



HAL
open science

Conservation de la biodiversité à l'Anthropocène : quels rôles de la gestion forestière, de l'histoire, du paysage et des changements climatiques ?

Laurent Bergès

► To cite this version:

Laurent Bergès. Conservation de la biodiversité à l'Anthropocène : quels rôles de la gestion forestière, de l'histoire, du paysage et des changements climatiques ?. Sciences de l'environnement. UGA - Ecole Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et l'Environnement, 2022. tel-04426718

HAL Id: tel-04426718

<https://hal.inrae.fr/tel-04426718v1>

Submitted on 30 Jan 2024

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.

Copyright

Ecole Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et l'Environnement

Habilitation à Diriger des Recherches

par

Laurent Bergès

**Conservation de la biodiversité à l'Anthropocène :
quels rôles de la gestion forestière, de l'histoire, du paysage
et des changements climatiques ?**



Soutenue publiquement le 3 mai 2022

devant le jury composé de :

MONY Cendrine, Maître de Conférence HDR, UMR ECOBIO, Université Rennes 1
BARBARO Luc, Chargé de Recherche HDR, UMR DYNAFOR, INRAE Toulouse
DUTOIT Thierry, Directeur de Recherche, UMR IMBE, Aix-Marseille Université
FOLTÊTE Jean-Christophe, Professeur, UMR THEMA, Université de Franche-Comté
HERMY Martin, Professeur, Université Catholique de Louvain, Belgique
PORCHER Emmanuelle, Professeure, UMR CESCO, MNHN, Sorbonne Université
THUILLER Wilfried, Directeur de Recherche, UMR LECA Université Grenoble Alpes

Rapporteuse
Rapporteur
Examineur
Examineur
Rapporteur
Examinatrice
Examineur



Près de trois ans ont passé. Ces trois années ont amené bien des changements en moi. La nature – aux alentours d'Ajmabad et de Labatuliya – m'a tant captivé que j'en ai presque oublié la ville. Je n'ai plus d'attraction que pour la solitude, les grands ciels étoilés, si bien qu'une fois où j'étais allé à Patna pour quelques jours, j'ai eu le plus grand mal à supporter ces étroites rues macadamisées, je n'avais plus qu'une envie, revenir à Labatuliya. Retrouver le dôme inversé du ciel bleu sur l'infini vert des champs, des forêts succédant aux forêts. Là où il n'y a pas d'avenues, pas de maisons en briques, pas de bruit de klaxon, là où dans les interstices d'un sommeil profond résonnent seuls les jappements des chacals qui indiquent le passage des heures, ou le tambourinement des troupes de *nilgai*, ou encore le bruit sourd des sabots des buffles sauvages dans le silence de la nuit.

Mes supérieurs m'écrivaient lettre sur lettre pour me presser de distribuer les terres à des fermiers. Je savais que c'était un des principaux devoirs de ma tâche, mais je ne me décidais pas à détruire la paix de ces bosquets secrets. Les métayers qui prendraient des terres en fermage ne le feraient pas pour conserver intacte la forêt, qu'ils défricheraient aussitôt pour y cultiver leurs récoltes, y construire des maisons où habiter. Cette belle étendue déserte, les forêts, l'étang, cette chaîne de collines, tout se transformerait en colonies humaines. Effrayées par la foule, les déesses sylvestres s'enfuiraient et, avec l'arrivée des hommes, l'enchantement de la forêt disparaîtrait, toute beauté perdue.

Je n'avais pas de mal à imaginer ce que serait ce village car il y en avait beaucoup de semblables sur la route de Purnea, Patna ou Monghyr : des petites maisons de plain-pied ou à un étage, laides, mal construites, entassées les unes à côté des autres, des bidonvilles serrés, des buissons de ronce au milieu des ordures, des tas de bouse près des étables des vaches et des buffles. On y puiserait de l'eau au puits, autour duquel une foule d'hommes et de femmes vêtus d'habits sales se presserait. Au-dessus du sanctuaire de Hanuman la bannière flotterait, une troupe d'enfants nus, couverts de poussière, joueraient dans la rue. Ils porteraient autour du cou un collier d'argent en forme de croissant de lune.

Voilà ce qu'on aurait, en échange de ce qu'on avait !

C'était une grande richesse que cette immense région de forêt ininterrompues, libres, si merveilleusement belles. Dans n'importe quel autre pays, on en aurait fait un parc national où les citadins seraient venus de temps en temps pour y revigorer leur esprit las au sein de la nature. Il n'en était pas question. Pour quelle raison les propriétaires des terrains renonceraient-ils à les mettre en fermage pour les laisser en jachère ?

J'étais venu ici pour installer des fermiers. J'étais venu détruire ce paysage et ces forêts, et voilà que j'étais tombé amoureux de cette merveilleuse nature sylvestre. Je m'efforçais d'en reculer le jour. Quand je sortais seul, à cheval, les après-midis ombragés ou les nuits brillantes de clair de lune, je regardais tout autour de moi et je me disais : est-ce moi qui vais détruire de mes propres mains cette beauté ? Cette vaste plaine boisée, parsemée de rochers, perdue en elle-même, indifférente aux autres... La belle enchanteresse avait ravi mon cœur.

Extrait de *De la forêt* (1939), Bibhuti Bhoushan Banerji (1894-1950)



Couverture : Paysage - scène de 'Thanatopsis' (1850) d'Asher Brown Durand, *Metropolitan Museum of Art*, New-York.

Remerciements

Mes remerciements vont tout d'abord aux membres du jury qui ont accepté d'évaluer mes travaux et discuter de mon projet de recherche : Cendrine Mony, Emmanuelle Porcher, Luc Barbaro, Thierry Dutoit, Jean-Christophe Foltête, Martin Hermy et Wilfried Thuiller. J'espère que la lecture de ce mémoire ne vous aura pas trop assommé et que vous y trouverez quelque intérêt !

Mes remerciements vont ensuite à mes collègues du Cemagref, d'Irstea puis... d'INRAE.

Je pense tout d'abord à l'équipe Biodiversité de l'Unité EFNO de Nogent-sur-Vernisson : Frédéric Archaux, Frédéric Gosselin, Marion Gosselin, Christophe Bouget, Yoan Paillet, Richard Chevalier, Yann Dumas, Hilaire Martin, Carl Moliard, Gérald Goujon et Françoise Dumas. J'ai passé de très belles années avec vous dans une ambiance amicale, chaleureuse et stimulante. Je tiens aussi à remercier Michel Denis, qui a toujours veillé par sa jovialité à assurer la cohésion de l'Unité EFNO, en faisant preuve de bienveillance et d'altruisme envers tout le personnel de l'unité. Je remercie aussi les collègues des autres équipes, notamment Gilles Bergevin, Christophe Baltzinger, Christian Ginisty, Philippe Balandier, Marie Baltzinger, Jean-Pierre Hamard, Anders Marell, Dominique Ballon, Agnès Rocquencourt, Thomas Perot et Patrick Vallet. C'est avec regret que je vous ai quitté après plus d'une décennie à vos côtés.

Mon passage à l'unité EMAX Recover d'Aix-en-Provence m'a permis de prolonger mes recherches en écologie du paysage et écologie historique dans les paysages méditerranéens, mais je n'ai pas pu poursuivre sereinement mon activité, car le climat de travail et l'ambiance était loin d'être aussi apaisé qu'à Nogent. Néanmoins, je tiens à remercier Thomas Curt, Samuel Westrelin, Bernard Abrial et Christine Argillier pour leur soutien, ainsi que Jean-Michel Lopez et Christian Ripert pour l'appui qu'ils m'ont apporté sur le terrain, notamment dans le cadre de la thèse de Juliet Abadie et du projet Alterbio.

Je remercie mes collègues de l'unité EMGR de Grenoble, qui est devenue en 2017 le LESSEM. Merci à François Véron de m'avoir accueilli à un moment déterminant de ma vie professionnelle, et à celles et ceux qui ont partagé ou partagent aujourd'hui mon quotidien : Marc Fuhr, Georges Kunstler, Isabelle Arpin, André Evette, Thomas Cordonnier, Grégory Loucougaray, Yves Schaeffer, Emilie Crouzat, Jean-François Ruault, Jean-Jacques Brun, Christophe Chauvin, Eric Mermin, Benoît Courbaud, Jean-Matthieu Monnet, Frédéric Berger, Vincent Breton, Fanny Dommanget, Stéphanie Gaucherand, Isabelle Boulangeat, Céline Granjou, Frédéric Bray, Sophie Labonne, Bjorn Reineking, Arnaud Cosson, Renaud Jaunatre, Corinne Manquat, Catherine Lukie, Nicole Sardat et Damien Buttiglieri. Je remercie aussi chaleureusement Thomas Spiegelberger et Eric Perret, qui pilotent cette jeune unité en conciliant exigence et humanité, et qui ne ménagent pas leurs efforts pour la faire grandir et l'animer.

