et la mobilité. Haut : toutes espèces (gris), papillons généralistes (magenta), semigénéralistes (cyan). Milieu : papillons spécialistes des prairies (vert), des pelouses et landes sèches (bleu) et des forêts (rouge). Bas : papillons peu dispersifs (rouge), mobiles (vert) et très mobiles (bleu). Figure 3 dans Archaux et al. (2018).

Il convient de noter que les traits considérés dans l'étude ne sont pas indépendants les uns des autres. Il serait plus juste de parler de syndromes de traits (Stevens *et al.*, 2012). Par exemple, les papillons très mobiles sont généralement notés comme généralistes d'habitat ou encore les papillons forestiers ne produisent généralement qu'une génération par an.

L'absence de protocole de récolte des données d'atlas augmente le risque que les conclusions soient faussées par la présence de biais d'échantillonnage. Pour appuyer ces résultats, un autre volet du projet Levana a porté l'influence de la connectivité des habitats prairiaux sur la composition des communautés de rhopalocères échantillonnées selon un protocole standardisé. Il a fait l'objet de la thèse d'Anne Villemey que j'ai encadrée avec Philip Roche. Les papillons ont été échantillonnés dans trois régions (Centre, Midi-Pyrénées et Aquitaine) le long de 286 transects pour moitié en prairie, pour l'autre sur des chemins agricoles. Comme

pour les données d'atlas, mais cette fois-ci sur la base d'un échantillonnage standardisé et stratifié, il ressort que la forêt (en l'occurrence la connectivité) de la forêt augmente la richesse spécifique et la valeur de conservation des communautés de papillons dans les prairies. Sur les chemins, la richesse diminue quand la distance à la prairie la plus proche augmente. Ce sont les espèces spécialistes d'habitat et peu mobiles qui semblent les plus sensibles à la fragmentation des habitats prairiaux.

Le jeu de données a fait l'objet d'une seconde analyse par Mélanie Thierry (master 2 sous la direction d'Inge van Halder) sur l'influence respective de la qualité locale de l'habitat et des caractéristiques paysagères (Van Halder *et al.*, 2017). Les résultats indiquent que les variables locales (composition des communautés végétales) rendent mieux compte des variations de richesse et de composition des communautés de papillons que les variables paysagères dans les prairies et, dans une moindre mesure, le long des chemins agricoles (Figure 60). En particulier la présence d'une strate herbacée haute favorise les espèces à long développement larvaire, à faible fécondité et faible mobilité.

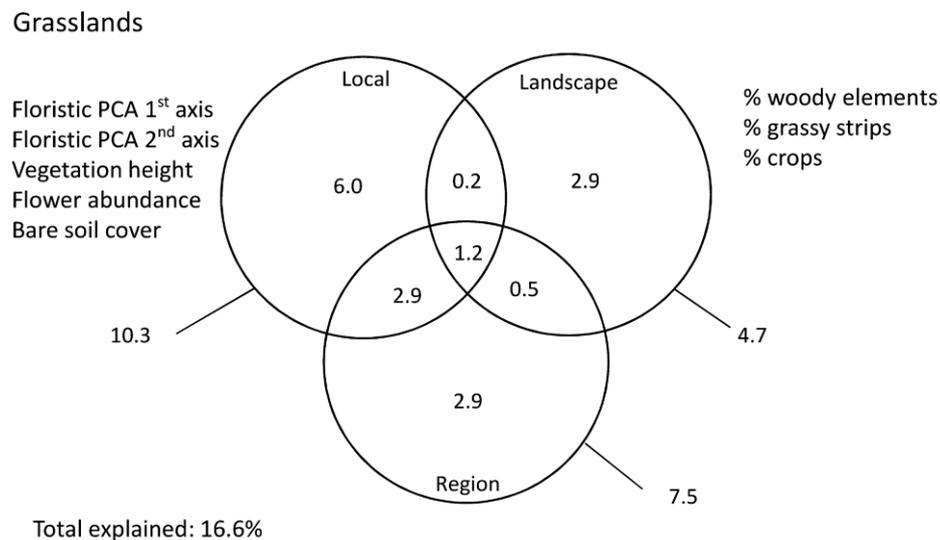


Figure 60. Décomposition de la variance sur la composition des communautés de papillons dans 144 prairies. Les valeurs en-dehors des cercles représentent les effets marginaux, les valeurs à l'intérieur, les effets conditionnels. Figure 3 dans van Halder *et al.* (2017).

Toutes ces études sur les communautés de papillons ont été réalisées dans des paysages ruraux. Nous avons élargi le gradient étudié aux espaces périurbains et urbains à travers l'observatoire des papillons de jardin, un programme participatif piloté par le MNHN, et le stage de master 2 de Théophile Olivier co-encadré par Benoît Fontaine (CESCO-MNHN Paris). L'analyse des données de papillons de 920 jardins répartis dans toute la France a montré sans surprise que l'urbanisation, qui combine perte d'habitats, dégradation des habitats, diminution de la porosité de la matrice, a un effet négatif sur tous les groupes écologiques de papillons. Cependant cet effet est moins fort pour les espèces mobiles et généralistes, sans qu'ils soit possible de séparer l'influence respective des deux traits corrélés. La qualité locale de l'habitat (ou de la mosaïque paysagère à très petite échelle) – dans un rayon de 100 m autour du jardin – est déterminante pour les papillons spécialistes d'habitat (au moins pour les papillons des prairies).

Ces résultats sont par ailleurs cohérents avec l'étude comparative des communautés d'oiseaux et de chauves-souris en forêt exploitée et en arrêt d'exploitation (Bouvet *et al.*, 2016). Celle-ci montre en effet que les descripteurs locaux des peuplements (en particulier le volume de bois mort et l'exploitation) rendent mieux compte des variations de richesse et de composition des communautés des deux groupes de vertébrés que les variables de paysages (proportion de forêt dans un rayon de 1 km, distance à la lisière externe la plus proche, à la lisière interne la plus proche, à la route la plus proche, au point d'eau le plus proche).

Tous ces éléments plaident, dans le champ de la biologie de la conservation, pour ne pas glisser trop rapidement du paradigme de l'amélioration de la qualité des habitats – en adaptant les pratiques de gestion – au paradigme de trame verte qui ne se soucierait pas de la qualité des éléments d'habitat composant la trame. S'il ne s'agit pas d'opposer évidemment les deux stratégies qui sont à réaliser de concert certainement, il pourrait être prudent de commencer par améliorer la qualité des habitats existants. L'effet bénéfique est pratiquement certain, il conduira à une augmentation des populations locales, ce qui devrait de facto également améliorer les flux entre habitats.

j. Quelle réponse microévolutive des espèces à la fragmentation des habitats ?

Dans l'étude précédente, il a été fait l'hypothèse implicite d'invariance géographique des traits considérés. Dans le cadre du projet Distrapor, nous avons cherché à remettre en question cette hypothèse à l'échelle intra-spécifique, avec l'attendu principal que les individus dans les paysages fragmentés auraient de plus fortes capacités de dispersion (Bouvet *et al.*, 2015). Nous avons bénéficié de l'échantillonnage des coléoptères saproxyliques dans 88 boisements petits ou grands, plus ou moins connectés, récents ou anciens, dans deux régions (régions Centre-Val de Loire et Midi-Pyrénées).

David Tellez, lors de son master 1 encadré par Christophe Bouvet (EFNO) et Antoine Brin (UMR Dynafor Purpan), a identifié 9 espèces avec un nombre suffisant de spécimens et a réalisé les mesures morphométriques permettant de calculer la charge alaire (wing loading, rapport de la masse de l'insecte sur la surface alaire). Plus la charge alaire est élevée, plus le vol devrait être coûteux en énergie : les spécimens dans les paysages fragmentés devraient avoir une charge alaire inférieure à celle des spécimens dans les boisements petits, récents et isolés.

Les analyses n'ont pas montré d'effet significatif de la taille du boisement sur la charge alaire des espèces étudiées, ni sur le polymorphisme du trait (Bouvet *et al.*, 2015). En revanche et conformément aux hypothèses, la charge alaire était plus faible dans les boisements récents chez les mâles de *Melandrya barbata* et dans les boisements isolés chez les mâles de *Tetratoma ancora* et *Phymatodes testaceus* (Figure 61). Aucun patron en revanche n'est ressorti chez les femelles alors que les quelques études sur l'effet du sexe sur la capacité de dispersion de coléoptères suggèrent qu'elles seraient pourtant le sexe le plus dispersif (Oleksa *et al.*, 2013). L'ensemble de ces résultats montrent des variations morphologiques cohérentes avec une possible réponse microévolutive de la biodiversité à la fragmentation autant qu'ils tempèrent la généralité d'une telle réponse.

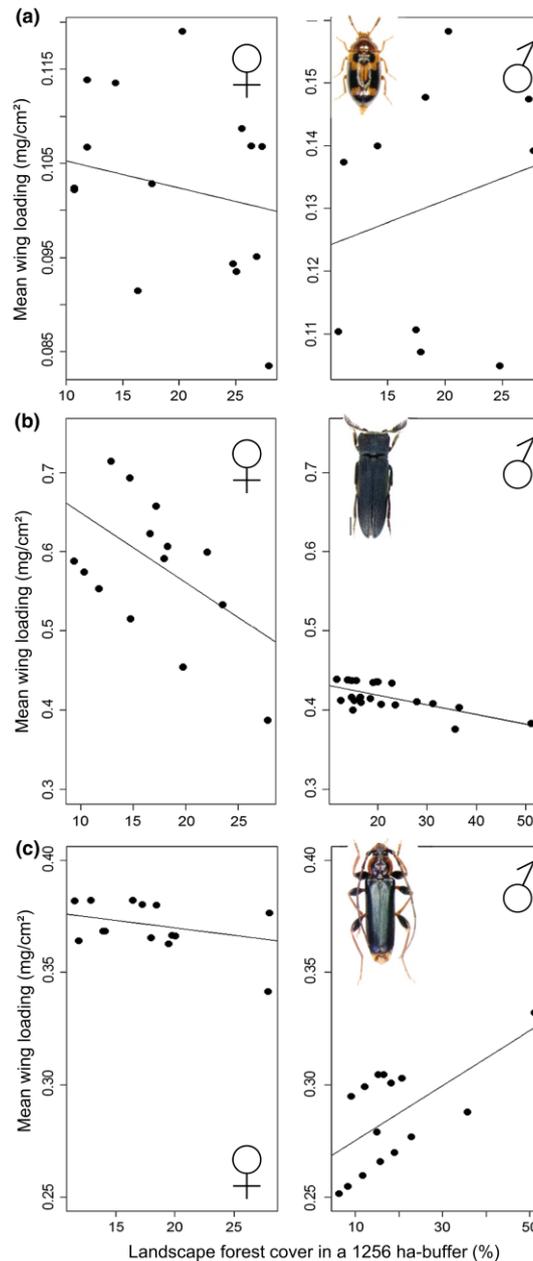


Figure 61. Charge alaire des mâles et femelles (en mg/cm²) en fonction de la proportion de forêt dans un rayon de 2 km des boisements dans lesquels les individus ont été échantillonnés). Ne sont reportés que les cas où la modélisation a montré un effet significatif. a *Tetratoma ancora* (Centre ; n = 31), b *Melasis buprestoides* (Midi-Pyrénées ; n = 50), c *Phymatodes testaceus* (Midi-Pyrénées ; n = 30). Photographies de Pierre Zagatti. Figure 1 dans Bouget et al. (2015).

La capacité de colonisation ne dépend certainement pas seulement des caractéristiques morphologiques des individus mais aussi (et peut-être plus) de leur propension à émigrer du boisement où ils ont émergé (Reim *et al.*, 2018). La morphologie des insectes dépend de nombreux facteurs dont la sélection sexuelle, les conditions d'alimentation de la larve, les conditions climatiques... Il serait intéressant de développer des expériences en conditions contrôlées (à l'exemple des métatrons) en particulier pour déterminer la covariation entre propension à émigrer et caractéristiques morphologiques ainsi que l'héritabilité de la propension à émigrer. Des mesures en manège de vol pourraient également apporter des informations intéressantes sur les capacités physiologiques de vol.

k. Comment identifier les fragments d'habitats et les corridors à conserver en priorité ?

La prise de conscience que la biodiversité connaît une forte régression est très récente, elle commence à apparaître de plus en plus clairement à l'agenda politique, du territoire au niveau international. Est-il possible de raisonner une trame d'habitat quand la connaissance de la distribution de la biodiversité est presque toujours lacunaire ? Est-il possible de faire moins subjectif que le seul dire d'expert (dans un tel contexte d'incertitude, il serait hasardeux d'utiliser l'adjectif de « mieux ») ? Dans le cadre du projet DEB Mochab piloté par Sandra Luque (Irstea LESSEM Grenoble), Marie Leroux a proposé une approche générique utilisant le développement des outils de géomatiques associés à la modélisation statistique de distribution (Le Roux *et al.*, 2017).

Il s'agit dans un premier temps d'identifier un ensemble de variables environnementales permettant de rendre compte des variations locales de biodiversité (richesse, d'abondance ou de composition des communautés ; présence ou abondance d'une espèce). Cette modélisation permet de déterminer en tout point la valeur prédite du descripteur de biodiversité retenu. Il est alors possible de transformer cette variable continue en une variable binaire (type présence/absence) en maximisant l'adéquation aux observations d'origine. Cette vision binaire permet de définir des fragments d'habitat ; le reste devient matrice.

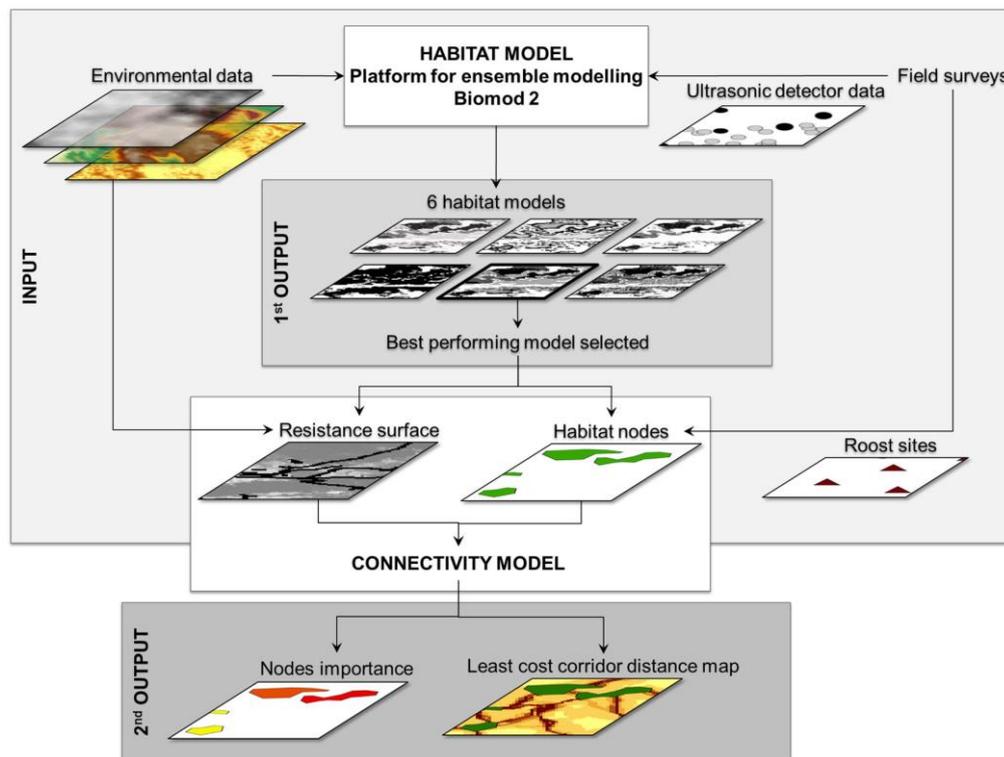


Figure 62. Schéma des étapes visant à représenter le paysage sous forme de zones (modélisées) préférentielles de présence/abondance/richesse reliées entre elles par des surfaces supposées utilisées préférentiellement par la biodiversité. Cette représentation est basée sur une première étape de modélisation de distribution d'espèce basées sur des données d'observations et des données environnementales cartographiées. La seconde étape de modélisation (modèle de connectivité) utilise la sortie du modèle de distribution ainsi qu'une carte de résistance, qui peut être renseignée à dire d'expert, à partir de valeurs de la littérature ou extraites du modèle de distribution (sous l'hypothèse que la porosité locale croît avec la valeur de biodiversité prédite). Figure 2 dans Le Roux et al. (2017).

La théorie des graphes permet de définir l'importance relative de chacun des fragments à la connectivité du réseau de fragments. Il est également possible de prendre en considération que la matrice n'est pas homogène et qu'elle peut être plus ou moins difficile à franchir (par exemple, une zone urbaine pourra être plus difficile à traverser qu'une prairie pour une espèce forestière). Il s'agit de définir de valeurs de résistance pour les différents milieux/usages des sols présents dans la matrice qui traduisent la plus ou grande porosité des milieux. Il est alors possible d'appliquer des outils géomatiques pour calculer la distance de moindre coût (least-cost path) ou d'autres métriques basées sur la théorie des circuits.

Cette approche a été mise en pratique sur des données acoustiques de deux espèces de chauves-souris (petit et grand rhinolophe) dans le Vercors (Le Roux *et al.*, 2017). La modélisation de la distribution a fait appel à l'approche Maxent (maximum entropie), laquelle s'avère généralement performante dans le cas de données de présence seulement (ce qui était le cas de l'échantillon dont nous disposions).

Cette modélisation révèle un effet marqué de l'altitude (présence en-dessous de 1000 m), un évitement des routes et une préférence, notamment chez le petit rhinolophe, pour les boisements feuillus et mélangés. Les prédictions spatialisées de la probabilité de présence sont alors d'une part « seuillées » pour définir des « patchs d'habitat » et d'autre part utilisées telles quelles comme mesure de la perméabilité locale à la dispersion des deux espèces. Le modèle de connectivité fait appel à la théorie des graphes et à la méthode de moindre coût pour déterminer, d'une part, la contribution de chacun des patchs à la connectivité globale et, d'autre part, les corridors supposés. Le même modèle de connectivité a été également appliqué sur les localisations des gîtes connus.

Ces analyses suggèrent que ce ne sont pas nécessairement les mêmes secteurs qui sont à protéger en priorité pour les deux espèces, malgré une distribution relativement similaire en apparence (Figure 63).