Je remercie aussi mes autres collègues d'INRAE qui m'ont aidé, inspiré et avec qui j'ai toujours plaisir à échanger et collaborer : Sandrine Chauchard, Pierre Montpied, Erwin Dreyer, Sandra Luque, Marc Deconchat, Franck Jabot, Audrey Alignier, Hervé Jactel, Sylvie Vanpeene, Jennifer Amsallem et Nathalie Leroy. Merci aux collègues ou anciens collègues d'AgroParisTech Nancy : Jean-Claude Gégout, Jean-Daniel Bontemps, François Lebourgeois, Bernard Jabiol, Anne-Marie Huin et Christophe Voreux ; aux collègues Universitaires, du CNRS ou d'autres laboratoires : Didier Alard, Antoine Brin, Guillaume Decocq, Olivier Chabrerie, Xavier Rochel, François Lieutier, Francis Isselin-Nondedeu et Céline Clauzel.

Merci à tous ceux et celles croisés(es) au gré de colloques et formations ou au cours du projet européen Alter-net : Kris Verheyen, Santiago Saura, Pieter de Frenne, Markus Bernhardt-Römermann, Wolfgang Schmidt, Luc De Bruyn, Ulf Grandin, Robert Kanka, Lars Lundin, Silvia Matesanz, Ilona Mészáros, Peter Odor, Tibor Standovar, Fernando Valladares, Stephan Klotz, Jutta Stadler, Rob Brooker et Jorg Brunet.

Merci aussi aux collègues des organismes en charge de la gestion et de la protection de la biodiversité (ONF, CRPF, COFOR, OFB, PNR, CBN, CEN, WWF, LPO, FNE), qui œuvrent selon leurs convictions et avec les marges de manœuvre que leurs structures respectives peuvent ou veulent bien leur accorder : Christophe Gallemand, Fabrice Coq, Antony Dubois, Olivia Marois, Frédérique Zelmire, Laurent Lathuilière, Elisabeth Favre, Liliane Thomas, Bastien Brunet, Marie Thomas, Vincent Augé, Julien Guilloux, Hervé Caroff, Sylvain Rollet, Claire Crassous, Benoît Renaux, Lise Favre-Bac, Ornella Kristo, Sophie Vallée, Daniel Vallauri, Francisque Bulliffon, Emmanuel Véricel et Céline Labracherie.

Merci aussi à l'équipe du GIP Ecofor, qui anime et coordonne sans relâche les activités de recherche française sur les écosystèmes forestiers : le GIP a fait confiance à la jeune équipe Biodiversité forestière de Nogent-sur-Vernisson et a financé plusieurs de nos projets de recherche dans le cadre du programme BGF : Olivier Larroussinie, Jean-Luc Peyron et plus récemment Nicolas Picard, et surtout Guy Landmann, avec qui j'ai toujours plaisir à travailler et à échanger.

Merci aussi à l'IGN-Ifrn pour m'avoir permis de valoriser scientifiquement les données d'inventaire et de suivi des écosystèmes forestiers et pour poursuivre avec ténacité la vectorisation des usages anciens à partir des cartes d'état-major, notamment Jean-Guy Boureau, Fabienne Benest et Alain Gervaise.

Je réserve des remerciements très chaleureux à Jean-Luc Dupouey, avec qui j'ai toujours un très grand plaisir à travailler, qui m'a initié notamment à l'écologie historique et aux cartes anciennes et a inspiré de nombreux sujets de recherche que nous avons réalisés ensemble. Il a eu l'intuition d'un effet lisière à longue portée sur la flore forestière et du lien de ce patron spatial avec le déplacement des lisières au cours du temps. Même s'il faut souvent lui courir après pour respecter les délais, je le remercie pour sa vivacité d'esprit et sa perspicacité, et pour toutes les discussions stimulantes que nous avons eues depuis plus de vingt ans.

Je veux remercier aussi tous les étudiants(es), les doctorants(es) et les post-doctorants(es) que j'ai accompagnés(es) du mieux possible dans leurs premières expériences de la recherche. J'espère avoir pu leur transmettre un peu de mon savoir. Leur contribution est cruciale pour faire avancer la recherche et je les remercie tous pour leur ouverture d'esprit, leur motivation, leurs capacités de travail et de réflexion.

A tous les étudiants(es) de Master ou d'Ecole d'ingénieur avec qui j'ai travaillé pendant quelques mois au cours de ces années : Yannick Barascud, Fanny Thuault, Cécile Legrand, Thomas Feiss, Lucie Arnaudet, Alexis Horde, Noémie Videau, Blandine Dupont, Eléonore Matuszak, Etienne Martiné et Elodie Le Souchu.

Aux doctorants(es) que j'ai supervisés(es) ou dont j'ai suivi l'avancement de la thèse, pour certains(es) dans le cadre de jurys ou de comités de thèse, qui m'ont autant appris que j'ai pu leur apprendre : Philippe Bonneil, Stéphane Barbier, Yves Bas, Pierre Mérian, Mathilde Redon, Luc de Keersmaecker, Etienne Lalechère, Maxime Burst, Juliet Abadie, Haben Blondeel, Simon Tarabon, Léa Uroy, Laurent Martinez, et actuellement Sylvain Mollier.

Aux post-doctorants(es) que j'ai accompagnés(es) ou côtoyés(es) dans différents projets, et dont l'avenir dans la recherche reste très incertain, en raison de l'organisation et du mode de financement de la recherche conduisant depuis trop longtemps à un grand gâchis humain : Vincent Pellissier, Rémi Duflot, Etienne Lalechèère, Lucie Bezombes, François-Marie Martin et Philippe Janssen.

Je termine ces remerciements par un hommage ému à celles et ceux nous ont quittés(es) bien trop vite : Jean-Marie Betsch, Jean-Christophe Hervé, Antoine Gama, Philippe Ballon, Alain Brêthes, Bernard Amiaud, Jean-Claude Rameau, et surtout Emmanuelle Dauffy-Richard.

Enfin, je dédie ce mémoire à Catherine, qui m'a accompagné au cours de mes recherches, qui y a fortement contribué successivement en tant que stagiaire, doctorante, post-doctorante, chercheuse indépendante, puis qui est partie vers d'autres horizons professionnels après plus de dix ans dans la recherche. Je la remercie pour tout le travail accompli, depuis le master, la thèse, puis le projet DEB sur l'impact des routes forestières sur la biodiversité, pour son investissement méthodique dans les graphes paysagers et les analyses de connectivité avec les projets Alterbio et DEB Diacofor, le co-encadrement de la thèse de J. Abadie, et enfin sa contribution au projet DEB Vitesse puis au projet Trame verte forestière sur la connectivité des réseaux de haies, avec la création de son bureau de recherche Semperfloris en 2017. Opiniâtreté, rigueur, précision, réflexions approfondies auront toujours été au centre de sa démarche et de son travail et je n'oublie pas toutes les discussions passionnantes et stimulantes que nous avons partagées. Je la remercie pour son soutien pendant tout le temps passé à rédiger ce mémoire et pour les photos naturalistes mises en arrière-plan des titres de chapitre de mon mémoire.

Et puis aussi... à Bach, Mozart, Chopin, Liszt, Saint-Saëns, Tchiakovski... et Rachmaninov !

Sommaire

Remerciements	3
Sommaire	7
1 Introduction générale	11
1.1 Itinéraire de recherche	13
1.2 Positionnement scientifique	18
1.2.1 Effet de la gestion forestière sur la biodiversité.....	19
1.2.2 Legs des perturbations anthropiques passées sur les écosystèmes actuels	21
1.2.3 Effet du paysage sur la biodiversité : le rôle des processus spatiaux	22
1.2.4 Stratégies d'aménagement à but de conservation dans les paysages fragmentés	24
1.2.5 Démarche générale d'analyse.....	25
1.3 Plan du mémoire	29
2 Anthropocène : effondrement de la biodiversité	31
3 Cadre théorique et état de l'art	41
3.1 Disciplines et fondements théoriques	44
3.1.1 Biologie/écologie de la conservation et science de la conservation	44
3.1.2 Processus locaux, règles d'assemblage des communautés, perturbations et succession	47
3.1.3 Fragmentation des habitats et rôle de la dispersion pour les espèces et les communautés	51
3.1.4 Délai de réponse des espèces et des communautés aux changements environnementaux	55
3.2 Ecologie forestière : gestion forestière et biodiversité	59
3.2.1 Etat de la biodiversité forestière	60
3.2.2 Intensité de la gestion forestière : importance de conserver des forêts non exploitées.....	61
3.2.3 Mode de traitement sylvicole.....	64
3.2.4 Composition en essences du peuplement.....	67
3.2.5 Changements climatiques, stockage de carbone, biodiversité et services écosystémiques : quelle gestion durable des forêts ?	68
3.3 Ecologie historique	77
3.3.1 Analyse bibliométrique	77
3.3.2 Définitions.....	81
3.3.3 Etude de la continuité forestière	82
3.3.4 Legs des usages passés sur la diversité spécifique et fonctionnelle des plantes de sous-bois.....	88
3.4 Ecologie du paysage	99
3.4.1 Impact de la fragmentation sur la biodiversité	99
3.4.2 Réponse fonctionnelle des communautés floristiques à la connectivité paysagère	101
3.4.3 Hypothèse de la quantité d'habitat et test de cette hypothèse	105
3.4.4 Relation hétérogénéité-diversité à l'échelle du paysage	111
3.4.5 Echelle d'influence du paysage	114
3.4.6 Effet lisière	117
3.4.7 Effet des routes sur la biodiversité.....	123
3.5 Stratégies d'aménagement à but de conservation dans les paysages fragmentés	125
3.5.1 Débat SLOSS : Single Large (SL) Or Several Small (SS)	125
3.5.2 Débat land sparing vs land sharing	127
3.5.3 Conservation et restauration de la connectivité paysagère	128
4 Bilan des travaux	137
4.1 Ecologie forestière	139
4.1.1 Libre évolution et mise en réserve : conserver la biodiversité et constituer un état de référence pour la gestion durable des forêts	139

4.1.2	Rôle de l'essence dominante et du mélange d'essences sur la biodiversité floristique.....	142
4.1.3	Réponse de la flore de sous-bois à l'arrêt de l'exploitation et à la composition en essences dans le Parc National des Cévennes	146
4.1.4	Réponse de la biodiversité aux chablis suite aux tempêtes de 1999.....	151
4.1.5	Impact de la conversion des chênaies du taillis-sous-futaie en futaie régulière	157
4.1.6	Rôle de la propriété foncière sur les communautés floristiques de sous-bois	161
4.1.7	Synthèse des résultats	165
4.1.8	Conclusions et perspectives : quel régime de perturbations appliquer en forêt pour conserver la biodiversité ?	168
4.2	Ecologie historique	170
4.2.1	Déterminants biophysiques, socio-économiques et paysagers des usages et de la reconquête forestière dans le PNR Luberon	170
4.2.2	Legs des usages passés sur le sol et la flore herbacée en forêt méditerranéenne	177
4.2.3	Interaction entre continuité forestière et intensité de gestion sur les sols et la biodiversité floristique.....	183
4.2.4	Ecueils méthodologiques dans l'analyse des legs historiques	187
4.2.5	Conclusions et perspectives.....	188
4.3	Ecologie du paysage	190
4.3.1	Rôle du paysage environnant actuel sur la flore forestière : prise en compte de la mosaïque paysagère intra-forestière actuelle	191
4.3.2	Rôle de l'hétérogénéité paysagère sur la richesse des communautés floristiques forestières.....	197
4.3.3	Echelle d'influence fonctionnelle du paysage forestier	199
4.3.4	Mise en évidence d'un effet lisière à longue portée	200
4.3.5	Rôle du paysage passé sur la distribution actuelle des plantes de sous-bois	206
4.3.6	Effet des routes forestières sur la biodiversité floristique	216
4.3.7	Conclusions et perspectives.....	228
4.4	Conservation et restauration de la connectivité	230
4.4.1	Démarche proposée pour conserver la connectivité des habitats d'espèces.....	230
4.4.2	Modélisation des corridors par les chemins multiples : apport de la théorie du circuit à la théorie des graphes	237
4.4.3	Couplage entre modèles de distribution d'espèces, modèle de déplacement et graphes paysagers.....	242
4.4.4	Conclusions et perspectives.....	248
5	Projet de recherche	251
5.1	Organisation.....	253
5.2	Ecologie historique	255
5.2.1	Progresser sur la reconnaissance de la valeur patrimoniale des forêts anciennes dans les politiques de conservation	255
5.2.2	Elargir la réponse à la continuité forestière aux autres taxons et aux espèces menacées.....	257
5.2.3	Quelle gestion des forêts anciennes et récentes ?.....	261
5.2.4	Héritage de différents usages agricoles passés sur le sol et la biodiversité	262
5.2.5	Héritage à long terme des anciennes pratiques de gestion forestière.....	270
5.2.6	Réponses décalées dans le temps des espèces et des communautés	271
5.3	Stratégies de conservation de la biodiversité forestière à l'échelle du paysage.....	273
5.3.1	Rôle patrimonial des zones de cœur forestier éloignées des influences anthropiques	273
5.3.2	Conserver la biodiversité par la diversification des pratiques ?	281
5.4	Conservation et restauration de la connectivité	297
5.4.1	Différencier les variations temporelles de surface forestière et de surface forestière connectée	297
5.4.2	Modéliser les flux de dispersion des plantes sous contrainte des changements climatiques	306
5.4.3	Démêler les effets directs et indirects des changements climatiques sur la quantité d'habitat atteignable pour les espèces forestières	314
5.4.4	Intégrer la connectivité paysagère dans la séquence ERC	319
5.4.5	Rôle des haies et des petits bois pour maintenir et améliorer la connectivité forestière dans les paysages agricoles et urbanisés.....	327
5.4.6	Construire une trame de forêts matures connectées	340
5.4.7	Valider la localisation des corridors écologiques.....	348
6	Conclusions générales	357
7	CV détaillé.....	363
	EXPERIENCE PROFESSIONNELLE	365

ÉTUDES ET DIPLÔMES	365
PROJETS DE RECHERCHE (liste non exhaustive)	366
LISTE DES PUBLICATIONS.....	367
Articles scientifiques	367
Contributions à des ouvrages.....	369
Articles techniques à comité de lecture	370
Articles de vulgarisation.....	371
ENCADREMENT, ENSEIGNEMENT & VIE SCIENTIFIQUE	371
Thèses, Post-doctorats et Masters.....	371
Formation initiale (Master et Ecole d'Ingénieur)	372
Jurys et comités de thèse	372
Responsabilités administratives.....	372
Participation à des instances et des groupes de travail.....	373
8 Bibliographie.....	375
Résumé.....	454



1.1 Itinéraire de recherche

Mon activité scientifique et technique s'est déroulée successivement au sein de trois Unités de Recherche du Cemagref, d'Irstea puis d'INRAE : UR EFNO de Nogent-sur-Vernisson de 1998 à 2010, UR EMAX/RECOVER d'Aix-en-Provence de 2011 à 2016, puis UR EMGR/LESSEM de Grenoble depuis 2017. J'expose ici mon itinéraire chronologiquement, en signalant les étapes charnières et les évolutions clés.

Ayant obtenu un statut de Formation Complémentaire Par la Recherche (FCPR) à la suite de mon DEA et de mon Diplôme d'Ingénieur Forestier de l'ENGREF Nancy (FIF), j'ai réalisé une thèse en écologie forestière sur la "Variabilité individuelle et collective de la croissance et de la densité du bois de chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) en relation avec les facteurs écologiques", sous la direction d'Alain Franc. Elle s'est déroulée pour partie au sein de l'Unité Écosystèmes Forestiers et Dynamique du Paysage (dont le directeur était J.-C. Rameau) du Laboratoire de Recherche en Sciences Forestières de l'ENGREF Nancy, et pour partie dans la Division Écosystèmes Forestiers et Paysages du Cemagref de Nogent-sur-Vernisson. Cette thèse m'a montré notamment l'importance des stratégies d'échantillonnage en écologie et celle d'analyser des échantillons de grande taille pour mettre en évidence les tendances de long terme sur la croissance radiale et la densité du bois qui sont cachées par du bruit lié à la variabilité interannuelle ^[1] ; elle m'a permis d'acquérir une solide expérience de terrain, et de bien conserver à l'esprit le poids déterminant des facteurs stationnels (sol, climat, topographie) sur la richesse et la composition des communautés floristiques en forêt ^[2].