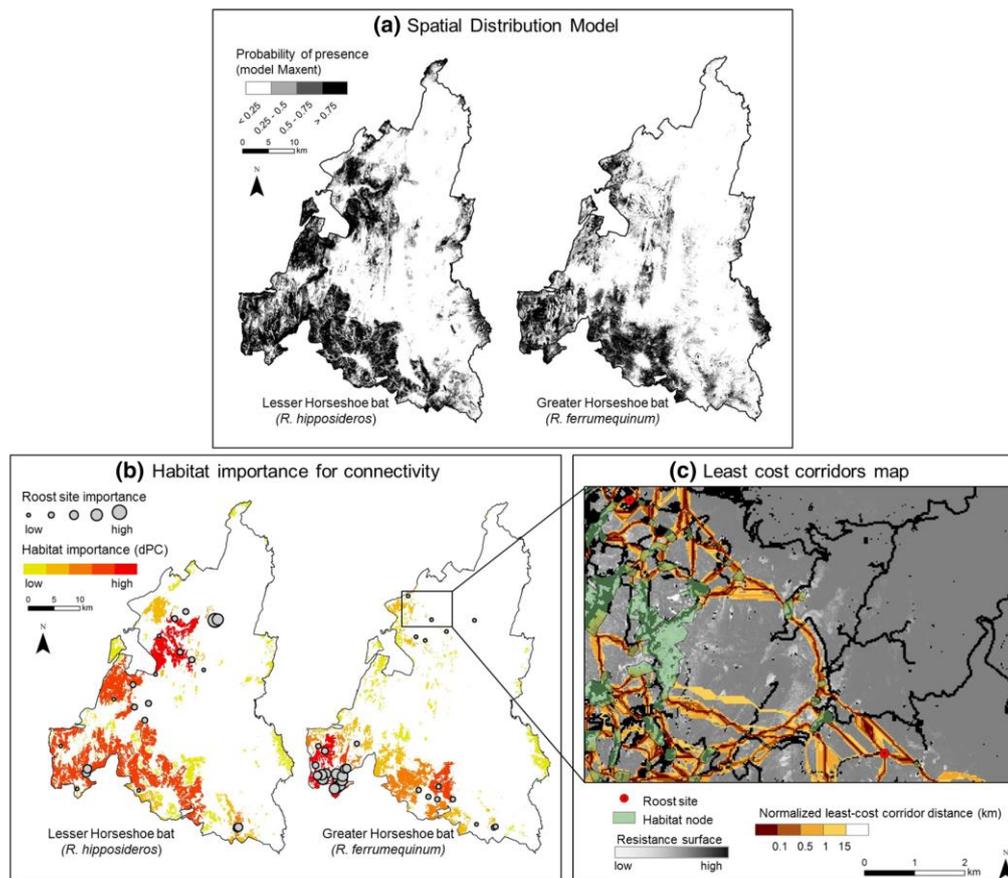


Figure 63. Carte de qualité des habitats (a) d'importance des fragments pour la connectivité globale (b) et des corridors modélisés (c) pour le petit et le grand rhinolophe. Figure 3 dans Le Roux et al. (2017).

Ce type d'approche présente l'avantage de proposer une stratégie conservatoire à l'échelle d'un grand paysage intégrant la connaissance naturaliste sur le territoire. Il est également possible d'interagir avec les naturalistes à l'étape cruciale de la modélisation d'habitat, en particulier pour choisir les variables environnementales les plus à même d'expliquer la répartition spatiale des espèces étudiées et pour sélectionner le meilleur modèle parmi un lot présentant globalement le même caractère explicatif.

L'exercice reste cependant une série de modélisations. En particulier, l'identification des corridors repose sur la qualité de l'identification des habitats et de la paramétrisation de la résistance du paysage, assez subjective : cette étape nécessite une confirmation terrain, idéalement avec du radiotracking ou de capture-marquage-recapture.

I. Messages clés du chapitre

L'étude des lisières forêt-milieux ouverts montre des phénomènes d'accumulation d'espèces de part et d'autre (plus de plantes et de pollinisateurs côté ouvert ; plus d'oiseaux côté forêt). La magnitude de cet effet dépend à l'intensité des perturbations du milieu ouvert. Différents facteurs comme l'exposition, le recouvrement de plantes nectarifères ou la quantité de prairies modulent aussi le phénomène.

L'ancienneté de l'usage forestier rend compte de la distribution de la flore au sein des massifs forestiers et traduit vraisemblablement la difficulté de certaines espèces à coloniser les forêts établies sur d'anciennes terres agricoles. Cette flore présente une faible résistance/résilience aux fortes perturbations comme la conversion des forêts alluviales en peupleraies plantées.

La modélisation (métapopulations hors-équilibre) suggère un processus de colonisation des forêts récentes pouvant s'étendre sur des siècles, soulignant combien la flore peut-être en déséquilibre avec le paysage. Ce travail cependant se heurte à la prise en compte de caractéristiques des sols et des peuplements pour juger de la part respective de la limitation par la dispersion ou par les exigences écologiques dans ce processus. Enfin, il questionne la capacité à prédire l'évolution des cortèges à une telle échéance.

La structure et la composition des environs des relevés de biodiversité permettent d'expliquer une partie de la variation spatiale de la biodiversité. Les tests empiriques et par simulations suggèrent l'absence de plus-value apportée par les métriques de connectivité tirées de la théorie des graphes par rapport aux approches plus simples de quantité d'habitat dans un rayon donné, voire même que la qualité locale de l'habitat. Il est probable que les populations puissent manifester des réponses microévolutives à la fragmentation de leurs habitats, mais les données empiriques font défaut pour mesurer le potentiel.

La conséquence est que dans la constitution de la trame verte il pourrait être plus pertinent d'envisager l'amélioration de la qualité des habitats existants plutôt que la création de nouveaux.

Même si les métriques tirées de la théorie des graphes posent questions, les approches mêlant modèles de distribution d'espèces, théorie des graphes et des circuits permettent d'élaborer des scénarios d'aménagement du territoire se basant sur des données de distribution d'espèces. Ces approches nécessitent cependant de faire leurs preuves par l'observation.

VI. Perspectives et pistes de recherches

Dans ce chapitre seront abordées des pistes de recherche et de développements technologiques que j’entrevois aujourd’hui comme une poursuite logique de mes travaux passés et actuels. Cet effort de prospective individuelle semble, comme tout phénomène biologique, relever à la fois d’un certain déterminisme (ne serait-ce que les travaux qui démarrent et qui seront valorisés dans les années à venir) et d’une part aléatoire. J’ai exclu par exemple de ces perspectives la détermination du rôle fonctionnel de la biodiversité, alors qu’il s’agit d’une demande de plus en plus pressante des décideurs et du grand public : pourquoi protéger la biodiversité ? Qu’est-ce qu’elle apporte à l’humanité ? Quels services écosystémiques dépendent d’une biodiversité élevée ? J’ai été associé à des travaux sur l’intérêt des peuplements mélangés en cas d’attaque sévère par un ravageur (Perot *et al.*, 2013), l’impact de la flore sur le recyclage de la matière organique (Henneron *et al.*, 2017b) ou encore une revue systématique des effets de la biodiversité sur les services écosystémiques (Smith *et al.*, 2017). Sans certifier que je ne serai pas amené à contribuer par la suite sur cette thématique, je n’en fais pas une perspective majeure aujourd’hui.

Les trois thématiques que je retiens comme perspectives concernent l’échantillonnage et le suivi de biodiversité, l’étude des forçages locaux, paysagers et globaux de la biodiversité et enfin le développement de scénarios de biodiversité.

a. Echantillonnage et suivi de biodiversité

Mieux exploiter le potentiel des sciences participatives

Comme nous l’avons vu en début de ce mémoire, l’érosion actuelle de la biodiversité est mal documentée. Cette situation est d’une certaine façon paradoxale car il n’y a certainement jamais eu autant d’observations collectées et centralisées dans des bases de données de plus en plus interconnectées sinon centralisées. Par exemple, l’Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN) qui recense l’ensemble des espèces, les habitats naturels, les espaces protégés et le patrimoine géologique, en métropole et dans les outre-mer, regroupe aujourd’hui plus de 50 millions de données sur les espèces.

Ces données participatives sont de nature variées. Certaines sont récoltées par des spécialistes, d’autres par des amateurs ; certaines dites « protocolées » sont issues de protocoles de suivis nationaux, d’autres sans protocole particulier – on parle de données opportunistes. Les données protocolées permettent généralement de prendre en compte différents biais dans la modélisation mais souffrent d’un manque de réplification spatiale. A l’inverse, les données opportunistes sont nettement plus nombreuses, elles couvrent mieux les territoires mais elles sont entachées de différents biais (date, habitats prospectés par exemple). Des travaux pionniers ont associé ces deux types de données à partir d’observations d’oiseaux, pour une petite partie issues du programme participatif du suivi des oiseaux communs (STOC) et, pour une plus grande partie, de données opportunistes collectées par la LPO Aquitaine sur leur site fauneaquitaine.org (Giraud *et al.*, 2016). Ce travail s’est prolongé par l’estimation de l’évolution de la préférence d’habitat, en plus de celle de l’abondance relative des espèces (Coron *et al.*, 2018).

Ce type d’approche mérite d’être généralisé. Par rapport aux travaux précités (Giraud *et al.*, 2016; Coron *et al.*, 2018), plusieurs améliorations peuvent être envisagées comme la

modélisation de la détectabilité (Royle, 2004) et des faux positifs (c'est-à-dire des erreurs de détermination) (Miller *et al.*, 2011), la prise en compte de l'autocorrélation spatiale et temporelle (Dormann *et al.*, 2007; Saas and Gosselin, 2014) ou encore la généralisation à d'autres lois de distributions que celle de Poisson. Enfin, les méthodes proposées font appel à la modélisation bayésienne dont la flexibilité justifie l'emploi mais qui demeure très consommatrice en temps de calcul et en temps de développement par comparaison avec des approches fréquentistes. Peut-être d'autres formes de modélisation pourraient s'avérer plus performantes pour traiter des grands jeux de données, en particulier le deep learning.

Représentation de données de biodiversité

Dans la lignée de l'exploitation des données participatives et plus généralement de la mise en place de très grandes bases de données se pose la question de la représentation de cette masse de données de biodiversité.

Une autre problématique est de permettre aux producteurs de données de biodiversité spatialisées grand public de pouvoir eux-mêmes analyser les données récoltées à travers des outils en ligne (traitement analytique en ligne OLAP Online Analytical Processing). Il peut s'agir par exemple de produire des cartes d'un indicateur ou de représenter la relation entre un indicateur de biodiversité (par exemple la richesse spécifique locale) avec une variable environnementale pour un secteur géographique particulier (par exemple à proximité du lieu d'habitation du producteur de données). Dans un cadre de recherche, il est possible de manier les jeux de données de manière complexe en utilisant des logiciels dédiés (notamment SIG) mais cette façon de procéder est chronophage, à la fois pour mettre les données en forme et pour réaliser les calculs et la représentation. Pour pallier ces limitations et ainsi démocratiser l'analyse de données spatialisées de biodiversité, il est nécessaire d'emprunter une autre voie qui consiste dans un premier temps à lister un ensemble d'analyses les plus pertinentes. Cette définition nécessite évidemment d'échanger avec une grande variété d'utilisateurs potentiels et d'arbitrer entre les priorités des uns et des autres.

Une fois cette liste définie, il s'agit de construire un ou plusieurs cube OLAP (Figure 64). Chacun de ces cubes est une base de données à plusieurs dimensions, intégrant généralement des traitements intermédiaires des bases de données (par exemple, calcul de métriques, comme la richesse spécifique, l'abondance totale ou par groupe écologique à partir des données brutes ou même par modélisation en corrigeant par exemple pour d'éventuels biais dans les données d'origine). L'intérêt de ces cubes, c'est qu'ils peuvent être facilement manipulés sur des interfaces web et que la représentation des requêtes des utilisateurs à l'écran est très rapide. L'inconvénient est que toutes les analyses ne sont pas permises. La définition de différents cubes pallie partiellement ce problème. Par ailleurs, contrairement aux données brutes qui peuvent arriver en continu, il est plus délicat d'envisager une mise à jour des cubes également en continu.

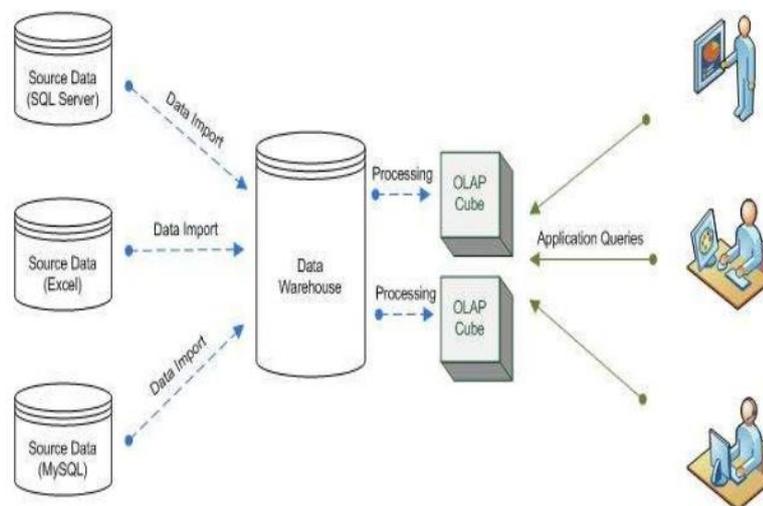


Figure 64. Principe du traitement analytique en ligne OLAP. Un entrepôt de données (Data Warehouse) collige différentes bases de données sous des formats différents et en provenance de différentes sources. Cette collection de base de données est traitée pour ne garder qu'un nombre pertinent de dimensions – constituant un ou plusieurs (hyper)cubes –, permettant d'élaborer le plus grand nombre d'analyses plébiscitées par un panel d'utilisateurs en ligne (Application Queries).

Cette problématique est au cœur du projet ANR VGI4Bio⁹ piloté par Sandro Bimonte de l'unité TSCF d'Irstea Clermont-Ferrand en association avec le CESCO-MNHN, l'Université Capitole de Toulouse, la LPO et le bureau d'étude Geosystems. Les objectifs du projet (2017-2021) sont :

- définir un ensemble d'outils statistiques et de modèles de comportement d'observateurs pour extraire et visualiser des données précises et pertinentes à partir de la masse de données opportunistes de biodiversité agricole (données Volunteer Geographic Information – VGI ; dans ce projet données LPO¹⁰ Biovision Aquitaine et Observatoire Agricole de la Biodiversité¹¹) afin de produire des indicateurs significatifs de la biodiversité,
- analyser ces bioindicateurs en utilisant l'outil OLAP spatialisé (SOLAP),
- définir une méthodologie de conception participative pour l'implémentation des modèles SOLAP pour les bioindicateurs agricoles.

Ma contribution est d'aider à définir des métriques valides sur le plan scientifique compte-tenu de la nature des données et à proposer (avec d'autres) un ensemble d'angles d'analyses que je juge particulièrement pertinentes. Le projet sera également l'occasion pour moi de pratiquer les approches statistiques liant données opportunistes et protocolées (Giraud *et al.*, 2016; Coron *et al.*, 2018).

Dans la même logique de représentation visuelle mais dédiée à des experts, les développements de l'intelligence artificielle et en particulier du machine learning et du deep learning peuvent permettre des explorations de masses de données hétérogènes à partir desquelles élaborer de nouvelles hypothèses de travail. Cependant, il reste d'importants challenges à relever dans le champ de la visualisation de données environnementales

⁹ <https://www.vgi4bio.fr/>

¹⁰ <https://www.faune-aquitaine.org/>

¹¹ <http://www.vigienature.fr/fr/agriculteurs>

complexes (Helbig *et al.*, 2017). L'écologie forestière est entrée dans l'ère du big data, capteurs au sol, aéroportés, mesures terrain (de l'inventaire forestier national, des conservatoires botaniques, programmes participatifs, données opportunistes, etc.). Il y a donc tout lieu de s'intéresser à ces développements. Des pistes de collaborations sont envisagées en région Centre Val de Loire avec des équipes travaillant sur l'intelligence artificielle.

Capteurs automatiques de biodiversité

Si les sciences participatives génèrent un nombre toujours plus conséquent de données de biodiversité, il n'en demeure pas moins que cette connaissance est très biaisée d'un point de vue taxonomique, en particulier les invertébrés. Il existe bien différents suivis d'invertébrés, notamment d'insectes comme les rhopalocères, les odonates ou encore les orthoptères mais ces groupes ne représentent qu'une fraction limitée de la diversité entomologique. Par exemple, l'Inventaire Nationale du Patrimoine Naturel dénombre 250 espèces de rhopalocères en France métropolitaine, 100 d'odonates et 240 d'orthoptères mais près de 5 300 d'hétérocères, 11 000 de coléoptères, sans parler des hémiptères, hyménoptères, diptères...¹² Par leur extrême diversité et abondance, cette faune joue des rôles majeurs dans le fonctionnement des écosystèmes mais il semble irréaliste de développer des programmes participatifs sur le modèle de ceux de Vigie-Nature compte-tenu du nombre très limité d'experts.

Faut-il alors se résoudre à supputer l'évolution à grande échelle de ces communautés hyperdiversifiées à partir d'observations qui confinent parfois à l'anecdote ? Certainement pas tant les progrès technologiques en matière d'identification automatique ont été spectaculaires cette dernière décennie. Les prémisses de cette révolution en cours sont à rechercher du côté des chauves-souris. Longtemps, l'étude de ces mammifères est restée limitée du fait de leur activité essentiellement nocturne, de leurs émissions vocales ultrasonores et de la difficulté de localiser les gîtes de nombreuses espèces (dans les arbres, dans les habitations). La mise au point de détecteurs ultrasonores dans années 1970, la baisse progressive du coût du matériel et la détermination de signatures ultra-sonores spécifiques à chacune des espèces ont permis d'élargir rapidement le spectre des études sur l'écologie des chauves-souris (Ahlen and Baagoe, 1999). Dans les premiers temps, l'observateur devait lui-même déterminer l'identité de l'espèce, soit directement sur le terrain pour les espèces les plus faciles à identifier, soit sinon à partir du sonogramme enregistré. Ce temps-là est révolu, car des logiciels du traitement du son font aujourd'hui ce travail d'identification, en repérant les cris dans les enregistrements automatiques et en associant une note de fiabilité de détermination à chaque cri repéré (Bas *et al.*, 2017). Mieux, le traitement du son est également étendu aux sauterelles dont nombre d'espèces sont nocturnes et signalent également leur présence en émettant des ultra-sons (Newson *et al.*, 2017). L'identification automatique sur enregistrements passifs concerne aujourd'hui également certains oiseaux (Dufour *et al.*, 2016) même s'il n'existe pas encore de dispositif pleinement satisfaisant pour les communautés d'oiseaux (notamment du fait de la superposition des chants le matin). A ma connaissance, il n'existe pas encore d'outil dédié à la reconnaissance automatique des criquets et grillons mais ce n'est qu'une question de temps.

¹² https://inpn.mnhn.fr/docs/communication/livretInpn/LIVRET_INPN_2019.pdf

Plus récemment encore, le principe a été étendu à l'identification automatique sur photographie. On peut citer l'application pour tablette et smartphone Pl@ntNet¹³ qui permet au grand public d'identifier les plantes d'une grande partie du monde sur la base de clichés numériques de fleurs ou de feuilles. L'application propose plusieurs choix avec des photographies associées et l'utilisateur confirme laquelle lui semble correcte. Ce faisant, il obtient la réponse à son interrogation initiale, il améliore sa connaissance mais aussi celle de la distribution de la plante (s'il autorise l'application à transmettre les coordonnées GPS de son smartphone en même temps que le cliché) et enfin la capacité de l'algorithme à proposer les bonnes espèces candidates.

L'approche a été également déployée pour reconnaître 48 espèces d'animaux sur les millions de clichés pris par le grand public ou des pièges photographiques au Serengeti grâce au machine learning et au deep learning (Norouzzadeh *et al.*, 2018). Le principe consiste successivement à détecter les images qui contiennent des animaux, à identifier les espèces (plus précisément à déterminer une probabilité d'identification) et enfin à compter les individus.

Il est ainsi tout à fait raisonnable d'envisager de développer des systèmes d'identification automatique d'invertébrés basés sur la prise de clichés (et/ou de sons comme nous l'avons vu pour les orthoptères) en adaptant les méthodes de piégeage actuellement utilisées pour l'étude des insectes : pièges colorés, pièges à interception aérien ou au sol, pièges à phéromones. Au lieu de tuer les infortunés, il s'agit de leur tirer le portrait à la façon de « radars automatiques écologiques » et de soumettre le cliché à l'intelligence artificielle pour gagner du temps puis de l'expert naturaliste pour confirmation (au plus haut niveau de résolution taxonomique). Cette technologie ne s'affranchit pas des experts naturalistes mais elle permet à la fois de déployer un suivi national d'invertébrés par des non-naturalistes, de bénéficier de données standardisées potentiellement toute l'année et de ne pas détruire la biodiversité étudiée (no kill).

b. Facteurs de forçages de la biodiversité forestière, de la parcelle au paysage

Facteurs de forçage sur la diversité et l'abondance locale

La très grande majorité de mes travaux en écologie porte sur les déterminants locaux et paysagers de la biodiversité locale (c'est-à-dire à l'échelle du relevé de biodiversité). Il est vraisemblable que je continuerai de contribuer à ces travaux, sur des sujets tels que la diversification des essences et des provenances, la réduction de la densité et l'irrégularisation des peuplements forestiers qui sont au cœur des recommandations d'atténuation des effets du changement climatique en forêt. Il s'agira d'élargir en fonction des opportunités le spectre des facteurs étudiés (comme les prélèvements de bois énergie, l'influence de telle ou telle essence ou sylviculture) ou le contexte étudié. C'est le cas actuellement de la thèse d'Alexis Laforge que je co-encadre avec Luc barbaro à l'UMR Biogeco de Bordeaux qui porte sur l'impact des infrastructures routières en interaction avec le contexte paysager sur les communautés de chauves-souris.

Dans ce cadre, à la lueur des résultats plutôt décevants sur l'intérêt des métriques de connectivité pour rendre compte des variations spatiales de diversité locale des papillons (Villemeay *et al.*, 2015; Archaux *et al.*, 2018) rejoignant le constat fait par d'autres chercheurs

¹³ <https://plantnet.org/>

(Fahrig, 2013), il semblait nécessaire d’avoir une approche plus systématique de comparaison d’indices paysagers, intégrant la quantité d’habitat et un maximum de métriques tirées de la théorie des graphes, dans des contextes paysagers variés (plus ou moins fragmentés) et pour des espèces plus ou moins dispersives.

Cette question a été au cœur du post-doc de Manon Balbi que j’ai encadré avec Fabien Laroche et Franck Jabot dans le cadre du projet Patrames (papillons et trames vertes) soutenu par la DEB et dont les résultats sont en cours de valorisation. Les métriques de connectivités sont été calculées soit en considérant des patches, soit des pixels (les patches constituant des agglomérats de pixels d’habitat). L’analyse des résultats de simulations de dynamiques de métacommunautés neutres dans des paysages simulés supporte également l’hypothèse de quantité d’habitat : l’indice buffer (quantité d’habitat dans un buffer de rayon déterminé) s’avérant le plus performant aux côtés de l’indice dF défini à l’échelle pixel (Figure 65).

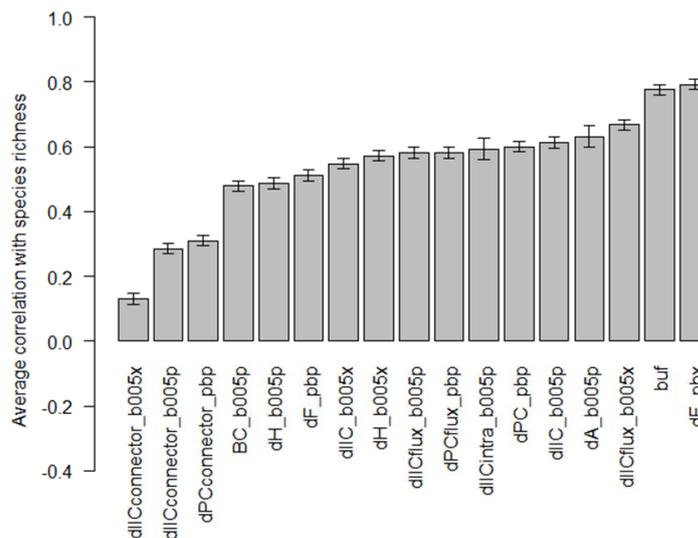


Figure 65. Coefficient de corrélation moyen entre les métriques locales de connectivité et la richesse spécifique (tous réplicats de paysages et de communautés et toutes modalités testées confondues). Les indices finissant par p ont été définis à l’échelle des patches, par x à l’échelle des pixels. Les deux meilleurs indices se trouvent sur la droite, dF à l’échelle pixel et buffer (Laroche et al., in prep).

Ce travail doit se poursuivre pour vérifier s’il se vérifie sur des données empiriques.

Forçage climatique

Parmi les facteurs de forçages de la biodiversité, il est difficile de déterminer le poids respectif de la sylviculture et du changement climatique sur les assemblages faunistiques et floristiques, dans un contexte où la surface forestière ne diminue pas, tandis qu’augmentent globalement des attributs de naturalité des peuplements en place. Le programme STOC suggère pour les oiseaux forestiers que le climat pourrait être un forçage plus important, le caractère méridional/septentrional permettant d’expliquer les différences de tendances populationnelles entre espèces au sein d’un cortège globalement stable (Jorgensen *et al.*, 2016).

Les suivis temporels constituent l’approche de choix pour étudier comment le climat influence la dynamique des espèces. Assez peu de mes travaux jusqu’ici se sont basés sur des séries temporelles (au moins deux périodes d’échantillonnage), hormis quelques publications de ma thèse (Archaux, 2003, 2004; Archaux, 2007), de celle de Jean-Yves Barnagaud (Barnagaud *et*

al., 2011) ou encore de Vincent Boulanger (Boulanger *et al.*, 2018). Une raison principale est la rareté des suivis de communautés végétales ou animales en forêt. L'étude de la dynamique de la biodiversité ouvre pourtant de nouvelles thématiques de recherche comme l'impact du climat sur la démographie (en interaction éventuellement avec d'autres facteurs).

Dans un contexte où l'expérimentation grandeur nature est difficilement réalisable, les suivis peuvent permettre d'étudier des phénomènes comme les interactions biotiques. Par exemple, il est possible de comprendre comment la diversité d'un cortège régule les abondances individuelles (notamment la régulation des ravageurs) en étudiant dans le temps des communautés pauvres et riches en espèces. Elles peuvent aussi d'évaluer la pertinence des approches de substitution espace-temps, classiquement utilisées en foresterie où les rotations forestières peuvent excéder le siècle.

Deux options pourront être envisagées. La première est de s'engager dans une analyse plus systématique des suivis déjà en place en forêt. C'est déjà le cas pour la flore forestière suivie dans le réseau RENECOFOR (Archaux *et al.*, 2009a; Boulanger *et al.*, 2018) ; des valorisations sont en cours à partir de l'analyse des données floristiques récoltées sur la période 1995-2015. A ce suivi, il serait vraisemblablement pertinent de mener les mêmes réflexions sur les données de l'inventaire forestier national. La seconde option est de concourir à la mise en place de nouveaux suivis de biodiversité.

Cet objectif est au cœur des préoccupations actuelles de l'équipe Biodiversité de l'unité EFNO et du projet Passifor2 (Propositions d'amélioration du système de suivi de la biodiversité forestière) coordonné par Frédéric Gosselin (EFNO) et Guy Landmann (GIP Ecofor) et financé par le Ministère de l'environnement. Je serai impliqué dans une tâche sur la « mesure, plan échantillonnage et analyse de données », plus particulièrement sur les aspects liés à la mesure notamment de biodiversité (déteçtabilité, observateur...). Il s'agira de penser un suivi à deux niveaux, un premier basé sur des protocoles permettant d'estimer la déteçtabilité des espèces (avec éventuellement la possibilité de faire varier cette probabilité avec l'identité des observateurs) et un second, plus léger, visant à maximiser la taille d'échantillon. L'analyse s'inspirera des travaux de Giraud *et al.* (2016) sur les données STOC et opportunistes et pourra porter sur des suivis floristiques existants comme le réseau RENECOFOR ou les données de l'inventaire forestier national.

Vers la dynamique de métapopulations et de métacommunautés

L'écologie des communautés demeure encore très statique et locale mais de nombreux changements majeurs au cours des deux dernières décennies permettent d'envisager une écologie dynamique à l'échelle du paysage et au-delà. Pour citer les principaux changements :

- l'augmentation des capacités de calcul des ordinateurs,
- le développement de modèles de dynamiques de métapopulations et de métacommunautés et d'approches numériques capables de faire un grand nombre de simulations dans des temps raisonnables (Jabot *et al.*, 2013),
- l'amélioration des cartographies environnementales : usage des sols mais de plus en plus d'autres informations comme le NDVI, l'humidité du sol et de la végétation (Martin *et al.*, 2017), la structuration verticale des forêts avec le Lidar aéroporté, etc.,
- la constitution de grandes bases de données de biodiversité intégrant données de suivi et opportunistes.

Jusqu'ici, des données empiriques hétérogènes sont souvent mobilisées pour paramétrer les composantes des modèles. Pour citer un exemple, la résistance au déplacement – paramètre clé des approches théorie des graphes pour convertir distances euclidiennes en distances « fonctionnelles » – est le plus souvent extrait de la littérature, quand elle n'est pas décrétée comme inversement proportionnelle à la qualité d'habitat (Le Roux *et al.*, 2017) ou même fixée arbitrairement. La thèse d'Etienne Lalechère a démontré qu'il était possible d'estimer des paramètres de dynamique de la flore forestière en combinant observations, modèle métapopulationnel et cartes d'usages des sols (Lalechère *et al.*, 2017).

Mon hypothèse que cette modélisation de la dynamique spatiale de la biodiversité paramétrée sur des données d'observations sera en mesure de mieux répondre aux aménageurs, aux décideurs sur les options en matière d'aménagement du territoire et dans un souci de conservation de la biodiversité. Les approches actuellement proposées qui associent modèle de distribution d'espèce et métriques de connectivité tirées de la théorie des graphes (voir Figure 63) constituent une avancée majeure par rapport à une vision purement experte mais elles n'exploitent que très partiellement l'information naturaliste.

c. Scénarios de biodiversité

La mobilisation de la communauté scientifique sur la question du changement climatique représente un tournant majeur non seulement sur la redéfinition des liens entre chercheurs-décideurs-société civile mais également dans la façon d'appréhender la question. En particulier, le succès de cette mobilisation, qui a abouti à la création du GIEC et aux accords de Paris, repose sur le recours aux scénarios climatiques. Ces scénarios intègrent autant de modèles climatiques que possibles et établissent des hypothèses sur l'évolution possible/prévisible des éléments de forçage du climat comme les gaz à effet de serre, les particules, etc.

Une démarche similaire est en cours pour la biodiversité, avec la création de l'IPBES. Comme pour le GIEC, il s'agit d'une part de démontrer la réalité de l'érosion actuelle de la biodiversité (par analogie à l'augmentation de la température moyenne de la surface du globe) et d'autre part d'anticiper l'évolution à venir de cette biodiversité, c'est-à-dire de produire des scénarios de biodiversité à l'image des scénarios climatiques (IPBES, 2016). En octobre 2017, Biodiversa et le Belmont Forum ont lancé conjointement, avec le soutien de la Commission Européenne, un appel à projets sur les « Scénarios de la biodiversité et des services écosystémiques ». Au niveau national, un programme similaire avait été porté par la Fédération pour la Recherche sur la Biodiversité. L'exercice est éminemment délicat pour plusieurs raisons. Les éléments de forçages sont nombreux et sont eux-mêmes objets de scénarios (pour n'en citer que deux, le changement climatique et les changements d'usage des sols). La modélisation de la dynamique dans l'espace et le temps de la biodiversité reste très limitée et son potentiel prédictif rarement testé par confrontation à des données empiriques. Enfin, les capacités de résistance, de résilience et de microévolutions adaptatives de la biodiversité aux forçages anthropiques sont mal connues. Autant d'éléments qui ne font que motiver d'avancer dans des directions multiples pour améliorer notre capacité à anticiper les évolutions de la biodiversité et à proposer des scénarios les plus susceptibles d'enrayer l'érosion actuelle.

Une partie de la thèse d'Etienne Lalechère consistait à extrapoler dans le temps l'incidence des plusieurs dizaines de plantes forestières en ne considérant que les conséquences différées de changements passés d'usages des sols et faisant ainsi implicitement l'hypothèse de stabilité environnementale (Lalechère *et al.*, 2018). On peut voir ce travail comme une

approche très simplifiée de scénario de biodiversité. Ce travail a été prolongé (mais non publié) avec Franck Jabot (Irstea LISC Clermont-Ferrand) dans le cadre du projet Vélocité coordonné par Laurent Bergès (Irstea LESSEM Grenoble). Un second travail (non publié) a été entrepris avec Franck Jabot et constitue un exemple plus abouti de scénario de biodiversité.

Le principe a été d'exploiter un premier travail de modélisation de la distribution de plantes forestières en fonction de variables climatiques suivi d'un exercice de prédiction de la distribution potentielle selon les projections climatiques du modèle de circulation mondiale HadGEM2-ES pour la période [2061-2080] pour trois scénarios du GIEC (RCP 2.6, 4.5 et 8.5), qui correspondent à des concentrations croissantes de gaz à effet de serre dans l'atmosphère d'ici 2080. Ce travail de modélisation de distribution d'espèces (SDM) a été réalisé pour 120 espèces par Emilien Kuhn en lien avec sa thèse au LerFob sous la direction de Jean-Claude Gégout (pour avoir le détail de la méthodologie, Kuhn *et al.*, 2016) et en prenant en compte la température moyenne annuelle, la somme des précipitations de juin à août et le pH du sol.

Nous avons retenu trois espèces (*Carex flacca*, *Holcus mollis*, *Hypericum pulchrum*), pour lesquelles nous avons extrait la probabilité de présence moyenne dans chaque patch forestier du territoire d'étude (Ile-de-France, Loiret, Eure-et-Loir) pour 4 scénarios : actuel, RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 8.5. Nous avons considéré que ces probabilités pouvaient être assimilées à un indicateur de la qualité de l'habitat. Les équations du modèle de métapopulation hors équilibre (Lalechère *et al.*, 2017) ont été adaptées pour intégrer cet indicateur de qualité d'habitat (un habitat de haute qualité renforçant la connectivité du patch et diminuant le risque d'extinction locale). Nous avons comparé la prédiction de l'aire occupée en 2080 selon les projections brutes du SDM à celle du modèle de métapopulation hors équilibre intégrant les prédictions du modèle SDM comme proxy de la qualité d'habitat.

Tableau 6. Prédiction de la surface occupée dans le Bassin parisien par quatre plantes forestières selon une modélisation de distribution d'espèce (SDM) ou par modèle métapopulationnelle hors équilibre et intégrant la prédiction du SDM comme indicateur de la qualité des patches (Jabot *et al.*, non publié).

Espèce x Scénario	Surface occupée en 2080 (km ²)	
	SDM	Métapop
Carex flacca – RCP2.6	557	686
Carex flacca – RCP4.5	392	617
Carex flacca – RCP8.5	389	616
Holcus mollis – RCP2.6	343	1773
Holcus mollis – RCP4.5	135	1524
Holcus mollis – RCP8.5	32	1436
Hypericum pulchrum – RCP2.6	149	886
Hypericum pulchrum – RCP4.5	37	810
Hypericum pulchrum – RCP8.5	8	796

Dans les trois cas, l'approche SDM (qui fait l'hypothèse qu'il n'y a pas de limitation par la dispersion, ni d'effet différé du climat et donc que l'extinction est immédiate dès lors que le patch n'est plus favorable) prédit une surface occupée parfois très nettement inférieure au modèle métapopulationnel (Tableau 6). L'approche gagnerait à ne pas considérer uniquement le changement climatique mais également des changements des usages du sol, voire même une modification du pH des sols. Il s'agirait également de tester la robustesse du modèle à estimer les paramètres du modèle correctement avec la nouvelle formulation des équations

dans un cadre purement simulatoire (Lalechère *et al.*, 2017) et la pertinence du modèle en cherchant à comparant les prédictions des deux approches, SDM et métapopulation, aux observations d'évolution de l'incidence des espèces. Par exemple, la comparaison des prédictions du SDM et du modèle métapopulationnel fait apparaître des secteurs où les prédictions diffèrent plus fortement entre les deux approches (de manière cohérente avec le principe de l'approche métapopulationnelle, ce sont surtout les grands patches connectés, en vert sur la carte ci-dessous dans le cas de *Carex flacca* qui sont concernés, Figure 66).