Faisant partie du corps des ITEF puis IAE¹, j'ai rejoint après ma thèse l'UR Écosystèmes Forestiers du Cemagref de Nogent-sur-Vernisson au sein de la toute jeune équipe "Biodiversité et gestion des forêts de plaine", qui regroupait des ingénieurs-docteurs du Ministère de l'agriculture (IPEF) et des techniciens et assistants-ingénieurs qui avaient travaillé avant sur des questions d'écologie forestière plus classique : sylviculture des forêts de plaine, catalogues des stations forestières et études d'autécologie des essences forestières ou de potentialités des stations forestières². Le passage d'une vision tournée vers la gestion des ressources en bois à une prise de conscience des enjeux de protection de la biodiversité en forêt était amorcé depuis quelques années, et nous avons commencé à travailler collectivement sur les impacts de la gestion forestière sur la biodiversité, avec un focus en ce qui me concerne sur la végétation du sous-bois. La finalité de ces travaux était de proposer des recommandations de gestion permettant de mieux conserver la biodiversité tout en permettant l'exploitation du bois. Nos travaux sur ce thème ont été soutenus financièrement principalement par le GIP Ecofor et le Ministère de l'Agriculture.

J'ai contribué à une revue bibliographique collective (2004) et à plusieurs projets de recherche³ portant sur le rôle des régimes de perturbations anthropiques et naturelles sur la dynamique de la biodiversité floristique. J'ai abordé la question du gradient d'intensité de la gestion forestière (de la libre évolution à la gestion intensive par plantation), des modalités de coupes de régénération, de la composition en essences (rôle de l'essence dominante et du mélange d'essences) et du mode de traitement sylvicole (futaie régulière, futaie irrégulière et taillis-sous-futaie). Après le décès accidentel du Pr. J. Lhonoré, j'ai assuré la fin de l'encadrement de la thèse de P. Bonneil (2005) qui portait sur la diversité et la structure des communautés de Lépidoptères nocturnes en chênaie de plaine dans un contexte de conversion vers la futaie régulière. Cette thèse partageait en grande partie les questions de recherche et le terrain de deux autres études (une thèse sur les coléoptères carabiques, porté par E. Richard (2004), et un mémoire EPHE⁴ sur la flore (2003), réalisé par R. Chevalier, que j'avais encadré précédemment), ce qui a permis de prendre en cours de route ce travail sur un groupe

¹ Ingénieur des Travaux des Eaux et Forêts puis Ingénieur de l'Agriculture et de l'Environnement.

² Ces travaux s'intéressent soit aux relations entre les conditions de milieu et la production d'une essence forestière (quel niveau de production en m³/ha/an peut-on espérer pour cette essence selon les conditions de sol, de climat et de topographie ?) ou bien au niveau de production espéré de différentes essences sur les types de station définis par un catalogue existant (quelle est la (les) meilleure(s) essence(s) pour un type de station donné ?).

³ Voir la liste des projets de recherche dans le CV détaillé en fin de mémoire.

⁴ Ecole Pratique des Hautes Etudes, MNHN, Paris.

taxonomique dont je n'étais pas du tout spécialiste. Par la suite, j'ai participé au réseau d'excellence européen Alter-net⁵ (2004-2009) dans lequel j'ai coordonné la première méta-analyse sur les différences de richesse spécifique multi-taxonomique entre forêts exploitées et non exploitées à l'échelle européenne ^[3].

En 2004, je suis devenu responsable de l'équipe "Biodiversité et gestion des forêts de plaine" à la suite de F. Gosselin. En parallèle, j'ai poursuivi mes travaux sur la conservation de la biodiversité forestière en développant des recherches selon deux axes : (1) en écologie du paysage, pour analyser comment la composition et la structure spatiale du paysage façonnent la composition spécifique et fonctionnelle des communautés végétales de sous-bois et comment les plantes de sous-bois se distribuent le long d'un gradient de cœur à périphérie des massifs forestiers, et (2) en écologie historique, pour rechercher les traces laissées par les modes d'utilisation passée du sol sur la flore forestière actuelle, aussi bien au niveau local qu'à l'échelle du paysage. Cet élargissement de l'échelle spatiale et temporelle des gradients anthropiques étudiés m'a permis d'aborder de nouvelles questions de recherche et d'enrichir ma compréhension des relations entre gestion forestière et biodiversité.

En écologie du paysage, j'ai co-encadré avec J.-L. Dupouey une première thèse sur le rôle de la mosaïque paysagère intra-forestière et extra-forestière sur la biodiversité floristique (C. Avon, 2010) ainsi qu'un premier post-doctorat sur la portée de l'effet lisière sur la flore de sous-bois (V. Pellissier, 2009). Ces travaux m'ont permis d'aborder les liens entre la fragmentation des habitats et la biodiversité floristique, avec un focus particulier sur le rôle des routes forestières (projet DEB 2009-2011). Ces travaux d'écologie du paysage ont été soutenus par le GIP Ecofor et par la Direction de l'Eau et de la Biodiversité du Ministère de l'Ecologie.

En écologie historique, j'ai participé au projet ANR Forgeco⁶ (2010-2013) où j'ai testé dans quelle mesure les plantations de conifères en forêt de plaine modifient la composition spécifique et fonctionnelle des communautés végétales de sous-bois dans les forêts récentes et anciennes par rapport à des forêts feuillues similaires, avec l'hypothèse qu'une gestion forestière intensive perturbant le sol et la végétation du sous-bois est plus dommageable qu'une gestion forestière traditionnelle.

Au niveau des responsabilités collectives, j'ai assuré l'animation de l'axe 1 "Dynamiques, gestion des systèmes écologiques et conservation" au sein du Thème de recherche Sedyvin⁷ entre 2009 et 2011 après avoir cédé la responsabilité de l'équipe Biodiversité à mon collègue F. Archaux. En 2011, j'ai effectué une mobilité vers l'UR EMAX d'Aix-en-Provence Ecosystèmes Méditerranéens et Risques en grande partie pour des raisons familiales, mais aussi pour contribuer aux recherches sur la connectivité paysagère et les trames vertes et bleues, puisque deux chercheurs en écologie du paysage s'intéressaient à ces questions au Centre d'Aix-en-Provence (S. Van Peene et P. Roche).

En effet, malgré l'intérêt des travaux d'écologie du paysage pour comprendre la réponse de la biodiversité à la composition et à la structure du paysage environnant, je trouvais que les recommandations de gestion que l'on peut émettre à partir de nos résultats restaient trop générales et peu adaptées au contexte des territoires étudiés. C'est pourquoi j'ai été séduit par les approches de conservation et de restauration de la connectivité fonctionnelle des réseaux écologiques. Ces travaux permettent de proposer des réponses à la question centrale pour l'aménagement du territoire à but de conservation : où doit-on agir de manière efficace au niveau d'un territoire pour maintenir ou restaurer la biodiversité ? Tournées vers l'opérationnel et la conservation de la connectivité, ces approches ont complété mes autres thèmes de recherche en écologie forestière, écologie historique et écologie du paysage.

⁵ *A long-term biodiversity, ecosystem and awareness research network* : projet du 6^{ème} PCRD (coord. NERC, GB).

⁶ ANR Forgeco : Du diagnostic à l'action : vers une gestion intégrée et viable des écosystèmes forestiers sur les territoires (coord. T. Cordonnier, Cemagref/Irstea Grenoble).

⁷ Systèmes écologiques terrestres : dynamiques, vulnérabilités et ingénierie. Le Thème de recherche structurait les activités de recherche au sein des départements d'Irstea (indépendamment des UR) et a été utilisé pour l'évaluation AERES/HCERES.

J'ai donc développé à Aix-en-Provence des recherches sur la conservation et la restauration de la connectivité paysagère basés sur la théorie des graphes, la théorie du circuit, la modélisation des déplacements d'espèces et les indices de quantité d'habitat atteignable.