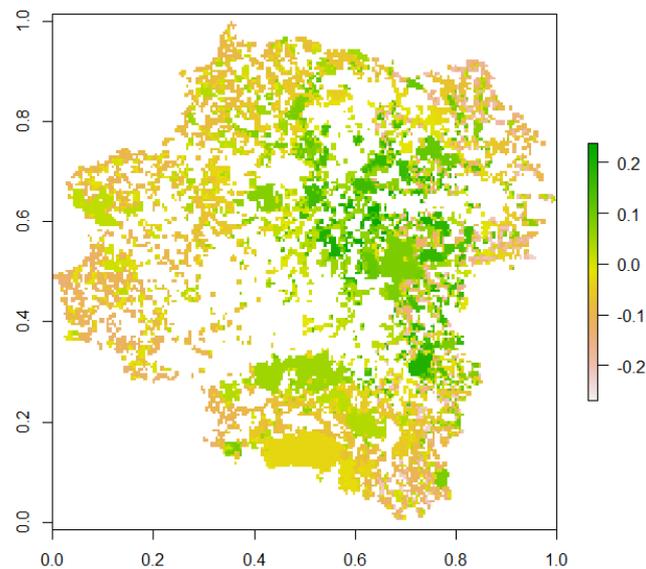


Figure 66. Projection de la distribution de *Carex flacca* en 2080 sous les scénario RCP 2.6. A. Projection issue du modèle de distribution d'espèce basé sur le pH, la température moyenne annuelle et le cumul annuel des précipitations. B. Projection issue du modèle métapopulationnel intégrant l'évolution potentielle de la qualité d'habitat mesuré comme la probabilité de présence du modèle de distribution d'espèce précédent. C. Ecart de prédiction entre les deux approches. Le modèle métapopulationnel prédit toujours une plus forte probabilité de présence (écarts positifs). Des teintes vertes montrent les secteurs où l'écart entre les deux approches est maximal (Jabot *et al.*, non publié).

D'autres approches mécanistes mériteraient d'être évaluées comme alternatives au modèle métapopulationnel, comme la plateforme RangeShifter (Bocedi *et al.*, 2014) ou encore l'automate cellulaire (pour un exemple forestier, Bertrand *et al.*, 2012). Plutôt que de travailler à l'échelle globale ou nationale, le focus de mes travaux se situerait plus naturellement à l'échelle d'un territoire (département ou région) et d'échelle de temps intermédiaire. Les scénarios pourraient intégrer la dimension climatique mais également d'évolution des pratiques forestières, comme cela a été tenté dans le projet Iscar financé par la DEB et coordonné par Patrick Vallet (Irstea Grenoble). Une première étape de mesures dendrométriques sur le terrain par Donatien François lors de son M2 a permis de déterminer les valeurs optimales de diamètre dominant et de surface terrière des peuplements pour l'établissement des nids d'aigle botté, un rapace diurne patrimonial, en forêt d'Orléans. Sur ce territoire, différents scénarios d'évolutions de la sylviculture, plus ou moins optimaux en termes de production de bois, ont été élaborés par Basile Herpigny lors de son post-doc dans l'unité. En croisant ces simulations obtenues par des modèles de croissance forestière avec les préférences de l'aigle botté, il a été ainsi possible de déterminer le caractère plus ou moins favorable des scénarios testés.

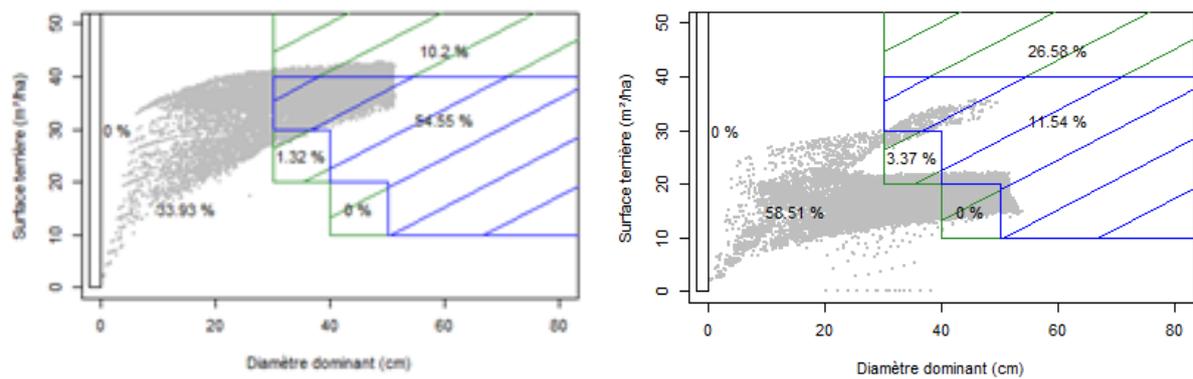


Figure 67. Influence du choix de la densité des pins sylvestre en peuplements réguliers monospécifiques (à gauche, fortes densités, à droite densités moyennes) sur la proportion de peuplements favorables à la nidification de l'aigle botté en forêt d'Orléans. Les polygones hachurés dans les graphes représentent les gammes de diamètre dominant et de surface terrière favorables à la présence d'une espèce de rapace. Le code couleur est : non coloré : défavorable, jaune : peu favorable, vert : favorable, bleu : très favorable. Les classes de favorabilité ont été définies d'après des données de terrain. Les valeurs indiquent la proportion de peuplements correspondant à chaque classe de favorabilité (Vallet et al., données non publiée).

Une plus-value évidente des compétences de modélisation réunies au sein de l'unité de recherche de Nogent-sur-Vernisson serait de parvenir à concevoir par modélisation une ou des gestions durables et multifonctionnelles à l'échelle de l'aménagement forestier (un massif forestier), c'est-à-dire optimisant différentes fonctions à la fois ou, tout du moins, permettant de qualifier pour chaque scénario de gestion l'écart à l'optimalité pour chacun des critères étudiés comme (a minima) la production forestière, le contrôle des populations d'ongulés et de ravageurs et la conservation de la biodiversité et des auxiliaires. Il est aussi envisageable de proposer des aménagements extrêmes de massifs forestiers, faisant l'hypothèse d'un seul type de gestion garantissant la multifonctionnalité maximale à l'échelle du peuplement ou bien plusieurs types de gestion monofonctionnelles (mais couvrant évidemment toutes les fonctions souhaitées).

VII. Références citées

*NB : * références dont je suis auteur/coauteur ; ** référence issue d'un doctorat ou d'un master que j'ai encadré.*

- Ahlen, I., Baagoe, H.J., 1999. Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification, surveys, and monitoring. *Acta Chiropterologica* 1, 137-150.
- *Andrieu, E., Cabanettes, A., Alignier, A., Van Halder, I., Alard, D., Archaux, F., Barbaro, L., Bouget, C., Bailey, S., Corcket, E., Deconchat, M., Vigan, M., Villemey, A., Ouin, A., 2018. Edge contrast does not modulate edge effect on plants and pollinators. *Basic and Applied Ecology* 27, 83-95.
- *Archaux, F., 2003. Birds and climate change. *Vie Et Milieu-Life and Environment* 53, 33-41.
- *Archaux, F., 2004. Breeding upwards when climate is becoming warmer: no bird response in the French Alps. *Ibis* 146, 138-144.
- *Archaux, F., 2007. Are mountains refuges for farmland bird species? A case study in the northern French Alps. *Bird Study* 54, 73-79.
- *Archaux, F., 2009. Could we obtain better estimates of plot species richness from multiple-observer plant censuses? *Journal of Vegetation Science* 20, 603-611.
- **Archaux, F., Bakkaus, N., 2007. Relative impact of stand structure, tree composition and climate on mountain bird communities. *Forest Ecology and Management* 247, 72-79.
- *Archaux, F., Bergès, L., 2008. Optimising vegetation monitoring. A case study in A French lowland forest. *Environmental Monitoring and Assessment* 141, 19-25.
- *Archaux, F., Bergès, L., Chevalier, R., 2007. Are plant censuses carried out on small quadrats more reliable than on larger ones? *Plant Ecology* 188, 179-190.
- *Archaux, F., Bergès, L., 2008. Optimising vegetation monitoring. A case study in A French lowland forest. *Environmental Monitoring and Assessment* 141, 19-25.
- *Archaux, F., Boulanger, V., Camaret, S., Corcket, E., Dupouey, J.-L., Forgeard, F., Heuzé, P., Lebret-Gallet, M., Mårell, A., Payet, K., Ulrich, E., Antonetti, P., Behr, P., Bourjot, L., Brêthes, A., Chevalier, R., Dobremez, J.-F., Dumas, Y., Dumé, G., Forêt, M., Kieffer, C., Mirlyaz, W., Picard, J.-F., Richard, F., Savoie, J.-M., Seytre, L., Timbal, J., Touffet, J., Triesch, S., 2009a. RENECOFOR - Dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/95-2005). RENECOFOR, 456 p.
- *Archaux, F., Camaret, S., Dupouey, J.-L., Ulrich, E., Corcket, E., Bourjot, L., Brêthes, A., Chevalier, R., Dobremez, J.-F., Dumas, Y., Dume, G., Foret, M., Forgeard, F., Gallet, M.L., Picard, J.-F., Richard, F., Savoie, J.-M., Seytre, L., Timbal, J., Touffet, J., 2009b. Can we reliably estimate species richness with large plots? an assessment through calibration training. *Plant Ecology* 203, 303-315.
- *Archaux, F., Chevalier, R., Berthelot, A., 2010. Towards practices favourable to plant diversity in hybrid poplar plantations. *Forest Ecology and Management* 259, 2410-2417.
- *Archaux, F., Gosselin, F., Bergès, L., Chevalier, R., 2006. Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science* 17, 299-306.
- *Archaux, F., Henry, P.-Y., Gimenez, O., 2012. When can we ignore the problem of imperfect detection in comparative studies? *Methods in Ecology and Evolution* 3, 188-194.
- *Archaux, F., Lorel, C., Villemey, A., 2018. Landscape drivers of butterfly and burnet moth diversity in lowland rural areas. *Landscape Ecology* 33, 1725-1739.

- *Archaux, F., Martin, H., 2009. Hybrid poplar plantations in a floodplain have balanced impacts on farmland and woodland birds. *Forest Ecology and Management* 257, 1474-1479.
- *Archaux, F., Tillon, L., Fauvel, B., Martin, H., 2013. Foraging habitat use by bats in a large temperate oak forest: importance of mature and regeneration stands. *Le Rhinolophe* 19, 47-58.
- Assandri, G., Bogliani, G., Pedrini, P., Brambilla, M., 2019. Toward the next Common Agricultural Policy reform: Determinants of avian communities in hay meadows reveal current policy's inadequacy for biodiversity conservation in grassland ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 56, 604-617.
- Baeten, L., Hermy, M., Verheyen, K., 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. *Journal of Vegetation Science* 20, 209-223.
- Baguette, M., 2004. The classical metapopulation theory and the real, natural world: A critical appraisal. *Basic and Applied Ecology* 5, 213-224.
- *Baltzinger, M., Archaux, F., Dumas, Y., 2012. Tree litter and forest understorey vegetation: a conceptual framework to understand the effects of tree litter on a perennial geophyte, *Anemone nemorosa*. *Annals of Botany* 109, 1175-1184.
- *Baltzinger, M., Archaux, F., Gosselin, M., Chevalier, R., 2011. Contribution of forest management artefacts to plant diversity at a forest scale. *Annals of Forest Science* 68, 395-406.
- *Baltzinger, M., Marell, A., Archaux, F., Perot, T., Leterme, F., Deconchat, M., 2016. Overabundant ungulates in French Sologne? Increasing red deer and wild boar pressure may not threaten woodland birds in mature forest stands. *Basic and Applied Ecology* 17, 552-563.
- Baranyi, G., Saura, S., Podani, J., Jordan, F., 2011. Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators* 11, 1301-1310.
- Barbier, S., Chevalier, R., Loussot, P., Berges, L., Gosselin, F., 2009. Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management* 258, S176-S186.
- **Barnagaud, J.-Y., Barbaro, L., Hampe, A., Jiguet, F., Archaux, F., 2013. Species' thermal preferences affect forest bird communities along landscape and local scale habitat gradients. *Ecography* 36, 1218-1226.
- **Barnagaud, J.-Y., Devictor, V., Jiguet, F., Barbet-Massin, M., Le Viol, I., Archaux, F., 2012. Relating Habitat and Climatic Niches in Birds. *Plos One* 7, 0032819 .
- **Barnagaud, J.Y., Devictor, V., Jiguet, F., Archaux, F., 2011. When species become generalists: on-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography* 20, 630-640.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51-57.
- Bas, Y., Bas, D., Julien, J.-F., 2017. Tadarida: A Toolbox for Animal Detection on Acoustic Recordings. *Journal of Open Research Software* 5.
- *Bergès, L., Avon, C., Arnaudet, L., Archaux, F., Chauchard, S., Dupouey, J.L., 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understorey plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions* 22, 3-16.
- Bergès, L., Pellissier, V., Avon, C., Verheyen, K., Dupouey, J.L., 2013. Unexpected long-range edge-to-forest interior environmental gradients. *Landscape Ecology* 28, 439-453.

- Bertrand, R., Perez, V., Gegout, J.C., 2012. Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology* 18, 2648-2660.
- Blondel, J., Cuvillier, R., 1977. Une méthode simple et rapide pour décrire les habitats d'oiseaux: le stratiscope. *Oikos* 29, 326-331.
- Blondel, J., Farré, H., 1988. The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in European forests. *Oecologia* 75, 83-93.
- Bocedi, G., Palmer, S.C.F., Pe'er, G., Heikkinen, R.K., Matsinos, Y.G., Watts, K., Travis, J.M.J., 2014. RangeShifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 388-396.
- *Bouget, C., Brin, A., Tellez, D., Archaux, F., 2015. Intraspecific variations in dispersal ability of saproxylic beetles in fragmented forest patches. *Oecologia* 177, 911-920.
- *Boulanger, V., Dupouey, J.L., Archaux, F., Badeau, V., Baltzinger, C., Chevalier, R., Corcket, E., Dumas, Y., Forgeard, F., Marell, A., Montpied, P., Paillet, Y., Picard, J.F., Said, S., Ulrich, E., 2018. Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Global Change Biology* 24, E485-E495.
- *Bouvet, A., Paillet, Y., Archaux, F., Tillon, L., Denis, P., Gilg, O., Gosselin, F., 2016. Effects of forest structure, management and landscape on bird and bat communities. *Environmental Conservation* 43, 148-160.
- Brunialti, G., Frati, L., Malegori, C., Giordani, P., Malaspina, P., 2019. Do Different Teams Produce Different Results in Long-Term Lichen Biomonitoring? *Diversity* 11, 43.
- Calabrese, J.M., Fagan, W.F., 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2, 529-536.
- Camprodon, J., Brotons, L., 2006. Effects of undergrowth clearing on the bird communities of the Northwestern Mediterranean Coppice Holm oak forests. *Forest Ecology and Management* 221, 72-82.
- Chaudhary, A., Burivalova, Z., Koh, L.P., Hellweg, S., 2016. Impact of Forest Management on Species Richness: Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs. *Scientific Reports* 6, 23954.
- Chebib, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrene, E., Francois, C., Gritti, E.S., Legay, M., Page, C., Thuiller, W., Viovy, N., Leadley, P., 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters* 15, 533-544.
- *Chevalier, R., Alignier, A., Andrieu, E., Archaux, F., 2015. Effet de l'exposition sur la richesse et la composition floristique des lisières forestières dans le Gâtinais oriental (Loiret). *Revue Forestière Française* 5, 387-405.
- *Chevalier, R., Archaux, F., Berthelot, A., Carnot-Milard, L., Duprez, M., Gaudin, S., Villemey, A., 2013. Le concept de forêt ancienne s'applique-t-il aux peupleraies cultivées ? Test de pertinence avec la flore des vallées de champagne. *Revue Forestière Française* 4, 375-388.
- **Cocquelet, A., Marell, A., Bonthoux, S., Baltzinger, C., Archaux, F., 2019. Direct and indirect effects of ungulates on forest birds' nesting failure? An experimental test with artificial nests. *Forest Ecology and Management* 437, 148-155.
- Coron, C., Calenge, C., Giraud, C., Julliard, R., 2018. Bayesian estimation of species relative abundances and habitat preferences using opportunistic data. *Environmental and Ecological Statistics* 25, 71-93.

- De Frenne, P., Baeten, L., Graae, B.J., Brunet, J., Wulf, M., Orczewska, A., Kolb, A., Jansen, I., Jamoneau, A., Jacquemyn, H., Hermy, M., Diekmann, M., De Schrijver, A., De Sanctis, M., Decocq, G., Cousins, S.A.O., Verheyen, K., 2011. Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests. *Journal of Ecology* 99, 600-609.
- Diaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., Campbell, B.D., 2007. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology* 13, 313-341.
- Dixon, P.M., Pechmann, J.H.K., 2005. A statistical test to show negligible trend. *Ecology* 86, 1751-1756.
- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araujo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W.D., Kuhn, I., Ohlemuller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schroder, B., Schurr, F.M., Wilson, R., 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30, 609-628.
- Dufour, O., Gineste, B., Bas, Y., Le Corre, M., Artieres, T., 2016. First automatic passive acoustic tool for monitoring two species of procellariids (*Pterodroma barau* and *Puffinus bailloni*) on Reunion Island, Indian Ocean. *Ecological Informatics* 35, 55-60.
- Elton, C., 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson.
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40, 1649-1663.
- Ferry, C., Frochot, B., 1970. L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne : étude de deux successions écologiques. *Terre et Vie*, 153-250.
- Giraud, C., Calenge, C., Coron, C., Julliard, R., 2016. Capitalizing on opportunistic data for monitoring relative abundances of species. *Biometrics* 72, 649-658.
- Gosselin, M., Paillet, P., 2017. *Mieux intégrer la biodiversité dans la gestion forestière (nouvelle édition)*. Quae.
- Greenslade, P., Florentine, S.K., Hansen, B.D., Gell, P.A., 2016. Biases encountered in long-term monitoring studies of invertebrates and microflora: Australian examples of protocols, personnel, tools and site location. *Environmental Monitoring and Assessment* 188, 491.
- Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34, 427-433.
- Gurevitch, J., Koricheva, J., Nakagawa, S., Stewart, G., 2018. Meta-analysis and the science of research synthesis. *Nature* 555, 175-182.
- Hanski, I., 1994. A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63, 151-162.
- Harary, F., 1972. *Graph Theory*. Addison Wesley, Reading, Massachusetts.
- Helbig, C., Dransch, D., Boettinger, M., Devey, C., Haas, A., Hlawitschka, M., Kuenzer, C., Rink, K., Schafer-Neth, C., Scheuermann, G., Kwasnitschka, T., Unger, A., 2017. Challenges and strategies for the visual exploration of complex environmental data. *International Journal of Digital Earth* 10, 1070-1076.
- Helle, P., Mönkkönen, M., 1990. Forest succession and bird communities: theoretical aspects and practical implications. In: Keast, A. (Ed.), *Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities*. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 299–318.
- *Henneron, L., Aubert, M., Archaux, F., Bureau, F., Dumas, Y., Ningre, F., Richter, C., Balandier, P., Chauvat, M., 2017a. Forest plant community as a driver of soil biodiversity: experimental evidence from collembolan assemblages through large-scale and long-term removal of oak canopy trees *Quercus petraea*. *Oikos* 126, 420-434.