Plusieurs projets ont été conduits pour lever les verrous scientifiques et méthodologiques que posent l'élaboration des trames vertes aux différentes échelles d'aménagement (SRCE, SCoT et PLU⁸) et diffuser ces méthodes auprès des gestionnaires, des aménagistes et des bureaux d'études : projets Alterbio (2012-2014), Diacofor (2012-2014), post-doctorats de C. Avon (2011-2015) et de Rémi Duflot (2015). En effet, aucune des méthodes utilisées jusque-là pour planifier les trames vertes et bleues ne permettait d'analyser l'état d'un réseau écologique sur des bases prédictives, quantitatives et spatialement explicites, ni de hiérarchiser au moyen d'indices l'importance de différentes taches d'habitats pour conserver la connectivité paysagère. Cette orientation de recherche m'a conduit à m'intéresser davantage à la biodiversité animale (petits mammifères et oiseaux) et aux habitats non forestiers, et à tisser de nouvelles collaborations avec le monde de la conservation de la nature. J'ai co-organisé les Rencontres d'Ecologie des Paysages en 2011 dont une session spéciale a été dédiée aux approches innovantes pour l'élaboration des trames vertes et bleues. Pourtant, malgré des efforts soutenus et le partenariat réussi avec deux bureaux d'études, j'ai regretté de ne pas avoir pu convaincre plus de gestionnaires forestiers et d'espaces naturels de l'intérêt de ces approches de modélisation pour les trames vertes et bleues, même si des progrès ont été réalisés récemment. Une des raisons de cet échec est liée aux différences de calendrier entre l'opérationnel et la recherche : l'opérationnel demande de réaliser un SRCE en 2 à 3 ans après le lancement politique, alors que la recherche travaille sur le moyen terme ; elle peut difficilement mettre au point des méthodes et des outils et assurer leur transfert auprès des bureaux d'études en aussi peu de temps, sans un sérieux soutien financier. Or, dans le cas des continuités écologiques, la recherche était assez en retrait au moment du Grenelle Environnement et n'était pas à l'origine de cette idée de mettre en œuvre des trames vertes et bleues : elle a pris le train en marche alors que les projets de SRCE étaient déjà lancés.

En parallèle, j'ai poursuivi mes travaux d'écologie forestière historique en participant au projet Distrifor (2010-2013), dans lequel j'ai analysé l'effet du déplacement des lisières forestières depuis 1830 sur la distribution de la flore forestière dans le Bassin Parisien. J'ai aussi abordé les legs des usages passés en forêt dans le contexte méditerranéen, caractérisé par un climat chaud et sec, des sols globalement calcaires, et d'anciens usages aussi bien agricoles que pastoraux. J'ai co-encadré avec T. Tatoni la thèse de J. Abadie (2017) qui portait sur les déterminants du changement du couvert forestier depuis 1860 et sur les effets des anciens usages sur les sols et la flore dans le territoire du PNR Luberon.

A la demande d'Erwin Dreyer (INRAE Nancy), j'ai intégré l'équipe éditoriale de la revue *Annals of Forest Science* en 2013, pour prendre en charge les articles sur la conservation de la biodiversité forestière et la dynamique forestière. J'ai évalué à ce jour 107 articles, soit une moyenne de 12 articles par an.

Après 5 ans passé à Aix, ne voyant pas de soutien à mes travaux sur la conservation de la connectivité et de la biodiversité forestière au sein l'équipe Écosystèmes Méditerranéens et Risques de l'UR RECOVER ni de partenariat fiable se concrétiser en PACA, j'ai demandé et obtenu en 2017 une mobilité vers l'UR Écosystèmes Montagnards (EMGR) du Centre Irstea de Grenoble. Mon projet de mobilité consistait à poursuivre au sein de cette UR mes travaux de recherche en écologie de la conservation en appui aux politiques publiques.

Peu après mon arrivée à Grenoble, des réflexions ont été engagées pour fusionner l'Unité Écosystèmes Montagnards avec l'Unité Développement des Territoires de Montagne (qui regroupait des agronomes, des économistes et des sociologues). Elles ont conduit à la création du Laboratoire ÉcoSystèmes et Sociétés En Montagne (LESSEM) début 2018. Le projet du laboratoire s'articule autour de deux questions scientifiques : Quels sont les effets des changements globaux sur le fonctionnement des socio-écosystèmes de montagne ? Comment s'articulent les interactions entre société et nature autour des enjeux de conservation de la

⁸ Schéma régional de Cohérence Ecologique, Schéma de Cohérence Territoriale, et Plan Local d'Urbanisme (intercommunal).

biodiversité et la gestion des ressources ? Un virage vers l'interdisciplinarité, associant sciences humaines et sociales et sciences écologiques, a donc été engagé pour conduire des recherches sur les écosystèmes et les sociétés ^[4], et le concept de socio-écosystème a été mis au cœur du projet scientifique du Laboratoire. Les recherches du LESSEM portent en particulier sur les territoires de montagne, le long d'un gradient allant des espaces naturels peu anthropisés aux grandes villes en passant par les espaces péri-urbains, et se déclinent également à des niveaux nationaux et globaux.

Je suis devenu responsable en 2020 de l'équipe BIOSES⁹ (une des quatre équipes du LESSEM) à la suite d'I. Arpin. L'équipe, composée d'écologues et de sociologues, mène des recherches disciplinaires et interdisciplinaires sur la biodiversité, sa conservation et sa restauration et sur les politiques de la nature dans un contexte de changements globaux. Ses travaux visent à produire des connaissances sur les processus écologiques à l'œuvre dans des socio-écosystèmes rivulaires, prairiaux et forestiers soumis à de fortes pressions anthropiques, et sur les politiques de gestion et de conservation de la biodiversité, du niveau local au plus global. Ils visent également à apporter à l'action publique des méthodes et des techniques pour améliorer la durabilité des socio-écosystèmes. Mes activités de recherche s'intègrent de façon naturelle dans celles de l'équipe et du laboratoire, où j'apporte une contribution en écologie du paysage et en écologie historique.

Dans la foulée de réflexions engagées à Aix-en-Provence et la soumission d'un projet ANR¹⁰, j'ai introduit la question des changements climatiques dans mes approches de conservation de la connectivité : j'ai commencé à réfléchir à la façon de modéliser les contraintes pour la migration des plantes forestières sous contrainte des changements climatiques, en utilisant la théorie du circuit (projet DEB Vitesse 2016-2018).

J'ai aussi engagé des réflexions pour prendre en compte la connectivité paysagère dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser, avec un projet financé par la DEB (Connect-ERC 2017-2018) et ma participation au travail de thèse de S. Tarabon (2020).

J'ai participé au montage du projet régional multi-partenarial¹¹ Trame verte forestière (2017-2020) financé par le FEDER (dans le cadre de la mise en œuvre opérationnelle du SRCE de Rhône-Alpes). J'ai orienté le projet vers l'application des graphes paysagers et de la théorie des circuits à des enjeux très opérationnels de conservation de la biodiversité forestière. En tant que responsable scientifique du projet, avec l'appui d'un post-doctorat (E. Lalechère), nous avons essayé de montrer aux partenaires en quoi ces approches peuvent constituer des outils d'aide à la décision pour intégrer la connectivité dans les actions de planification forestière, avec une plus grande réussite que précédemment. Néanmoins, tout au long du projet et des nombreuses réunions avec les partenaires, nous avons pu mesurer l'écart entre notre vision de la conservation de la connectivité en tant qu'écologues du paysage et celle des gestionnaires ^[5], et nous rendre compte des difficultés du transfert des connaissances vers l'action. Cela étant, des travaux récents sur la connectivité écologique montrent que l'idée selon laquelle la déconnexion entre sciences et pratiques s'explique principalement par les goulets d'étranglement du transfert des connaissances (modèle linéaire de transfert des connaissances vers l'action), n'est pas forcément valide, en raison d'une série de verrous d'ordre économique, politique et organisationnel ^[6].

Après l'exploration des arrières-effets des usages passés du sol sur la diversité floristique en forêt tempérée et méditerranéenne, et en cohérence avec l'Axe 1 de mon projet de recherche (cf. § 5.1), je poursuis mes travaux d'écologie forestière historique en zone de montagne, avec un soutien financier de l'OFB. Je participe depuis sa création (2017) au groupe Cartofora¹², dont l'objectif est de mettre à disposition des informations scientifiques et techniques sur la cartographie des usages anciens du sol. Je suis devenu animateur de ce

⁹ Biodiversités et Socio-écosystèmes - Conservation, Restauration et Politiques de la Nature.

¹⁰ Projet déposé (en tant que responsable) sans succès en 2015 : Vitesse : Quelles contraintes pour la migration des plantes forestières face aux changements climatiques ? Une petite partie du projet a ensuite été financé par la DEB.

¹¹ ONF, CRPF, Communes Forestières de Rhône-Alpes, CBN Alpin, CBN Massif Central, CEN Rhône-Alpes, FDC AURA, LPO AURA, FNE AURA et Irstea/INRAE.

¹² <http://www.gip-ecofor.org/cartofora>

groupe en 2021 à la suite de G. Landmann (Ecofor). Je co-encadre avec J.-L Dupouey et G. Kunstler depuis fin 2019 la thèse de S. Mollier sur la biodiversité des forêts anciennes de montagne. Cette thèse prolonge une étude sur les changements d'usages du sol depuis 1850 dans six parcs nationaux (Champagne et Bourgogne, Vanoise, Mercantour, Cévennes, Pyrénées et Port-Cros) ^[2]. Les objectifs de cette thèse sont les suivants : (1) préciser la valeur patrimoniale des forêts anciennes de montagne, (2) déterminer l'impact du type d'usage précédant la forêt (culture, prairie ou pâture) sur la diversité spécifique et fonctionnelle de la flore des forêts récentes et (3) analyser l'impact de l'intensité de la gestion forestière sur la biodiversité multi-taxonomique des forêts anciennes. Les résultats de cette thèse permettront de proposer des recommandations de gestion des forêts anciennes afin de préserver au mieux leur intégrité écologique.

En complément, je participe au projet SICCCUB¹³ (coord. G. Kunstler), dans lequel nous menons avec des collègues de l'UMR Dynafor (A. Brin et C. Sirami) un travail de description quantitative fine des usages présents et passés sur les transects de l'observatoire spatio-temporel de la biodiversité et du fonctionnement des socio-écosystèmes de montagne (ORCHAMP¹⁴), à partir de la carte d'état-major, du cadastre napoléonien, des anciennes photographies aériennes, des archives forestières et des enquêtes pastorales. Ce travail permettra de comprendre comment la gestion passée et présente impacte la biodiversité forestière actuelle sur les placettes du dispositif Orchamp.

En lien étroit avec l'Axe 2 de mon projet de recherche, j'ai monté fin 2021 en tant que coordinateur le projet de consortium Ampli Gamma¹⁵. Le consortium abordera les deux questions suivantes, dans un contexte global de perte et de fragmentation des habitats naturels, et de changements d'usages des sols et des pratiques de gestion : (1) Quel est le lien entre hétérogénéité paysagère et diversité spécifique et fonctionnelle multi-taxonomique à différentes échelles spatiales ? (2) Comment la diversité gamma multi-taxonomique est-elle influencée par la mosaïque paysagère et quelles sont les contributions relatives des différents types de gestion à la diversité gamma ? Le consortium associe 13 laboratoires (dont 11 d'INRAE) et 30 participants et abordera ces questions dans différents types de paysages (agricoles, forestiers, aquatiques et mixtes). Le consortium vise le dépôt d'un projet national de type ANR pour fin 2022.

En accord avec l'Axe 3 de mon projet de recherche, je participe à un projet financé par le POIA Massif Alpin¹⁶ en 2021 avec mes collègues M. Fuhr, Y. Paillet (LESSEM) et E. Lalechère (Edysan Univ. Amiens). Nous y poursuivons le travail engagé sur la trame des forêts matures dans le projet FEDER Trame verte forestière en appliquant la démarche sur cinq parcs naturels régionaux préalpins et méditerranéens. Le projet comprend : (1) la cartographie de l'ensemble des zones de forêts matures grâce à la télédétection (Lidar et photogrammétrie), (2) la caractérisation de la biodiversité associée à ces forêts matures et (3) l'analyse de la connectivité du réseau de forêts matures par les graphes paysagers. L'objectif final est d'identifier les secteurs où des mesures de conservation devront être engagées en priorité (création de zones protégées, mise en évolution libre) pour garantir la pérennité à long terme des trames de forêts matures existantes.

Afin de développer les projets interdisciplinaires entre SHS et sciences de nature et les recherches sur les socio-écosystèmes, je participe au projet SPATMAN¹⁷, coordonné par I. Boulangeat (LESSEM) et M. Hilal

¹³ Projet "Suivi des Impacts du Changement Climatique et des Changements d'Usage sur la Biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes de montagne", financé par le métaprogramme Biosefair d'INRAE (2021-2023).

¹⁴ Observatoire des Relations Climat-Homme-milieux Agro-sylvo-pastoraux du Massif alpin : projet lancé au sein de la ZA Alpes par W. Thuiller (LECA CNRS) en collaboration avec plusieurs acteurs académiques (LESSEM, URFM, IMBE, EDYTEM, SAJF, CEN Météo-France, IGE, PACTE) et plusieurs acteurs du monde de la conservation (CBN Alpin, CBN Méditerranéen, Parcs Nationaux : Ecrins, Vanoise, Mercantour, Parcs Naturels Régionaux : Bauges, Chartreuse, Baronnies, Queyras, Mont-Ventoux, et futur Belledonne). Le projet SICCCUB installera de nouveaux transects dans les Pyrénées.

¹⁵ Projet "Aménagement des paysages et de la conservation de la multi-diversité gamma", financé par le MP Biosefair INRAE (2022).

¹⁶ Projet "Caractériser et définir les enjeux de trame fonctionnelle déclinés aux zones pastorales et aux forêts matures pour mieux accompagner la résilience des milieux et des usages face aux changements climatiques - Mutualisation stratégique en inter-parcs naturels régionaux des massifs préalpins", coordonné par 5 PNR (Bauges, Chartreuse, Vercors, Baronnies et Verdon), financé par le Programme Opérationnel Interrégional du Massif Alpin (2021-2022).

¹⁷ What role for the SPATial organisation of huMAN societies to modulate their pressures on biodiversity? Appel à projets FRB-MTE-OFB Impacts sur la biodiversité terrestre dans l'anthropocène (projet en cours d'évaluation).

(INRAE CESAER), et associant également deux économistes du LESSEM (Y. Schaeffer et J.-F. Ruault). A la suite d'études ayant mis en évidence les effets de l'activité humaine (densité de population, PIB/ha) et des inégalités sociales (inégalités de revenus) sur la perte de biodiversité à l'échelle d'un pays ^[8], l'objectif du projet est d'analyser à des échelles infranationales comment la distribution spatiale et la latence temporelle des activités humaines (densité de populations, emplois, infrastructures, usages des sols) et de leurs résultats économiques (revenus) peuvent avoir un effet sur l'état de la biodiversité terrestre et sur son évolution (extinction d'espèces ou degré de menace). Le projet réunit des écologues du paysage et de la conservation avec des géographes et un économiste spatial, afin de développer des hypothèses solides sur les mécanismes sous-jacents aux liens entre pressions humaines et déclin de la biodiversité. Ce projet est dans la continuité des travaux que j'ai réalisés, dans la mesure où nous travaillerons à l'échelle du paysage et sur de gros échantillons (données de l'UMS Patrinat), avec une approche multi-taxonomique et sur les espèces menacées (comme dans la thèse de S. Mollier), et en recherchant une réponse décalée dans le temps de la biodiversité aux facteurs socio-économiques.

1.2 Positionnement scientifique

Mon activité scientifique et technique s'intéresse aux **relations entre les modes d'occupation du sol, les pratiques de gestion des milieux (forestiers principalement) et la biodiversité**¹⁸ (flore vasculaire principalement) à différentes échelles spatiales et temporelles : du microhabitat, au paysage et à la région et du court, moyen et long terme (1-200 ans). Au travers d'une approche de recherche appliquée, transdisciplinaire, associant le plus possible les gestionnaires d'espaces naturels et les autres structures impliquées (associations, conservatoires, bureaux d'études, collectivités territoriales), et tournée vers l'appui aux politiques publiques, **son but est de mieux comprendre les mécanismes de réponse des espèces et des communautés aux pressions anthropiques et d'apporter des réponses sur la manière de mieux gérer les écosystèmes et les paysages pour conserver la biodiversité.**

Mon domaine essentiel de rattachement est celui de la *biologie ou de l'écologie de la conservation*, puisque mes travaux ont pour vocation de produire des connaissances, outils et méthodes pour éclairer et influencer l'action en faveur de la conservation de la biodiversité.