- *Henneron, L., Chauvat, M., Archaux, F., Akpa-Vinceslas, M., Bureau, F., Dumas, Y., Mignot, L., Ningre, F., Perret, S., Richter, C., Balandier, P., Aubert, M., 2017b. Plant interactions as biotic drivers of plasticity in leaf litter traits and decomposability of *Quercus petraea*. *Ecological Monographs* 87, 321-340.
- *Henneron, L., Chauvat, M., Archaux, F., Akpa-Vinceslas, M., Bureau, F., Dumas, Y., Ningre, F., Richter, C., Balandier, P., Aubert, M., 2018. Plasticity in leaf litter traits partly mitigates the impact of thinning on forest floor carbon cycling. *Functional Ecology* 32, 2777-2789.
- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., Lawesson, J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91, 9-22.
- Hermý, M., Verheyen, K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research* 22, 361-371.
- Hines, J., 2006. PRESENCE version 2.0. In. United States Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel Maryland, USA.
- Holt, C.A., Fuller, R.J., Dolman, P.M., 2010. Experimental evidence that deer browsing reduces habitat suitability for breeding Common Nighthales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis* 152, 335-346.
- Holt, C.A., Fuller, R.J., Dolman, P.M., 2014. Exclusion of deer affects responses of birds to woodland regeneration in winter and summer. *Ibis* 156, 116-131.
- Hubbell, S.P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. In, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Cold Spring Harbor, pp. 415-427.
- IPBES, 2016. Assessment report on scenarios and models of biodiversity and ecosystem services. In: Ferrier, S.N., K.N., Leadley, P., Alkemade, R., Acosta, L.A., Akçakaya, H.R., Brotons, L., Cheung, W.W.L., Christensen, V., Harhash, K.A., Kabubo-Mariara, J., Lundquist, C., Obersteiner, M., Pereira, H.M., Peterson, G., Pichs-Madruga, R., Ravindranath, N., Rondinini, C., Wintle, B.A. (Eds.).
- Jabot, F., Faure, T., Dumoulin, N., 2013. EasyABC: performing efficient approximate Bayesian computation sampling schemes using R. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 684-687.
- Jirinec, V., Cristol, D.A., Leu, M., 2017. Songbird community varies with deer use in a fragmented landscape. *Landscape and Urban Planning* 161, 1-9.
- Jorgensen, P.S., Bohning-Gaese, K., Thorup, K., Tottrup, A.P., Chylarecki, P., Jiguet, F., Lehikoinen, A., Noble, D.G., Reif, J., Schmid, H., van Turnhout, C., Burfield, I.J., Foppen, R., Vorisek, P., van Strien, A., Gregory, R.D., Rahbek, C., 2016. Continent-scale global change attribution in European birds - combining annual and decadal time scales. *Global Change Biology* 22, 530-543.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters* 9, 1237-1244.
- Julliard, R., Jiguet, F., Couvet, D., 2004. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology* 10, 148-154.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesova, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermý, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Gotzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.K., Kuhn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Romermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., Peco,

- B., 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96, 1266-1274.
- Kuhn, E., Lenoir, J., Piedallu, C., Gegout, J.C., 2016. Early signs of range disjunction of submountainous plant species: an unexplored consequence of future and contemporary climate changes. *Global Change Biology* 22, 2094-2105.
- Kuhn, I., Durka, W., Klotz, S., 2004. BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions* 10, 363-365.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Ouml, ckinge, E., auml, rtel, M., Pino, J., Rod, agrave, Ferran, Stefanescu, C., iacute, Teder, T., Zobel, M., Steffan, 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 564-571.
- Kéry, M., Schaub, M., 2011. Bayesian population analysis using WinBUGS: A hierarchical perspective. Academic Press.
- **Lalechère, E., Jabot, F., Archaux, F., Deffuant, G., 2017. Non-equilibrium plant metapopulation dynamics challenge the concept of ancient/recent forest species. *Ecological Modelling* 366, 48-57.
- **Lalechère, E., Jabot, F., Archaux, F., Deffuant, G., 2017. Non-equilibrium plant metapopulation dynamics challenge the concept of ancient/recent forest species. *Ecological Modelling* 366, 48-57.
- **Lalechère, E., Jabot, F., Archaux, F., Deffuant, G., 2018. Projected regional forest plant community dynamics evidence centuries-long effects of habitat turnover. *Journal of Vegetation Science* 29, 480-490.
- *Larrieu, L., Gosselin, F., Archaux, F., Chevalier, R., Corriol, G., Dauffy-Richard, E., Deconchat, M., Gosselin, M., Ladet, S., Savoie, J.M., Tillon, L., Bouget, C., 2018. Cost-efficiency of cross-taxon surrogates in temperate forests. *Ecological Indicators* 87, 56-65.
- *Le Roux, M., Redon, M., Archaux, F., Long, J., Vincent, S., Luque, S., 2017. Conservation planning with spatially explicit models: a case for horseshoe bats in complex mountain landscapes. *Landscape Ecology* 32, 1005-1021.
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomology Society of America* 71, 237-240.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17, 373-387.
- MacArthur, R.H.W., Edward O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton (New Jersey).
- Machar, I., Cermak, P., Pechanec, V., 2018. Ungulate Browsing Limits Bird Diversity of the Central European Hardwood Floodplain Forests. *Forests* 9, 373.
- Mackenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 2248-2255.
- *Marell, A., Archaux, F., Korboulewsky, N., 2009. Floral herbivory of the wood anemone (*Anemone nemorosa* L.) by roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Plant Species Biology* 24, 209-214.
- *Martin, H., Labbe, S., Baldet, P., Archaux, F., Philippe, G., 2017. Detecting tree water deficit by very low altitude remote sensing. *Iforest-Biogeosciences and Forestry* 10, 215-219.

- Martin, J.L., Stockton, S.A., Allombert, S., Gaston, A.J., 2010. Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction. *Biological Invasions* 12, 353-371.
- McGarigal, K., Marks, B.J., 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. General Technical Report - US Department of Agriculture, Forest Service.
- Miller, D.A., Nichols, J.D., McClintock, B.T., Grant, E.H.C., Bailey, L.L., Weir, L.A., 2011. Improving occupancy estimation when two types of observational error occur: non-detection and species misidentification. *Ecology* 92, 1422-1428.
- Morrison, L.W., 2016. Observer error in vegetation surveys: a review. *Journal of Plant Ecology* 9, 367-379.
- Munoz, F., Grenie, M., Denelle, P., Taudiere, A., Laroche, F., Tucker, C., Violle, C., 2018. ecolottery: Simulating and assessing community assembly with environmental filtering and neutral dynamics in R. *Methods in Ecology and Evolution* 9, 693-703.
- Newson, S.E., Bas, Y., Murray, A., Gillings, S., 2017. Potential for coupling the monitoring of bush-crickets with established large-scale acoustic monitoring of bats. *Methods in Ecology and Evolution* 8, 1051-1062.
- Norouzzadeh, M.S., Nguyen, A., Kosmala, M., Swanson, A., Palmer, M.S., Packer, C., Clune, J., 2018. Automatically identifying, counting, and describing wild animals in camera-trap images with deep learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115, E5716-E5725.
- Oleksa, A., Chybicki, I.J., Gawronski, R., Svensson, G.P., Burczyk, J., 2013. Isolation by distance in saproxylic beetles may increase with niche specialization. *Journal of Insect Conservation* 17, 219-233.
- **Paillet, Y., Archaux, F., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., Gosselin, F., Guilbert, E., 2017. Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *Forest Ecology and Management* 389, 176-186.
- **Paillet, Y., Archaux, F., du Puy, S., Bouget, C., Boulanger, V., Debaive, N., Gilg, O., Gosselin, F., Guilbert, E., 2018. The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *Journal of Applied Ecology* 55, 2147-2159.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjalten, J., Odor, P., Avon, C., Bernhardt-Romermann, M., Bijlsma, R.J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Meszaros, I., Sebastia, M.T., Schmidt, W., Standovar, T., Tothmeresz, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2010. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology* 24, 101-112.
- *Paillet, Y., Coutadeur, P., Vuidot, A., Archaux, F., Gosselin, F., 2015. Strong observer effect on tree microhabitats inventories: A case study in a French lowland forest. *Ecological Indicators* 49, 14-23.
- Palmer, G., Stephens, P.A., Ward, A.I., Willis, S.G., 2015. Nationwide trophic cascades: changes in avian community structure driven by ungulates. *Scientific Reports* 5, 15601.
- Pascual-Hortal, L., Saura, S., 2006. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology* 21, 959-967.
- Pellissier, V., Bergès, L., Nedeltcheva, T., Schmitt, M.C., Avon, C., Cluzeau, C., Dupouey, J.L., 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science* 24, 9-24.

- *Perot, T., Vallet, P., Archaux, F., 2013. Growth compensation in an oak-pine mixed forest following an outbreak of pine sawfly (*Diprion pini*). *Forest Ecology and Management* 295, 155-161.
- Petit, R.J., Pineau, E., Demesure, B., Bacillieri, R., Ducouso, A., Kremer, A., 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 9996-10001.
- Reim, E., Baguette, M., Gunter, F., Fischer, K., 2018. Emigration propensity and flight performance are decoupled in a butterfly. *Ecosphere* 9, e02502.
- Royle, J.A., 2004. N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* 60, 108-115.
- Ruete, A., Fritz, O., Snäll, T., 2014. A model for non-equilibrium metapopulation dynamics utilizing data on species occupancy, patch ages and landscape history. *Journal of Ecology* 102, 678-689.
- Saas, Y., Gosselin, F., 2014. Comparison of regression methods for spatially-autocorrelated count data on regularly-and irregularly-spaced locations. *Ecography* 37, 476-489.
- Saura, S., Pascual-Hortal, L., 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* 83, 91-103.
- Saura, S., Torne, J., 2009. Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling & Software* 24, 135-139.
- Smith, A.C., Harrison, P.A., Soba, M.P., Archaux, F., Blicharska, M., Egoh, B.N., Eros, T., Domenech, N.F., Gyorgy, A.I., Haines-Young, R., Li, S., Lommelen, E., Meiresonne, L., Ayala, L.M., Mononen, L., Simpson, G., Stange, E., Turkelboom, F., Uiterwijk, M., Veerkamp, C.J., de Echeverria, V.W., 2017. How natural capital delivers ecosystem services: A typology derived from a systematic review. *Ecosystem Services* 26, 111-126.
- Stevens, V.M., Trochet, A., Van Dyck, H., Clobert, J., Baguette, M., 2012. How is dispersal integrated in life histories: a quantitative analysis using butterflies. *Ecology Letters* 15, 86.
- Stevens, V.M., Turlure, C., Baguette, M., Stevens, V.M., Turlure, C., Baguette, M., 2010. A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 85, 625-642.
- *Terraube, J., Archaux, F., Deconchat, M., van Halder, I., Jactel, H., Barbaro, L., 2016. Forest edges have high conservation value for bird communities in mosaic landscapes. *Ecology and Evolution* 6, 5178-5189.
- Tischendorf, L., Fahrig, L., 2000. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* 15, 633-641.
- Troudet, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R., Legendre, F., 2017. Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports* 7.
- *Van Calster, H., Chevalier, R., Van Wyngene, B., Archaux, F., Verheyen, K., Hermy, M., 2008. Long-term seed bank dynamics in a temperate forest under conversion from coppice-with-standards to high forest management. *Applied Vegetation Science* 11, 251-260.
- *Van Halder, I., Thierry, M., Villemey, A., Ouin, A., Archaux, F., Barbaro, L., Balent, G., Benot, M.L., 2017. Trait-driven responses of grassland butterflies to habitat quality and matrix composition in mosaic agricultural landscapes. *Insect Conservation and Diversity* 10, 64-77.
- Verheyen, K., Vellend, M., Van Calster, H., Peterken, G., Hermy, M., 2004. Metapopulation dynamics in changing landscapes: A new spatially realistic model for forest plants. *Ecology* 85, 3302-3312.

- **Villemey, A., van Halder, I., Ouin, A., Barbaro, L., Chenot, J., Tessier, P., Calatayud, F., Martin, H., Roche, P., Archaux, F., 2015. Mosaic of grasslands and woodlands is more effective than habitat connectivity to conserve butterflies in French farmland. *Biological Conservation* 191, 206-215.
- *Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation* 144, 441-450.
- **Wei, L., Hulin, F., Chevalier, R., Archaux, F., Gosselin, F., 2016. Is plant diversity on tractor trails more influenced by disturbance than by soil characteristics? *Forest Ecology and Management* 379, 173-184.
- **Wei, L., Villemey, A., Hulin, F., Bilger, I., Yann, D., Chevalier, R., Archaux, F., Gosselin, F., 2015a. Plant diversity on skid trails in oak high forests: A matter of disturbance, micro-environmental conditions or forest age? *Forest Ecology and Management* 338, 20-31.
- **Wei, L.P., Chevalier, R., Archaux, F., Gosselin, F., 2015b. Influence of stand attributes and skid trail area on stand-scale ground flora diversity. *Canadian Journal of Forest Research* 45, 1816-1826.

VIII. Curriculum Vitae

Frédéric Archaux
15/03/1975
Ingénieur en Chef des Ponts, Eaux et Forêts
Marié, deux enfants
<http://orcid.org/0000-0002-9996-0006>

POSITION PROFESSIONNELLE

- 2003 - Groupement de Nogent sur Vernisson, UR EFNO
 Écosystèmes Forestiers, Irstea, Nogent-sur-Vernisson
- 2017 - ... Directeur-régional adjoint et Directeur de l'Unité de recherche EFNO
- 2015 - 2017 Directeur-adjoint de l'Unité de recherche EFNO
- 2011 - 2017 Co-responsable de la cellule internationale au sein du thème de
 Recherche SEDYVIN
- 2009 - 2017 Chef d'équipe Biodiversité spécifique
- 2003 - ... Ingénieur-chercheur
- 2012 - ... Président du Conseil scientifique du Conservatoire des Espaces Naturels
 Centre - Val de Loire
- 2007 - 2012 Membre du Conseil Scientifique Régional du Patrimoine Naturel d'Ile-de-France

FORMATION

- 2000 - 2002 Doctorat en écologie (CEFE-CNRS, J. Blondel) : « Avifaune et changement
 global : aspects méthodologiques et changements à long terme des
 communautés d'oiseaux dans les Alpes françaises », Université Montpellier II
- 1998 - 1999 DEA Biologie de l'Evolution et Ecologie (CEFE-CNRS, P. Jouventin, J.-D.
 Lebreton)
- 1996 - 1999 Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts (ENGREF)
- 1995 - 1997 Institut National Agronomique Paris-Grignon (INA P-G)

PROJETS

Coordination de projets nationaux

- 2012 - 2015 Levana « Influence de l'organisation des paysages agricoles sur la distribution
 et la dispersion des papillons » (APR DIVA3 ; partenaires : UMR 1201
 INRA/INP Toulouse (DYNAFOR), UMR 1202 INRA Bordeaux (BIOGECO),
 UMR 7204 MNHN CESRP, UMR 7206 MNHN Éco-anthropologie et
 Ethnobiologie, USR CNRS 2936 Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS à
 Moulis)
- 2011 - 2014 Distrafor « Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame
 forestière » (APR BGF ; Irstea Aix-en-Provence, UMR 1137 Ecologie et
 Ecophysiologie Forestière Université de Nancy / INRA Nancy, Ecole

d'Ingénieurs de Purpan – Université de Toulouse, UMR 1201 INRA/INP (DYNAFOR), UMR Bioemco IRD, CRPF Ile de France).

Participation à projets européens

- 2012 - 2017 OpenNESS « Operationalisation of natural capital and ecosystem services » (FP7, 35 instituts européens, <http://www.openness-project.eu/>)
- 2005 - 2009 AlterNET « A Long-Term Biodiversity, Ecosystem and Awareness Research Network » (FP6, 27 instituts européens, <http://www.alter-net.info/>)
- 2003 - 2005 Expertise franco-allemande « Sécheresse et canicule 2003 » (GIP Ecofor, Justus-Liebig-Universität de Giessen)

Participation à projets nationaux

- 2017 - 2020 VGI4Bio « Méthodes d'analyse des indicateurs de biodiversité dans le contexte agricole centrés données et utilisateurs VGI » (ANR ; partenaires : Irstea (TSCF, TETIS), IRIT, MNHN, LPO, Geosystems)
- 2013 - 2015 Passifor « Propositions d'Amélioration du Système de Suivi de la Biodiversité Forestière » (APR MAAF ; partenaires : GIP Ecofor, INRA URZF)
- 2011 - 2014 Bilisse « Comment la biodiversité des lisières renforce des services écologiques ? » (APR BGF ; partenaires : UMR 1201 INRA/INP Toulouse (DYNAFOR), UMR 1202 INRA Bordeaux (BIOGECO))
- 2011 - 2014 Imprebio « Impact de l'intensité des prélèvements forestiers sur la biodiversité » (APR BGF ; partenaires : UMR 547 INRA Clermont-Ferrand (PIAF), EA-1293 Université de Rouen (ECODIV), UMR 1092 INRA Champenoux (LERFOB), Office National des Forêts Fontainebleau, IMEP Aix-Marseille)
- 2011 - 2014 GNB « Gestion, Naturalité, Biodiversité » (APR BGF ; partenaires : Office National des Forêts Fontainebleau, Réserves Naturelles de France Quétigny, UMR TETIS - Irstea)
- 2012 - 2014 ISCAR « Indicateurs de structure et de composition du peuplement et biodiversité : test de différents indicateurs de biodiversité et modélisation de leur évolution sous différents scénarii de gestion » (MEDDE-DEB)
- 2012 - 2014 MOCHAB « Modélisation de la distribution des espèces : un outil pour l'évaluation, la conservation des habitats d'espèces et des continuités écologiques » (MEDDE-DEB, partenaires : Irstea Aix-en-Provence)
- 2005 - 2010 VALLEES « Biodiversité floristique, entomologique et ornithologique des vallées alluviales de Champagne-Ardenne » (APR BGF ; partenaires : FCBA, IDF, CNPF, CRPF Champagne-Ardenne, CFPPA Croigny, IFN)
- 2002 - 2004 Outils de mesure de la diversité floristique en chênaie pour un suivi dans le temps à l'échelle du massif forestier (APR IFB ; partenaire : Office National des Forêts)

Participation à projets régionaux

- 2016-2018 COSTAUD « Contribution des Ongulés au fonctionnement de l'écosystème et Aux services rendus à Chambord » (APR IR Région Centre ; partenaires : Univ Tours-CITERES, INSA Val de Loire)

2013-2015 DYSERSE « DYnamique SPatiale et temporelle de l'EngRillagement en Sologne et Services Ecosystémiques » (APR IR Région Centre ; partenaires : Univ Orléans-CEDETE, INRA-CEFS, Biotope)

Autres participations à projets

2018 PATRAMES « Papillons et trames » (DEB 2017) (post-doc de M. Balbi, partenaires : IRSTEA LISC)
2007 - ... RENECOFOR « Réseau National de suivi à long terme des écosystèmes forestiers » (partenaires : Office National des Forêts, UMR 1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestière Université de Nancy / INRA Nancy, EA-1293 Université de Rouen (ECODIV))

ENCADREMENT

Post-Doctorat

2018 - 2018 Manon Balbi « Comparaison statistique de modélisation statique et dynamique de l'effet du paysage sur la distribution de la biodiversité » (*co-encadrement, EFNO-LISC, Encadrants Fabien Laroche, Franck Jabot*)

Doctorat

2017 - ... Alexis Laforge « Chiroptères, infrastructures routières et fragmentation du paysage » (*co-encadrement, ED Université de Toulouse, Encadrant Luc Barbaro, INRA Dynafor*)
2015 - 2018 Yoan Paillet « Les microhabitats des arbres : facteurs d'influence, lien avec la biodiversité et potentiel indicateur » (*encadrement principal, ED ABIES, Directeur Eric Guilbert, MNHN*)
2014 - 2017 Etienne Lalechère « Apports des modèles de métapopulations hors équilibre pour l'évaluation des trames vertes » (*co-encadrement, ED Université de Clermont-Ferrand, Encadrant Franck Jabot, Irstea Clermont-Ferrand*)
2012 - 2015 Anne Villemey « Influence de la mosaïque paysagère sur la distribution spatiale des papillons de jour » (*encadrement principal, ED Université d'Orléans, Directeur Philip Roche, Irstea Aix-en-Provence*)
2011 - 2014 Liping Wei « Structured impacts of tree species abundance and composition and soil compaction on floristic biodiversity in lowland French forests: observational and experimental approaches » (*co-encadrement, ED Université d'Orléans, Directeur Frédéric Gosselin*)
2008 - 2011 Jean-Yves Barnagaud « L'avifaune commune face aux changements anthropiques : comprendre les facteurs de vulnérabilité à travers la structure et les variations de la niche écologique » (*encadrement principal, ED Université d'Orléans, Directeur Thierry Boulinier, CEFE-CNRS, Montpellier*)

Master 2

2016 - 2017 Amanda Cocquelet (M2 Ethologie Saint-Etienne, encadrement avec A. Mârell, Irstea Nogent)

- Joseph Langridge (M2 EBE Paris, co-encadrement avec L. Tillon, ONF)
- 2014 - 2015 Claire Lorel (M2 EBE Paris)
- 2013 - 2014 Simon Rolland (M2 EBE Paris)
- Elodie Tinland (ENSAIA Nancy, co-encadrement avec B. Fontaine, MNHN)
- Eudes Jouët-Pastré (M2 EBE Paris, co-encad. T. Cordonnier, Irstea Grenoble)
- 2012 - 2013 Jad Abou-Ghantous (M2 Descartes Paris, encadrement avec F. Gosselin et P. Balandier, Irstea Nogent)
- Aurélié Bouvet (M2 EEB Tours, co-encadrement avec Y. Paillet, Irstea Nogent)
- Donatien François (M2 BEE Poitiers)
- Théophile Olivier (M2 EBE Paris, co-encad. avec B. Fontaine, MNHN)
- Adrien Lenfant (M2 EBE Paris, co-encad. avec F. Jabot, Irstea Clermont-Ferrand)
- 2009 - 2010 Anne Villemeay (AgroCampus Rennes, co-encad. avec JY Barnagaud, Irstea)
- 2007 - 2008 Marie Thiberville (Master 2 EBE Paris)
- 2006 - 2007 Noémie Bakkaus (Master ETAH Orléans)

Autres encadrements

- 2012- 2013 Marie Leroux (CDD, co-encadrement avec S. Luque)
- Mathilde Redon (PostDoc, co-encadrement avec S. Luque, Irstea Grenoble)
- 2008-2009 Stephen Dulignée (Master 1 ETAH Orléans)

ENSEIGNEMENT

Formation initiale

- 2015 – ... Modéliser la distribution des espèces : des modèles simples, des modèles complexes, des modèles utiles. Master 1 FAMB Université d'Orléans, cours 2h
- 2008 – 2011 Biodiversité forestière et changement climatique. 2008-2011, Master 2 ETAH Université d'Orléans, cours 4h
- 2010 – 2011 Jury du master ETAH Université d'Orléans
- 2008 – 2009 Ecologie et diversité des oiseaux forestiers. Formation des Ingénieurs Forestiers (FIF AgroParisTech) – 1^{ère} année – 2008-2009, Nogent-sur-Vernisson, TD 4h

Formation continue

Stage d'initiation aux analyses statistiques - Description des données, distributions, principe des tests et tests usuels – Réseau micromammifères ONF, Nogent-sur-Vernisson novembre 2011, cours/TD 8h

Stage d'initiation à l'échantillonnage - Premiers résultats des sessions de capture 2006. Perspectives pour le réseau micromammifères ONF. Stage micromammifères ONF Rambouillet 30 mars 2007, cours/TD 4h

Jury de thèse

- 2018 Anouk Glad (LESSEM, Irstea Grenoble)
- 2015 Laurent Tillon (Université Paul Sabatier de Toulouse)
- 2013 Baptiste Regnery (Université Pierre-et-Marie Curie)
- 2012 Karine Princé (Université Pierre-et-Marie Curie)
Jean-Charles Raynaud (EPHE Montpellier)
- 2011 Brice Giffard (Université de Bordeaux 1)
- 2010 Audrey Alignier (Université Paul Sabatier de Toulouse)
- 2008 Jean-Luc Abadie (MNHN-CESRP)

Comité de thèse

- 2017 – 2019 Roger Clery (UMR CITERES, Université Tours)
- 2016 – 2018 Floriane Kondratow (EI Purpan)
- 2016 – 2018 Claire Lorel (MNHN Paris)
- 2014 – 2016 Juliet Abadie (Irstea Aix-en-Provence)
- 2012 – 2014 Yohan Charbonnier (INRA Biogeco)
- 2010 – 2012 Nivia Luzuriaga (MNHN, Brunoy)
- 2008 – 2015 Laurent Tillon (ONF-Université P. Sabatier de Toulouse)
- 2007 – 2009 Yves Bas (MNHN-CESRP)

PUBLICATIONS

Articles scientifiques

- Cocquelet A, Mârell A, Bonthoux S, Baltzinger C, Archaux F 2019. Direct and indirect effects of ungulates on forest birds' nesting failure? An experimental test with artificial nests. *Forest Ecology and Management* 437: 148-155.
- Laforge A., Archaux, F, Bas Y, Goux N, Calatayud F, Latge N, Barbaro L 2019. Landscape context matters for attractiveness and effective use of road underpasses by bats. *Biological Conservation* (sous presse)
- Lalechère E, Jabot F, Archaux F, Deffuant G 2019. Relative importance of landscape and species characteristics on extinction debt, immigration credit and relaxation time after habitat turnover. *Population Ecology* (sous presse)
- Langridge J, Pisanu B, Laguet S, Archaux F, Tillon L 2019. The role of complex vegetation structures in determining hawking bat activity in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 448: 559-571.
- Larrieu L, Gosselin F, Archaux F, Chevalier R, Corriol G, Dauffy-Richard E, Deconchat M, Gosselin M, Ladet S, Savoie J-M, Tillon L, Bouget C 2019. Assessing the potential of routine stand variables from multi-taxon data as habitat surrogates in European temperate forests? *Ecological Indicators* 104: 116-126.
- Paillet Y, Debaive N, Archaux F, Cateau E, Gilg O, Guilbert O 2019. Nothing else matters? Tree diameter and living status have more effects than biogeoclimatic context on microhabitat number and occurrence: An analysis in French forest reserves. *PLoS ONE* (sous presse)

- Andrieu E, Cabanettes A, Alignier A., van Halder I, Alard D, Archaux F, Barbaro L, Bouget C, Bailey S, Corcket E, Deconchat M, Vigan M, Villemey A, Ouin A 2018. Edge contrast does not modulate edge effect on plants and pollinators. *Basic & Applied Ecol* 27: 83–95.
- Archaux F, Lorel C, Villemey V 2018. Landscape drivers of butterfly and burnet moth diversity in lowland rural areas. *Landscape Ecology* 33(10): 1725-1739.
- Boulanger V, Dupouey J-L, Archaux F, Baltzinger C, Chevalier R, Corcket E, Dumas Y, Forgeard F, Mârell A, Montpied P, Paillet Y, Saïd S, Ulrich E 2018. Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Global Change Biology* 24 (2): e485–e495.
- Boulanger V, Dupouey J-L, Archaux F, Baltzinger C, Chevalier R, Corcket E, Dumas Y, Forgeard F, Mârell A, Montpied P, Paillet Y, Saïd S, Ulrich E 2018. The role of ungulates in nowadays temperate forests. A response to Fløjgaard et al. (DOI:10.1111/gcb.14029). *Global Change Biology* 24 (6): e741-e742
- Henneron L, Chauvat M, Archaux F, Akpa-Vinceslas M, Bureau F, Dumas Y, Ningre F, Richter C, Balandier P, Aubert M 2018. Plasticity in leaf litter traits of *Quercus petraea* partly mitigates the impact of thinning on forest floor carbon cycling. *Functional Ecology* 32 (12): 2777–2789.
- Lalechère E, Jabot F, Archaux F, Deffuant G 2018. Projected regional forest plant community dynamics evidence centuries-long effects of habitat turnover. *Journal of Vegetation Science* 29 (3): 480–490.
- Larrieu L, Archaux F, Chevalier R, Corriol G, Dauffy-Richard E, Deconchat M, Gosselin F, Ladet S, Savoie J-M, Tillon L, Bouget C 2018. Cost-efficiency of cross-taxon surrogates in temperate forests. *Ecol Indic* 87: 56–65.
- Paillet Y, du Puy S, Archaux F, Bouget C, Boulanger V, Debaive N, Gilg O, Gosselin F, Guilbert E 2018. The indicator side of tree microhabitats: a multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *J Applied Ecol* 55 (5): 2147-2159.
- Henneron L, Aubert M, Archaux F, Bureau F, Dumas Y, Ningre F, Richter C, Balandier P, Chauvat M 2017. Forest plant community as a driver of soil biodiversity: experimental evidence from collembolan assemblages through large-scale and long-term manipulation of tree canopy opening. *Oikos* 126 (3): 420–43
- Henneron L, Chauvat M, Archaux F, Akpa-Vinceslas M, Bureau F, Dumas Y, Mignot L, Ningre F, Perret S, Richter C, Balandier P, Aubert M 2017. Plant interactions as biotic drivers of plasticity in leaf litter traits and decomposability of *Quercus petraea*. *Ecological Monographs* 87 (2): 321–340.
- Lalechère E, Jabot F, Archaux F, Deffuant G 2017. Non-equilibrium plant metapopulation dynamics challenges the concept of ancient/recent forest species. *Ecol Modelling* 366: 48-57.
- Le Roux M, Redon M, Archaux F, Long J, Luque S 2017. Conservation planning with spatially explicit models: a case for horseshoe bats in complex mountain landscapes. *Landscape Ecology* 32 (5): 1005–1021.
- Martin H, Labbé S, Baldet P, Archaux F, Philippe G 2017. Detecting tree water deficit by very low altitude remote sensing. *iForest* 10: 215-219.
- Paillet Y, Archaux F, Boulanger V, Debaive N, Fuhr M, Gilg O, Gosselin F, Guilbert E 2017. Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *Forest Ecology and Management* 389: 176–186.
- Smith A, Harrison P, Perez-Soba M, Archaux F, Blicharska M, Egoh B, Eros T, Fabrega N, Irma Gyorgy A, Haines-Young R, Li S, Lommelen E, Meiresonne L, Miguel Ayala L,

- Mononen L, Simpson G, Stange E, Turkelboom F, Uiterwijk M, Veerkamp C, Wyllie de Echeverria V 2017. How natural capital delivers ecosystem services: a typology derived from a systematic review. *Ecosystem Services* 26: 111–126.
- van Halder I, Thierry M, Villemey A, Ouin A, Archaux F, Barbaro L, Benot M-L 2017. Trait-driven responses of grassland butterflies to habitat quality and matrix composition in mosaic agricultural landscapes. *Insect Conservation and Diversity* 10 (1): 64–77.
- Baltzinger M, Mårell A, Archaux F, Pérot T, Leterme F, Deconchat M 2016. Overabundant ungulates in French Sologne? Increasing red deer and wild boar pressure may not threaten woodland birds in mature forest stands. *Basic and Applied Ecology* 17 (6): 552–563.
- Bergès L, Avon C, Arnaudet L, Archaux F, Chauchard S, Dupouey J-L 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understory plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions* 22: 3–16.
- Bouvet A, Paillet Y, Archaux F, Tillon L, Denis P, Gilg O, Gosselin F 2016. Effects of forest structure, management abandonment and landscape features on birds and bats and implications for their conservation. *Environmental Conservation* 43 (2): 148–160.
- Olivier T, Schmucki R, Fontaine B, Villemey A, Archaux F 2016. Butterfly assemblages in residential gardens are driven by species' habitat preference and mobility. *Landscape Ecology* 31(4): 865–876.
- Terraube J, Archaux F, Deconchat M, van Halder I, Jactel H, Barbaro L 2016. Forest edges have high conservation value for bird communities in mosaic landscapes. *Ecology and Evolution* 6: 5178–5189.
- Villemey A, Peterman WE, Richard M, Ouin A, van Halder I, Stevens VM, Baguette M, Roche P, Archaux F 2016. Butterfly dispersal in farmland: a replicated landscape genetics study on the meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*). *Landscape Ecology* 31: 1629–1641.
- Wei L, Hulin F, Chevalier R, Archaux F, Gosselin F 2016. Is plant diversity on tractor trails more influenced by disturbance than by soil characteristics? *For Ecol Manage* 379: 173–184.
- Bouget C, Brin A, Tellez D, Archaux F 2015. Intraspecific variations in dispersal ability of saproxylic beetles in fragmented forest patches. *Oecologia* 177 (3): 911–920.
- Paillet Y, Coutadeur P, Vuidot A, Archaux F, Gosselin F 2015. Strong observer effect on tree microhabitats inventories: A case study in a French lowland forest. *Ecological Indicators* 49: 14–23.
- Villemey A, van Halder I, Ouin A, Barbaro L, Chenot J, Tessier P, Calatayud F, Martin H, Roche P, Archaux F 2015. Mosaic of grasslands and woodlands is more effective than habitat connectivity to conserve butterflies in French farmland. *Biological Conservation* 191: 206–215.
- Wei L, Villemey A, Hulin F, Bilger I, Dumas Y, Chevalier R, Archaux F, Gosselin F 2015. Plant diversity on skid trails in oak high forests: A matter of disturbance, micro-environmental conditions or forest age? *Forest Ecology and Management* 338: 20–31.
- Wei L, Chevalier R, Archaux F, Gosselin F 2015. Influence of stand attributes and skid trail area on stand-scale ground flora diversity. *Canadian Journal of Forest Research* 45: 1816–1826.
- Archaux F, Tillon L, Fauvel B, Martin H 2013. Foraging habitat use by bats in a large temperate oak forest: importance of mature and regeneration stands. *Le Rhinolophe* 19 : 47–58.

- Barnagaud J-Y, Barbaro L, Hampe A, Jiguet F, Archaux F 2013. Species' thermal preferences affect forest bird communities along landscape and local scale habitat gradients. *Ecography* 36 (11) : 1218–1226.
- Pérot T, Vallet P, Archaux F 2013. Growth compensation in an oak-pine mixed forest following an outbreak of pine sawfly (*Diprion pini*). *Forest Ecology and Management* 295 : 155–161.
- Baltzinger M, Archaux F, Dumas Y 2012. Tree litter and forest understory vegetation: a conceptual framework to understand the effects of tree litter on a perennial geophyte *Anemone nemorosa*. *Annals of Botany* 109 (6) : 1175–1184.
- Barnagaud J-Y, Devictor V, Jiguet F, Barbet-Massin M, Le Viol I, Archaux F 2012. Relating habitat and climatic niches in birds. *PLoS ONE* 7(3): e32819.
- Archaux F, Henry P-Y, Gimenez O 2012. When can we ignore the problem of imperfect detection in comparative studies? *Methods in Ecology and Evolution* 3(1): 188–194.
- Vuidot A, Paillet Y, Archaux F, Gosselin F 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation* 144 : 441–450.
- Barnagaud J-Y, Devictor V, Jiguet F, Archaux F 2011. When species become generalist: ongoing large scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography* 20 : 630–640.
- Baltzinger M, Archaux F, Gosselin M, Chevalier R 2011. Contribution of forest management artefacts to plant diversity at a forest scale. *Annals of Forest Science* 68 : 395-406.
- Archaux F, Chevalier R, Berthelot A 2010. Towards practices favourable to plant diversity in hybrid poplar plantations. *Forest Ecology and Management* 259 : 2410–2417.
- Archaux F 2009. Could we get better estimates of plot species richness from multiple-observer plant censuses? *Journal of Vegetation Science* 20: 603–611.
- Archaux F, Camaret S, Dupouey J-L, Ulrich E, Corcket E, Bourjot L, Brêthes A, Chevalier R, Dobremez J-F, Dumas Y, Dumé G, Forêt M, Forgeard F, Lebret-Gallet M, Picard J-F, Richard F, Savoie J-M, Seytre L, Timbal J 2009. Can we reliably estimate species richness with large plots? An assessment through calibration training. *Plant Ecology* 203 : 303–315.
- Archaux F, Martin H 2009. Hybrid poplar plantations in a floodplain have balanced impacts on farmland and woodland birds. *Forest Ecology and Management* 257: 1474–1479.
- Mårell A, Archaux F, Korboulewsky N 2009. Floral herbivory of wood anemone (*Anemone nemorosa* L.) by roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Plant Species Biology* 24 : 209–214.
- Archaux F, Bergès L 2008. Optimising vegetation monitoring. A case study in French lowland forests. *Environmental Monitoring and Assessment* 141 : 19–25.
- Archaux F, Henry P-Y, Balança G 2008. High turnover and moderate fidelity of White Storks *Ciconia ciconia* at a European wintering site. *Ibis* 150 : 421-424.
- Paillet Y, Archaux F, Breton V, Brun J-J 2008. A quantitative assessment of the ecological value of sycamore maple habitats in the French Alps. *Annals of Forest Science* 65: 713p1–713p11.
- van Calster H, Chevalier R, Van Wyngene B, Archaux F, Verheyen K, Hermy M 2008. Long-term seed bank dynamics in a temperate forest under conversion from coppice-with-standards to high forest management. *Applied Vegetation Science* 11 : 251–260.
- Archaux F, Bakkaus N 2007. Relative impact of stand structure, tree composition and climate on mountain bird communities. *Forest Ecology and Management* 247 (1-3): 72–79.