Mon activité peut relever aussi des *Solutions fondées sur la Nature*¹⁹, un concept plus récent un peu plus général que le précédent puisqu'il englobe trois types d'actions, pouvant être combinées dans les territoires (et parfois avec des solutions d'ingénierie civile) : (1) la préservation d'écosystèmes fonctionnels et en bon état écologique ; (2) l'amélioration de la gestion d'écosystèmes pour une utilisation durable par les activités humaines ; (3) la restauration d'écosystèmes dégradés ou la création d'écosystèmes ^[9].

Enfin, comme l'ensemble des travaux du LESSEM (*cf.* ci-dessus), je me réfère aussi à la notion de *socio-écosystèmes* (SES) ^[10, 11] pour développer la compréhension des dynamiques des sociétés et des écosystèmes, ainsi que de leurs interactions et couplages²⁰, et j'applique ce concept à l'étude du fonctionnement des socio-écosystèmes "forêts exploitées de plaine et de montagne"²¹.

¹⁸ *Biodiversité* : variété des formes de vie sur Terre qui prend en considération la diversité des écosystèmes, des espèces et des gènes dans l'espace et dans le temps ainsi que les interactions au sein de ces niveaux d'organisation et entre eux.

¹⁹ Les *Solutions fondées sur la Nature* sont définies par l'UICN comme "les actions visant à protéger, gérer de manière durable et restaurer des écosystèmes naturels ou modifiés pour relever directement les défis de société de manière efficace et adaptative, tout en assurant le bien-être humain et en produisant des bénéfices pour la biodiversité" ^[9].

²⁰ Sans imposer de cadre théorique formel, la notion de "*socio-écosystème*" favorise les échanges interdisciplinaires entre les sciences naturelles et sciences sociales et offre un cadre pour concevoir et mettre en œuvre des réponses aux questions de société sur la durabilité des ressources naturelles et les relations entre les sociétés et la nature.

²¹ Les autres SES étudiés au sein du LESSEM sont : les alpages et les exploitations agricoles de montagne, les stations de ski, les communes de montagne, les zones humides et les milieux riverains.

Même si elle pourrait être structurée différemment, j'ai choisi de présenter mon activité en rattachant mes travaux aux **quatre domaines scientifiques suivants** : 1. *l'écologie forestière*, 2. *l'écologie historique*, 3. *l'écologie du paysage*, et 4. *les stratégies d'aménagement du paysage à but de conservation*. Les trois premiers domaines ont aussi en commun de traiter *d'écologie végétale, d'écologie des communautés, et d'écologie fonctionnelle*.

La distinction entre les domaines 3 et 4 peut sembler artificielle car le domaine 4 relève aussi de l'écologie du paysage. J'ai préféré les distinguer car ils relèvent d'une approche différente. En effet, mes travaux en *écologie forestière, écologie historique et écologie du paysage* relèvent tous d'une *approche hypothético-déductive*, dans laquelle j'ai formulé des hypothèses sur les réponses attendues (en prenant soin de les replacer dans un corpus théorique cohérent, cf. Chapitre 3), puis testé ces hypothèses sur des jeux de données en utilisant des modèles statistiques pour *in fine* valider ou infirmer les hypothèses. En revanche, la finalité de mes travaux sur *les stratégies d'aménagement du paysage à but de conservation* est de fournir des recommandations opérationnelles pour la conservation de la connectivité, avec *l'hypothèse implicite d'un effet toujours positif de la connectivité*. Ces travaux relèvent donc d'une *approche inductive*, dans laquelle les données biologiques sont intégrées en amont dans la modélisation et servent à garantir sa validité au modèle, avec l'hypothèse que les observations particulières reflètent une réalité écologique plus générale.

Dans ce cadre, la question centrale et fédératrice à laquelle mes travaux de recherche tentent de répondre peut être formulée de la façon suivante :

Comment préserver et restaurer la biodiversité et les processus écologiques naturels, complexes, à différentes échelles de temps et d'espace, dans un contexte d'anthropisation continue et croissante et de changements climatiques ?

Cette question générale a été déclinée dans les différents domaines d'étude présentés ci-dessous.

1.2.1 Effet de la gestion forestière sur la biodiversité

Pendant longtemps, la politique forestière a considéré possible d'harmoniser des objectifs et contraintes *a priori* contradictoires au service d'un projet d'intérêt général pour la société. Cette vision repose sur l'hypothèse de *l'effet de sillage*, qui suppose que ce qui est bon du point de vue d'un rendement soutenu 'intelligent' en bois est nécessairement bon pour toutes les composantes de l'écosystème forestier, à savoir ses fonctions écologiques et sociales ^[12].

La prise de conscience des enjeux environnementaux à partir des années 1970 (rapport du Club de Rome Conférence de Stockholm), puis des années 1990 (rapport Brundtland sur le développement durable, Conférence de Rio en 1992), vont amener dans le domaine forestier – comme les autres – à s'interroger sur la soutenabilité réelle d'un développement économique auquel on ne fixerait aucune limite ^[12, 13].

En effet, les pratiques de gestion forestière en Europe et en France ont fait l'objet depuis les années 1960 d'interrogations et de critiques profondes, à la fois de la part des associations environnementales, des citoyens, ou des forestiers eux-mêmes ^[13]. Les craintes exprimées aujourd'hui pour la forêt et la biodiversité concernent les risques d'intensification de la gestion forestière (cf. polémiques sur les coupes rases, l'enrésinement, le développement du bois-énergie, le fonctionnement des coopératives forestières pour la forêt privée²², une pression toujours forte de rentabilité économique pour les forêts publiques) et les risques liés aux changements climatiques, avec des dépérissements de plus en plus massifs, notamment dans le nord-est de la France ^[14, 15].

Puisque l'objectif de gestion durable (ou de gestion multifonctionnelle des forêts) a montré ses limites au cours des dernières décennies ^[12], ceci implique de bien connaître les impacts des pratiques de gestion sur la

²² Les coopératives forestières gèrent env. 2 M ha, soit 18% de la surface forestière privée, qui représente 11 M ha. En comparaison, l'ONF gère 4,2 M ha, 1,5 M ha de forêt domaniales et 2,7 M ha de forêt communales.

biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes et de comprendre comment la biodiversité réagit aux perturbations d'origine anthropique. Il s'agit donc de resituer ces pratiques dans le cadre conceptuel de la théorie des perturbations et des successions, de se placer aux échelles temporelles et spatiales d'analyse les plus pertinentes et d'éviter l'écueil de recommandations dogmatiques, simplistes ou trop normatives [16].

La gestion forestière²³ peut être décomposée en actes de gestion, partiellement dépendants, agissant à différentes échelles temporelles et spatiales et pouvant tous affecter, à des degrés divers, la biodiversité forestière [17] :

- (1) l'intensité de la gestion forestière dans son ensemble, allant de systèmes très intensifs (ex. peupleraie, plantations résineuses à courte rotation, taillis à courte ou très courte rotation TCR/TtCR²⁴) à l'absence d'exploitation (après une période d'exploitation), en passant par des systèmes plus extensifs [18] ;
- (2) la fréquence des coupes d'éclaircie et d'amélioration et la durée du cycle sylvicole, c'est-à-dire la fréquence des coupes de régénération [19] ;
- (3) les modalités d'exploitation et de régénération des peuplements forestiers : régénération progressive, par coupe rase, par coupe de jardinage ou par coupe sous abri [19] ;
- (4) la structure des peuplements : densité des tiges, surface terrière²⁵, distribution des diamètres, stratification verticale²⁶ [19] ;
- (5) la composition en essences : nature de l'essence dominante et degré de mélange en essences [20] ;
- (6) la gestion des gros bois, du bois mort et des arbres sénescents [18] ;
- (7) le type de propriété foncière : privée ou publique [21].
- (8) la taille des parcelles forestières, la configuration spatiale des types de peuplements et la densité et la nature de la desserte forestière [22] ;

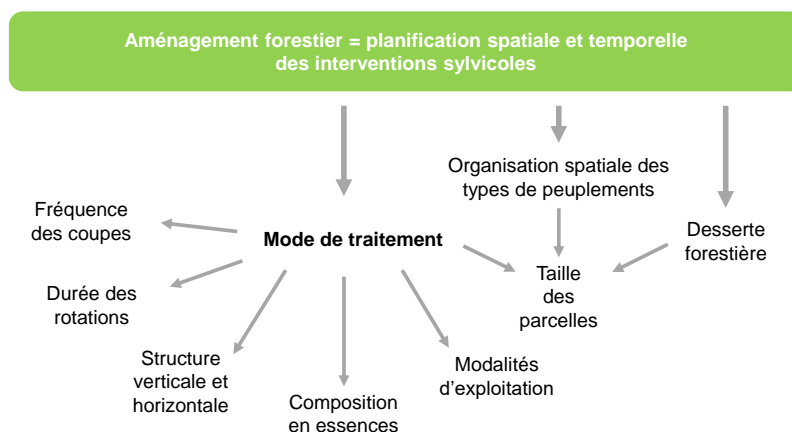


Figure 1. Diagramme conceptuel des relations entre les différentes opérations de gestion sylvicole, le mode de traitement et l'aménagement forestier, qui planifie l'ensemble de ces opérations dans l'espace et dans le temps.