- Archaux F 2007. Are mountains refuges for farmland bird species? A case study in the northern French Alps. *Bird Study* 54: 73–79.
- Archaux F, Bergès L, Chevalier R 2007. Are plant censuses carried out on small quadrats more reliable than on larger ones? *Plant Ecology* 188 (2): 179–190.
- Archaux F, Wolters V 2006. Impact of summer drought on forest biodiversity: what do we know? *Annals of Forest Science* 63 (6): 645–652.
- Archaux F, Gosselin F, Bergès L, Chevalier R 2006. Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science* 17 (3): 299–306.
- Archaux F, Balança G, Henry P-Y, Zapata G 2004. Wintering of white storks in Mediterranean France. *Waterbirds* 27 (4): 441–445.
- Archaux, F 2004. Breeding upwards when climate is becoming warmer: no bird response in the French Alps. *Ibis* 146 (1): 138–144.
- Archaux F 2003. Birds and climate change. *Vie et Milieu-Life and Environment* 53 (1): 33–41.
- Archaux F, Blondel J 2003. Long-term trends in bird communities in the northern Alps: consequences of changes in land use? *Avian Science* 3: 107–114.
- Braillet C, Charmantier A, Archaux F, Dos Santos A, Perret P, Lambrechts M 2002. Two blue tit *Parus caeruleus* populations from Corsica differ in social dominance. *Journal of Avian Biology* 33 (4): 446–450.

Articles techniques

- Archaux F, Paillet Y 2018. Biodiversité et naturalité anthropique. *Rendez-vous techniques ONF* 56 : 40–44.
- Cocquelet A, Baltzinger C, Archaux F 2018. Les ongulés contribuent-ils à la prédation des nids de passereaux en sous-bois, et si oui comment ? *Lettre d'Information du Réseau Ongulés sauvages* 22 : 26–29.
- Gosselin F, Paillet Y, Gosselin M, Durrieu S, Larrieu L, Mârell A, Boulanger V, Debaive N, Archaux F, Bouget C, Gilg O, Rocquencourt A, Drapier N, Dauffy-Richard 2018. Gestion, Naturalité et Biodiversité : présentation générale du projet de recherche et de son approche. *Rendez-vous techniques ONF* 56 : 20–32.
- Gosselin M, Christophe Bouget C, Frédéric Archaux F, Paillet Y, Boulanger V, Debaive N, Gosselin F 2018. Projet GNB : synthèse des relations entre naturalité anthropique, naturalité biologique et biodiversité. *Rendez-vous techniques ONF* 56 : 56–64.
- Villemey A, Archaux F 2018. Quel est le rôle de la connectivité des habitats sur les papillons en contexte agricole ? *Sciences, Eaux & Territoires* 25 : 72–77.
- Le Roux M, Redon M, Vincent S, Tillon L, Bouix T, Archaux F, Luque S 2016. La modélisation spatiale des habitats et des corridors : un outil pour la conservation et la gestion des chauves-souris. *Symbioses* 34 : 28–34.
- Chevalier R, Alignier A, Andrieu E, Archaux F 2015. Effet de l'exposition sur la richesse et la composition floristique des lisières forestières dans le Gâtinais oriental (Loiret). *Revue Forestière Française* 5 : 387–405.
- Chevalier R, Archaux F, Berthelot A, Carnot-Milard L, Duprez M, Gaudin S, Villemey A 2013. Le concept de forêt ancienne s'applique-t-il aux peupleraies cultivées ? Test de pertinence avec la flore des vallées de champagne. *Revue Forestière Française* 65 : 375–388.

- Gosselin M, Bonhême I, Archaux F, Nivet C 2012. Suivi national de la biodiversité forestière : état des lieux, pistes d'amélioration. *Revue Forestière Française* 64 : 665–682.
- Tillon L, Muller Y, Archaux F 2012. Restitution de l'atelier n°1 Amélioration continue, acquisition, intégration des connaissances et évaluation des préconisations. *Rendez-vous techniques ONF*, n° HS 6, p. 74–75.
- Berthelot A, Chevalier R, Archaux F, Gaudin S 2011. Biodiversité floristique dans les peupleraies de Champagne-Ardenne. *Revue Forestière Française* 63 : 33–44.
- Archaux F 2010. Réflexions méthodologiques sur les relevés et les suivis de biodiversité. *Sciences, Eaux & Territoires* 3 : 70–75.
- Chevalier R, Gautier G, Archaux F 2010. Relevés floristiques pour le suivi de la biodiversité végétale dans les écosystèmes forestiers : éléments de réflexion pour faire les bons choix. *Revue Forestière Française* LXII: 141–154.
- Archaux F 2009. Les oiseaux face au changement climatique. *Forêt-entreprise* 186 : 8–10.
- Archaux F 2009. Les oiseaux face au changement climatique. *Forêt wallonne* 100 : 27–31.
- Archaux F 2008. Les oiseaux face au changement climatique. *Rendez-vous techniques ONF* 20: 65–68.
- Archaux F, Dupouey J-L, Heuzé P 2008. La flore dans le réseau RENECOFOR : avancées méthodologiques et premières tendances sur 10 ans. *Rendez-vous techniques ONF*, n° Hors-Série 4 : 95–98.
- Archaux F 2006. Sécheresse et biodiversité forestière : un sujet à défricher. *Rendez-vous techniques ONF*, n° 11 : 41–45.

Articles naturalistes

- Archaux F, Chatard P 2018. Contribution à l'inventaire des Microhétérocères du Loiret (3e note) (Lepidoptera Micropteroidea, Eriocranioidea, Nepticuloidea, Adeloidea, Tischerioidea, Tineoidea, Gracillarioidea, Yponomeutoidea, Gelechioidea, Choreutoidea, Epermenioidea, Alucitoidea, Pterophoroidea et Thyridoidea). *Alexanor* 28 (8), 2018 (2019) : 619-645.
- Archaux F, Chatard P 2018. Contribution à l'inventaire des Microhétérocères du Loiret (1ère note) (Insecta Lepidoptera : Pyralidae, Crambidae). *Alexanor* 28 (3), 2017 (2018) : 195-225.
- Chatard P, Archaux F 2018. Contribution à l'inventaire des Microhétérocères du Loiret (2e note) (Lepidoptera Tortricidae). *Alexanor*, 28 (5), 2018 : 338-356.
- Chatard P, Archaux F 2018. Les Eupithécies de la collection Bonneil : premières mentions pour le département du Loiret d'*Eupithecia inturbata* (Hübner, [1817]) et d'*Eupithecia plumbeolata* (Haworth, 1809) (Lepidoptera Geometridae Larentiinae). *Alexanor* 28 (3), 2017 (2018) : 229-232.
- Archaux F, Chatard P 2017. Première observation d'*Eupithecia egenaria* (Herrich-Schäffer, [1848]) dans le département du Loiret (Lepidoptera Geometridae Larentiinae). *Alexanor* 28 (12) : 98-100.
- Archaux F, Bichaud M, Chatard P, Fauchaux F, Lévêque A 2017. Intérêt et limites des collections anciennes : cas des genres *Pyrgus* et *Carcharodus* du Loir-et-Cher dans la collection Pichery (XIXe siècle) (Lepidoptera Hesperiiidae). *Alexanor* 27 (7) : 481–492.
- Lévêque A, Archaux F, Fauchaux F 2017. Contribution à l'inventaire des Hétérocères du Loiret (5e note) (Lepidoptera Geometridae : Sterrhinae) (Lepidoptera Geometridae : Sterrhinae). *Alexanor* 27 (7) : 421–440.

- Archaux F, Bichaud M, Chatard P, Fauchaux F, Lévêque A 2016. Zygènes et papillons de jour du Loiret. *Insectes* 182 (3) : 13–18.
- Fauchaux F, Lévêque A, Archaux F. 2014. Contribution à l'inventaire des Hétérocères du Loiret (4e note) (Lepidoptera Noctuoidea : Erebidae et Nolidae). *Alexanor* 25 (8) : 465–488.
- Lévêque A, Archaux F, Fauchaux F 2012. Contribution à l'inventaire des Hétérocères du Loiret (3e note) (Lepidoptera Geometridae : Archiearinae, Alsophilinae, Geometrinae, Ennominae). *Alexanor* 24 (8) : 435–471.
- Archaux F, Fauchaux F, Lévêque A 2011. Contribution à l'inventaire des Hétérocères du Loiret (2ème note) (Lepidoptera : Drepanidae, Notodontidae, Lymantriidae, Arctiidae). *Alexanor* 24 (6) : 409–428.
- Archaux F, Jacquemin G, Leconte R, Luquet G Chr, Mora F, Noël F, Pinston H, Robert J-C, Ruffoni A 2011. Synthèse des observations récentes et anciennes de *Libelloides coccajus* (Denis & Schiffermüller) et *L. longicornis* (Linné) dans la moitié nord de la France (Neuroptera, Ascalaphidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 116 (3) : 365–387.
- Archaux F, Lévêque A 2011. Découverte de *Thera vetustata* ([Denis & Schiffermüller], 1775) dans le Loiret, espèce nouvelle pour la région Centre (Lepidoptera Geometridae Larentiinae). *Alexanor* 24 (4) Suppl : 45–49.
- Lévêque A, Fauchaux F, Archaux F 2011. Contribution à l'inventaire des Hétérocères du Loiret (1ère note) (Lepidoptera : Hepialidae, Cossidae, Limacodidae, Lasiocampidae, Endromidae, Saturniidae, Sphingidae). *Alexanor* 24 (4) Suppl : 21–37.
- Lévêque A, Fauchaux F, Archaux F 2011. Redécouverte d'*Euphydryas maturna* dans le Loiret près d'un siècle et demi après sa dernière mention (Lepidoptera Nymphalidae). *Alexanor* 24 (6) : 395–397.
- Archaux F 2009. Les rhopalocères du Domaine des Barres, Est du Loiret (45). *Recherches Naturalistes en Région Centre* 17: 39–45.
- Martin H, Archaux F 2008. *Aeshna isocetes* (Müller, 1767) nouvelle espèce pour le département du Cher (Odonata, Anisoptera, Aeshnidae). *Martinia* 24 : 135.

Ouvrage et chapitres d'ouvrages

- Archaux F, Bergès L, Chauchard S, Dupouey J-L, Luque S 2016. Continuité forestière dans le temps et l'espace. In : *Naturalité des eaux et des forêts*. Vallauri D, Chauvin C, Brun J-J, Fuhr M, Sardat N, André J, Eynard-Machet R, Rossi M, De Palma J-P (eds), Editions Lavoisier Tec&Doc, p. 145–150.
- Gosselin F, Boulanger V, Debaive N, Gilg O, Gosselin M, Dauffy-Richard E, Archaux F, Bouget C, Paillet Y 2016. Gestion forestière, naturalité et biodiversité. Premiers enseignements de l'étude de la biodiversité après plus de 20 ans de non-exploitation. In : *Naturalité des eaux et des forêts*. Vallauri D, Chauvin C, Brun J-J, Fuhr M, Sardat N, André J, Eynard-Machet R, Rossi M, De Palma J-P (eds), Editions Lavoisier Tec&Doc, p. 56–63.
- Archaux F, Chatard P, Fauchaux F, Lévêque A, avec la collaboration de M Bichaud, 2015. Les papillons du Loiret. Atlas des Rhopalocères et Zygènes du Loiret (2000-2013). Société pour le Muséum d'Orléans et les Sciences (So.MOS) et Alexanor édits., Orléans et Paris, 344 p.

- Sardat N, Curt T, Ganteaume A, Girard F, Jappiot M, Lampin C, Long M, Prévosto B, Ripert C, Vennetier M, Brahic E, Dehez J, Deuffic P, Rambonilaza M, Sergent A, Terreaux J-P, Adra W, Berger F, Bigot C, Bourrier F, Breton V, Brun J-J, Chauvin C, Clouet N, Cordonnier T, Corona C, Courbaud B, De Danieli S, Defossez E, Fuhr M, Jancke O, Kunstler G, Lafond V, Lopez J, Luque S, Monnet J.M, Redon M, Regolini A, Rey F, Saenger A, Thierion V, Vanpeene S, Cernesson F, Chaffaut I, Deshayes M, Durrieu S, Kosuth P, Ose K, Archaux F, Balandier P, Baldet P, Ballon P, Baltzinger C, Bergès L, Bouget C, Chevalier R, Collin E, Gosselin F, Marell A, Lassauce A, Paillet Y, Pérot T, Philippe G, Vallet P. 2011. Quelle forêt pour les hommes ? Cemagref éditions.
- Archaux F 2006. Tarin des aulnes : *Carduelis spinus*. In : Oiseaux remarquables de Provence. Ecologie, statut et conservation, Lascève M, Crocq C, Kabouche B, Flitti A, Dhermain F (éds). Delachaux et Niestlé : p290.
- Gosselin F, Archaux F, Gosselin M. 2005. Suivre la biodiversité en forêt : Pourquoi ? Quoi ? Comment ? In : De l'observation des écosystèmes forestiers à l'information sur la forêt, Landmann G, Landeau S (eds), Editions Quae, p. 26–32.

Rapports

- Archaux F, Laroche F, Jabot F, Balbi M 2018. Papillons et trames vertes (PATRAMES). Rapport final DEB 2017-2018.
- Archaux F 2015. Levana - Influence de l'organisation des paysages agricoles sur la distribution et la dispersion des papillons. Rapport final DIVA3 2012-2015.
- Archaux F 2014. DISTRAFOR - Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière. Rapport final BGF 2010-2014.
- Balandier P, Archaux F 2014. IMPREBIO - Impact de l'intensité des prélèvements forestiers sur la biodiversité. Rapport final BGF 2010-2014.
- Chevalier R, Archaux F 2011. Biodiversité floristique et des rhopalocères dans les tranchées forestières créées par les lignes THT. Étude menée dans le département du Loiret (45). Rapport RTE.
- Archaux F, Boulanger V, Camaret S, Corcket E, Dupouey J-L, Forgeard F, Heuzé P, Lebrét-Gallet M, Mârell A, Payet K, Ulrich E, Antonetti P, Behr P, Bourjot L, Brêthes A, Chevalier R, Dobremez J-F, Dumas Y, Dumé G, Forêt M, Kieffer C, Mirlyaz W, Picard J-F, Richard F, Savoie J-M, Seytre L, Timbal J, Touffet J, Triesch S 2009. RENECOFOR - Dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/95-2005). Editeur : Office National des Forêts, Direction Technique et Commerciale Bois, ISBN 978-2-84207-339-8, 456 p.
- Berthelot A, Chevalier R, Dauffy-Richard E, Archaux F, Gaudin S, Gonin P, Duprez M 2009. Biodiversité floristique, entomologique et ornithologique des vallées alluviales de Champagne-Ardenne : Rôle de l'antécédent historique et de l'intensité des entretiens de peupleraies, en interaction avec la station et en référence aux habitats forestiers et prairiaux sub-naturels. Rapport final MEDDE.
- Archaux F 2007. Détection hétérodyne des chauves-souris : effet opérateur. Rapport Office National des Forêts.
- Chevalier R, Gautier G, Legrand J-P, Royer E, Témoin J-L, Archaux F 2007. Méthode de relevé de végétation par parcelle entière : étude de l'effet opérateur en forêt de Rambouillet (78). Rapport Office National des Forêts.

- Dauffy-Richard E, Archaux F 2007. Méthodes d'échantillonnage des Coléoptères carabiques : biais inter-habitats et nombre minimal d'unités d'échantillonnage pour estimer la richesse spécifique. Rapport Office National des Forêts.
- Archaux F 2006. Eléments pour la mise au point d'un protocole de suivi des micromammifères en forêt. Rapport Office National des Forêts.
- Archaux F 2006. Impact du changement climatique sur la biodiversité forestière. Synthèse bibliographique. Rapport Office National des Forêts.
- Gosselin M, Valadon A, Bergès L, Dumas Y, Gosselin F, Baltzinger C, Archaux F 2006. Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : état des connaissances et recommandations. Rapport Office National des Forêts.
- Thiébaud C, Archaux F 2006. L'avifaune et gestion forestière : mise en place d'un suivi en forêt domaniale de Bellême. Rapport au Parc Naturel Régional du Perche.
- Archaux F 2005. Influence de la durée d'écoute et de la saisonnalité pour des relevés de chauve-souris par détection ultra-sonore. Rapport Office National des Forêts.
- Archaux F, Bergès L, Chevalier R 2005. Techniques d'échantillonnage de la végétation pour le suivi et la caractérisation de la biodiversité : tests de méthodes à l'intention des gestionnaires. Rapport final MEDDE (DERF).
- Archaux F, Thiébaud C 2005. Impact de la diversité en essences et de la stratification verticale pour l'avifaune de plaine. Cas des grands massifs forestiers du Parc Naturel Régional du Perche. Rapport Office National des Forêts.
- Archaux F, Thiébaud C 2005. Evolution des communautés d'oiseaux au cours du cycle de futaie régulière du Chêne sessile. Cas des grands massifs forestiers du Parc Naturel Régional du Perche. Rapport Office National des Forêts.
- Archaux F, Thiébaud C 2005. Impact de l'ouragan Lothar sur l'avifaune des grands massifs forestiers du Parc Naturel Régional du Perche. Rapport Office National des Forêts.
- Chevalier R, Dumas Y, Archaux F 2005. Méthode de suivi de la biodiversité en forêt. Action Flore menée en 2005 : Influence de l'effet opérateur pour des relevés floristiques effectués sur des parcelles entières. Rapport Office National des Forêts.
- Landmann G, Landeau S, Archaux F, Breda N, Candau J-N, Couture S, Deshayes M, Desprez-Loustau M-L, Dupont O, Gartner K, Peyron J-L, Piou D, Rebetez M, Rouault G, Schindler D, Stach N, Thoroe C, Vanini A, Warzée N, Wolters V 2005. Expertise collective scientifique et technique : effets de la sécheresse et de la canicule 2003 sur les forêts. Rapport final.
- Gosselin M, Archaux F, Chevalier R, Le Jean Y. Outils de mesure de la diversité floristique en chênaie pour un suivi dans le temps à l'échelle du massif forestier. Rapport final IFB.

Conférences invitées

- Animation de session « Petites chouettes de montagne, préconisations de gestion forestière ». Deuxièmes rencontres Petites chouettes de montagne, Allevard, 5 novembre 2016.
- "Observatoires de la biodiversité : rôles et défis des réserves naturelles", Point de vue du chercheur sur les échanges de la journée, 2-3 Décembre 2008, MNHN, Paris.
- Séminaire GIP-Ecofor « Biodiversité et gestion forestière : Restitution des projets de 2005 », 9-11 septembre 2009, présentation des résultats du projet Vallées alluviales en salle et sur le terrain, Châlons-en-Champagne (51).
- Séminaire ONF sur le projet Life+ FutMon, 24 mars 2009, Saumur, présentation des principaux résultats du rapport RENECOFOR 1995-2005.
- Entente franco-québécoise « Adaptation au changement climatique : forêts, espaces naturels et biodiversité », Co-animation d'une table ronde "Comment prendre en compte

l'adaptation dans la gestion et l'aménagement des forêts?", 15-16 septembre 2010. Pavillon de l'Eau, Paris.

Colloque IGD (Indicateurs de gestion forestière durable), intervention « Demain les Indicateurs de Gestion Durable : spatialiser et contextualiser pour donner du sens sur une étude critique des indicateurs existants » et animation de session, 6-7 novembre 2011, Montargis.

Groupe d'échanges TVB (RNF-ONF), présentation orale « Persistance et dispersion des espèces forestières au sein et en dehors des forêts. Etat du questionnement scientifique », 23 septembre 2011.

Séminaire de restitution Oiseaux des bois, co-animation de l'atelier « Amélioration continue, acquisition, intégration des connaissances et évaluation des préconisations », 4-5 novembre 2011. Campus ONF, Velaine-en-Haye.

Colloque Naturalité 2013 Chambéry, - Archaux F, Luque S, Bergès L, Chauchard S, Dupouey J-L. Continuité forestière dans le temps et l'espace : quelle importance pour la biodiversité ?

Communications orales

Gosselin F, Paillet Y, Gosselin M, Larrieu L, Mârell A, Boulanger V, Debaive N, Archaux F, Bouget C, Gilg O, Rocquencourt A, Drapier N. Forest management cessation and biodiversity: a (too short!) synthesis of a nationwide French project. Colloque IUFRO, Fribourg, 18-22 septembre 2017.

Henneron L, Chauvat M, Archaux F, Bureau F, Dumas Y, Ningre F, Richter C, Balandier P, Aubert M. Plant interactions as biotic drivers of plasticity in leaf litter traits and decomposability of *Quercus petraea* along an abundance gradient: consequences for forest floor turnover and C storage. Journées d'écologie fonctionnelle AnaEE. La Grande Motte, 28-31 mars 2017.

Bilger I, Archaux F Modélisation de la favorabilité des habitats pour les petites chouettes de montagne à l'échelle de la région Rhône-Alpes. Deuxièmes rencontres Petites chouettes de montagne, Allevard, 5 novembre 2016.

Dupouey J-L, Amiaud B, Chauchard S, Bergès L, Abadie J, Archaux F, Avon C, Bec R, Bonneville M, Burst M, Cordonnier T, Deconchat M, Decocq G, Delcourte M, Fuhr M, Grel A, Heintz W, Janssen P, Landmann G, Larrieu L, Leroy N, Montpied P, Panaïotis C, Renaux B, Rochel X, Thomas M, Salvaudon A, Vallauri D, Villemey A, 2016, Cartographie des forêts anciennes de France - Objectifs, bilan et perspectives, Colloque Géohistoire de l'environnement et des paysages, Toulouse, 12-14 octobre 2016.

Henneron L, Aubert M, Archaux F, Bureau F, Dumas Y, Ningre F, Richter C, Balandier P, Chauvat M. Forest plant community as a driver of soil biodiversity: experimental evidence from collembolan assemblages through large-scale and long-term removal of oak canopy trees (*Quercus petraea*). Colloque "SFEcologie 2016", Société française d'écologie, Marseille 24-28 octobre 2016.

Henneron L, Aubert M, Abgrall C, Archaux F, Bureau F, Dumas Y, Ningre F, Richter C, Salmon S, Balandier P, Chauvat M. Apport de l'approche par traits fonctionnels pour comprendre les liens plantes-faune du sol dans les écosystèmes forestiers. 15e journées TEBIS "Traits Ecologiques et Biologiques des organismes des Sols", Toulouse, 4 octobre 2016.

Henneron L, Chauvat M, Archaux F, Bureau F, Akpa-Vinceslas M, Daviller S, Dumas Y, Gattin I, Ningre F, Richter C, Seynave I, Balandier P, Aubert M. Forest management adaptation to climate change – soil biodiversity and ecosystem functioning response to stand density reduction. Wageningen Soil Conference, 26-27 août 2015.

- Boulanger V, Nicolas M, Richard B, Le Roncé I, Aubert M, Dupouey J-L, Archaux F. Monitoring forest species diversity feedback from 15-yrns of experience in France. Science for the Environment, Aarhus, 2 octobre 2015
- Vallet P, Hergigny B, Gosselin M, Archaux F. Evaluer le compromis productivité – biodiversité en forêt d'Orléans avec Simmem. Journées Capsis 2015, Nancy, 7 avril 2015.
- Villemey A, van Halder I, Ouin A, Barbaro L, Chenot J, Tessier P, Calatayud F, Martin H, Roche P, Archaux F. Butterflies and landscape connectivity. Do effects depend on species traits and conservation value? 27th International Congress for Conservation Biology – 4th European Congress for Conservation Biology, Montpellier, 2-6 août 2015
- Villemey A, Peterman W, Richard M, Ouin A, van Halder I, Stevens V, Baguette M, Roche P, Archaux F. Quantifying landscape resistance to species dispersal from genetic data: a multi-site study on the meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*). 9th International Association for Landscape Ecology World Congress, Portland (Oregon) 5-10 juillet 2015.
- Balandier P, Archaux F, Aubert M, Boulanger V, Chauvat M, Collet C, Donès N, Dumas Y, Henneron L, Magnin F, Marquier A, Ningre F, Perret S, Richter C, Rocquencourt A. Are thinning favourable for understorey vegetation and biodiversity in oak forest of France? 8th International Conference on Forest Vegetation Management, Halmstad, Suède, 25 août 2014.
- Bergès L, Arnaudet L, Archaux F, Avon C, Chauchard S, Dupouey, J.L. Gradients cœur-périphérie des communautés floristiques forestières : une question d'écologie du paysage, d'écologie historique ou des deux ? Ecoveg11- 11^{ème} Colloque d'Écologie des Communautés Végétales, Nancy, 25 mars 2015.
- Bergès L, Arnaudet L, Archaux F, Avon C, Chauchard S, Dupouey J-L. Le paysage passé explique les gradients à longue distance cœur-périphérie des communautés floristiques forestières. 7^{ème} journées françaises de l'Écologie du Paysage, Dijon, 27 octobre 2014.
- Jabot F, Lenfant A, Archaux F. Metapopulation dynamics and biodiversity inventories. International Statistical Ecology Conference ISEC, Montpellier, 1-4 juillet 2014.
- Ouin A, Andrieu E, Alard D, Alignier A, Archaux F, Bailey S, Barbaro L, Corcket E, van Halder I, Vigan M, Villemey A, Deconchat M. Impact de la structure des lisières bois / parcelles agricoles sur les plantes et les pollinisateurs (apoïdes et papillons). 7^{èmes} Journées Françaises de l'Écologie du Paysage, Dijon, 27-30 octobre 2014
- Archaux F, Luque S, Bergès L, Chauchard S, Dupouey J-L. Continuité forestière dans le temps et l'espace : quelle importance pour la biodiversité ? Colloque « Naturalité des eaux et des forêts – vers une autre culture », Chambéry, 17 septembre 2013.
- Bouget C, Archaux F, Brin A, Brustel H, Martin H, Nusillard B, Moliard C, Tellez D, Valladares L. Ancienneté forestière et biodiversité saproxylique. 7^{ème} congrès du Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones, Brens, 22 octobre 2013.
- Gosselin F, Boulanger V, Debaive N, Gilg O, Gosselin M, Dauffy-Richard E, Archaux F, Bouget C, Paillet Y. Gestion, Naturalité, Biodiversité (GNB) - Premiers enseignements de l'étude de la biodiversité après plus de 20 ans de non-exploitation. Colloque « Naturalité des eaux et des forêts – vers une autre culture », Chambéry, 17 septembre 2013.
- Bouget C, Archaux F, Gosselin M. Gestion forestière et biodiversité. Connaissances, pratiques et progrès possibles. Colloque Forgeco Mieux produire et préserver : quelles approches pour les forêts au sein des territoires ?, Lyon, 4 décembre 2012.

- Archaux F, Chauchard S, Dupouey J-L, Lamiche F. Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière – premiers résultats. 5èmes journées françaises de l'écologie du paysage, Aix-en-Provence, 7 novembre 2011.
- Gosselin M, Cartier D, Dumas Y, Gautrot T, Paillet Y, Ritz F, Archaux F, Gosselin F. Comparer la biodiversité entre forêts exploitées et réserves intégrales : le protocole de bryologie dans le projet Gestion, Naturalité, Biodiversité. 1ères rencontres françaises de bryologie, Paris, 14 octobre 2011.
- Paillet Y, Vuidot A, Archaux F, Gosselin F. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. International symposium on dynamics and ecological services of deadwood in forest ecosystems, Rouyn-Noranda (Canada), 15 mai 2011.
- Barnagaud J-Y, Archaux F. L'homogénéisation biotique : influence de la variabilité intra-spécifique de la spécialisation. Séminaires du Laboratoire Evolution et Diversité Biologique (EDB) de Toulouse, Toulouse, 14 décembre 2010.
- Barnagaud J-Y, Archaux F. L'homogénéisation biotique : influence de la variabilité intra-spécifique de la spécialisation. Séminaires de l'équipe Conservation des espèces, Restauration et Suivi des Populations (CERSP/MNHN) de Paris, Paris, FRA, 28/09/2010
- Barnagaud J-Y, Devictor V, Jiguet F, Archaux F. Quand les espèces se généralisent : un nouveau facteur d'homogénéisation des communautés. Ecologie 2010, Colloque national d'écologie scientifique, Montpellier, 2 septembre 2010.
- Boulanger V, Mârell A, Dupouey J-L, Archaux F, Paillet Y, Heuzé P, Baltzinger C, Saïd S 2010. Analyse de la réponse du sous-bois à la pression des grands herbivores au travers du réseau national d'enclos/exclos Renecofor couplé à un gradient de populations animales. Ecologie 2010, Montpellier.
- Paillet Y, Chevalier R, Archaux F, Bouget C, Dauffy-Richard E, Gosselin F Quantifier la réponse de la biodiversité à l'exploitation forestière : une approche multi-taxinomique. Journées francophones des sciences de la conservation de la biodiversité, Le réveil du Dodo III, Montpellier, 17 mars 2009.
- Dauffy-Richard E, Archaux F. La capturabilité des Coléoptères Carabidae dans les pièges à fosse varie-t-elle selon le degré d'ouverture des peuplements forestiers ?, Séminaire du Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones, Bédoin (84), 2008.
- Archaux F, Camaret S, Dupouey J-L, Ulrich E, Corcket E. Quelle qualité de nos relevés de végétation ? Comment l'améliorer ? 3ème colloque d'écologie des communautés végétales ECOVEG3, Bordeaux, 14-16 mars 2007.
- Archaux F, Dupouey J-L, Heuzé P 2007. Évolution de la composition floristique au sein du réseau en 10 ans. Variations interannuelles et à long terme. Colloque RENECOFOR, 15 ans de suivi des écosystèmes forestiers, Beaune, 9-11 mai 2007.
- Dauffy-Richard E, Archaux F, Bouget C. BiodivSamp: optimising sampling strategies for biodiversity monitoring. ALTER-Net All-Parties Conference, Majorque, Espagne, 5-9 février 2007.
- Dauffy-Richard E, Archaux F, Bouget C, Gosselin F. Does capturability of carabids in forest stands vary with silvicultural stages? XIII Carabidologists' Meeting, Blagoevgrad, Bulgarie, 20-24 août 2007.
- Archaux F, Richard E, Bouget C, Camaret S, Dupouey J-L, Devictor V. Suivis de biodiversité : l'indispensable compromis entre représentativité et qualité des données et faisabilité de l'échantillonnage. Réveil du Dodo, Paris, 7-9 mars 2006.

- Camaret S, Archaux F, Dupouey J-L, Ulrich E. Quality control of ground vegetation assessment in the French RENECOFOR (Level II) network: estimation of observer effects. Forests in a changing environment. Results of 20 years of ICP Forests monitoring, Göttingen, Allemagne, 25-27 octobre 2006.
- Archaux F, Wolters V Impact de la sécheresse estivale sur la biodiversité forestière. La sécheresse et la canicule 2003 : premier bilan, Paris, 14 décembre 2005.
- Gosselin F, Archaux F, Gosselin M. Suivre la biodiversité en forêt : pourquoi ? Quoi ? Comment ? De l'observation des écosystèmes forestiers à l'information sur la forêt, Paris, 2-3 février 2005.
- Richard E, Archaux F, Bouget C. Optimising sampling strategies for biodiversity monitoring. ALTER-Net WP Ra2 workshop "Methods for analysing trends in biodiversity data", Budapest, Hongrie, 9-11 mai 2005.
- Richard E, Archaux F, Bouget C. Research axes of the BiodivSamp group within ALTER-Net. 1st meeting of the BiodivSamp group "Optimising sampling strategies for biodiversity monitoring", Obergurgl, Autriche, 2-4 novembre 2005.
- Wolters V, Archaux F. Drought and forest biodiversity. Colloque international "Impact of the drought and heat 2003 on forests", Fribourg-en-Brisgau, Allemagne, 17-19 novembre 2004.
- Archaux F, Blondel J, Desmet J-F. Les zones de montagne constituent-elles des refuges pour l'avifaune des milieux cultivés ? 1ères journées francophones de Conservation de la biodiversité, Université Lyon 1, Villeurbanne, 22-25 avril 2003.
- Bergès L, Gosselin M, Archaux F, Chevalier R, Le Jean Y Outils de mesure de la diversité floristique en chênaie pour un suivi dans le temps à l'échelle du massif forestier. Séminaire "Biodiversité" de l'Institut Français de la Biodiversité, Paris, 28-29 avril 2003.
- Gosselin M, Chevalier R, Archaux F, Le Jean Y. Monitoring floristic diversity in managed forests. Effects of sampling designs. Colloque IUFRO 'Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe - From Ideas to Operationality', Florence, Italie, 12-15 novembre 2003.

Posters

- Henneron L, Chauvat M, Archaux F, Akpa-Vinceslas M, Bureau F, Dumas Y, Mignot L, Ningre F, Perret S, Richter C, Balandier P, Aubert M. Plant interactions as biotic drivers of intraspecific variability in leaf litter traits and decomposability of a foundation tree species (*Quercus petraea*). Colloque "SFEcologie 2016", Société française d'écologie, Marseille 24-28 octobre 2016.
- Bouvet A, Paillet Y, Archaux F, Tillon L, Gilg O, Gosselin F. Le bois mort : élément structurant des communautés d'oiseaux et de chauves-souris ? Colloque "Naturalité : vers une autre culture des eaux et des forêts", Chambéry, 17 août 2013.
- Le Roux M, Redon M, Tillon L, Bouix T, Vincent S, Fonters R, Archaux F, Luque S. Projet MochHab : modélisation de la distribution des espèces : un outil pour l'évaluation, la conservation des habitats d'espèces et des continuités écologiques. Colloque "Naturalité : vers une autre culture des eaux et des forêts", Chambéry, 17 août 2013.
- Barnagaud J-Y, Archaux F. Changes in species specialization at a large spatial scale. 5th meeting of the International Biogeography Society, Heraklion, Crète, 07-10 janvier 2011.
- Archaux F, Henry P-Y, Dupouey J-L, Gimenez O, Camaret S. Prendre en compte la détectabilité: Pourquoi? Comment? Quels résultats? Ecologie 2010, Colloque national d'écologie scientifique, Montpellier, 2 septembre 2010.

Archaux F, Dupouey J-L, Ulrich E, Camaret S. Quelle qualité des relevés de biodiversité ?
Ecologie 2010, Colloque national d'écologie scientifique, Montpellier, 2 septembre
2010.

Autres contributions

Conférence des Mardis de la science "Le déclin des papillons à la lumière des sciences
citoyennes », Centre Sciences, Orléans (45), 12 décembre 2017

Conférence des Mardis de la science "La biodiversité à la reconquête des forêts
métropolitaines », Centre Sciences, Orléans (45), 10 janvier 2017

Conférence fête de la science "L'évolution selon Darwin", 2009, Maison de la forêt de Paucourt
puis 19 janvier 2010 Jeudi de l'environnement d'Arbofolia, Châteaurenard (45)

Représentation du centre de Nogent à la Fête de la science 2010 (Université d'Orléans) et
2011 (Paris)

Sorties grand public découverte des papillons (de jour/ de nuit) Maison de la forêt, Paucourt
(45), 2010-2019, 2 sorties diurnes et 7 sorties nocturnes, aide à la mise en place d'un
sentier permanent de découverte des papillons en forêt de Montargis, aide à la
conception d'une exposition pour les 10ans de la Maison de la Forêt

Conférence "Quel impact du changement climatique sur la biodiversité" 15 décembre 2010
Châteaurenard (45) et 23 février 2010 MHN Bourges (18) sous l'égide de Centre
Sciences

Journées Jeunes recrutés Irstea Dourdan 22-23 juin 2010 (préparation et présentation poster
et participation à l'atelier organisé par la Direction relations internationales)