Dans les forêts françaises et européennes, ces différentes pratiques sont en grande partie dépendantes du mode de traitement sylvicole (futaie régulière, futaie irrégulière, taillis-sous-futaie, taillis, mise en réserve). De

²³ Il est intéressant de noter les possibles malentendus sur le terme de 'gestion'. En effet, pour un 'gestionnaire' forestier, le cœur basique de la 'gestion' est le programme de coupes et de travaux (cf. le cœur des plans simples de gestion des forêts privées et des aménagements de forêts publiques), alors que pour un 'gestionnaire' d'espace protégé, c'est l'application de l'ensemble des règles qui assurent la protection [12].

²⁴ Le taillis à courte rotation, ou TCR, est une culture ligneuse et pérenne à usage énergétique. C'est une forme extrême du traitement en taillis simple, conçue pour une récolte fortement mécanisée, avec une rotation de 3 à 5 ans (taillis très courte rotation ou TtCR), ou tous les 8 à 15 ans (TCR).

²⁵ La surface terrière d'un peuplement est la somme des surfaces des troncs projetés au niveau du sol pour tous les arbres du peuplement qui dépassent un diamètre seuil (diamètre $\geq 17,5$ cm ou $\geq 7,5$ cm).

²⁶ Nombre et caractéristiques des strates de végétation ou répartition des houppiers des arbres entre le sol et le sommet de la canopée.

plus, les travaux sylvicoles sont planifiés dans le temps et l'espace pour l'ensemble des unités de gestion²⁷ et cette planification est régie par l'aménagement forestier ^[23, 24] (Figure 1).

Enfin, une question importante pour aborder les liens entre gestion forestière et biodiversité est de préciser quelle biodiversité protéger en priorité car les communautés biotiques forestières (flore, champignons, entomofaune, avifaune, mammifères, reptiles...) sont la plupart du temps composées d'espèces forestières²⁸, d'espèces généralistes²⁹ et/ou d'espèces de milieu ouvert³⁰ ^[25, 26]. De façon assez surprenante, ce débat reste souvent implicite alors qu'il est possible d'hésiter entre protéger l'ensemble des espèces ou protéger avant tout les espèces forestières, c'est-à-dire celles dont l'habitat principal ou exclusif est la forêt ^[17, 27]. De notre point de vue, la conservation de la biodiversité devrait concerner en priorité les espèces forestières, même si, dans certains contextes d'agriculture intensive, la forêt peut aussi être un refuge pour une partie de la biodiversité associée aux milieux ouverts dans les paysages agricoles ^[28-31].

A cet égard, une difficulté est de classer de façon rigoureuse les espèces selon leurs préférences d'habitat, car si des classifications existent, elles ne sont pas toujours cohérentes ^[25, 26]. L'utilisation de l'habitat préférentiel des espèces – ou, pour les plantes, leur association à des groupes phytosociologiques particuliers – est courante dans la littérature en écologie forestière, soit directement dans les analyses ^[32, 33, 34], soit en limitant l'analyse aux seules espèces forestières ^[35], ou dans les interprétations des variations de la richesse spécifique totale ^[36].

Les questions traitées en *écologie forestière* sont les suivantes :

- Quel est l'impact de la gestion forestière sur la biodiversité à l'échelle de la parcelle forestière et quelles pratiques de gestion sont plus respectueuses de la biodiversité ?
- Comment la richesse, l'abondance et la composition spécifique et fonctionnelle des communautés répondent-elles aux différents gradients de gestion forestière parmi : l'intensité de la gestion (exploitation vs mise en réserve), l'effet à court, moyen et long terme des coupes forestières, le mode de traitement sylvicole (futaie régulière, irrégulière ou taillis-sous-futaie) et la composition en essences du peuplement (rôle de l'essence dominante et degré de mélange en essences) ?
- En quoi les perturbations d'origine anthropique diffèrent-elles des perturbations d'origine naturelle et à quel régime de perturbations les espèces forestières sont-elles mieux adaptées ?

1.2.2 Legs des perturbations anthropiques passées sur les écosystèmes actuels

Au cours des quarante dernières années, les écologues ont pris conscience de la persistance des événements passés d'origine anthropique sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes actuels et ont reconnu l'importance de tenir compte de ces informations historiques pour comprendre ces legs historiques, en particulier ceux liés au mode d'utilisation passée des terres ^[37-41]. Les écologues ont donc repositionné leurs travaux en passant de l'étude de la dynamique des écosystèmes naturels ou non perturbés à l'étude des conséquences des événements historiques sur la structure et le fonctionnement actuels des écosystèmes ^[42, 43]. Ces changements ont été guidés par au moins cinq constats : (1) un changement dans l'étendue spatiale des études d'une échelle locale à une échelle régionale, où les impacts actuels et passés des activités humaines sont inévitables ; (2) la plupart des milieux dits "naturels" ont en réalité toujours plus d'histoire culturelle que supposé ; (3) l'effet persistant des activités humaines sur les écosystèmes, qui peut durer des décennies, voire des siècles, notamment en raison des processus de dette d'extinction et de crédit de colonisation à l'échelle des

²⁷ C'est-à-dire la parcelle forestière (ou dans certains cas la sous-parcelle).

²⁸ Présentes très majoritairement voire exclusivement dans les habitats forestiers.

²⁹ Présentes indifféremment dans les habitats forestiers et les habitats non forestiers.

³⁰ Présentes principalement dans les habitats non forestiers et marginalement dans les habitats forestiers, souvent les milieux ouverts intra-forestiers (coupe, clairière, bords de chemins).

espèces et des communautés ; (4) l'histoire ajoute un pouvoir explicatif à notre compréhension de la structure et du fonctionnement de ces écosystèmes ; et (5) l'importance de définir un ou des états de référence de ces écosystèmes pour guider les actions de conservation et de restauration (trajectoire et résilience des écosystèmes après perturbations majeures) [43-47].

Cette évolution qui met davantage l'accent sur la composante temporelle et la dimension humaine en écologie a donné naissance à l'écologie historique³¹ [41, 45, 48-51], une science interdisciplinaire dont l'un des objectifs est d'apporter de nouvelles perspectives sur l'histoire des socio-écosystèmes. Même si l'écologie historique s'est développée récemment, ses racines remontent au 18^{ème} siècle et, selon Szabo [50], la première utilisation de ce terme remonte à 1940.

Plus précisément, les questions d'*écologie historique* que j'ai abordées sont les suivantes :

- Quelles sont les sources de données pour aborder les questions d'écologie historique et quelles sont leurs qualités respectives ?
- Quels sont les déterminants biophysiques, socio-économiques et spatiaux des changements paysagers depuis la première moitié du 19^{ème} siècle (carte d'état-major et cadastre napoléonien) ?
- Quels sont les legs des usages passés sur la richesse, l'abondance et la composition spécifique et fonctionnelle des communautés de plantes de sous-bois ?
- Quels sont les traits de vie des espèces associées à une longue continuité de l'état boisé ?
- Quelle est la part liée à la limitation par la dispersion et à la limitation par le recrutement dans la lente recolonisation des forêts post-agricoles par les espèces forestières ?
- Comment les perturbations liées à la gestion forestière actuelle ou les changements globaux interagissent-ils avec les effets des anciens usages du sol ?

1.2.3 Effet du paysage sur la biodiversité : le rôle des processus spatiaux

Le paysage est un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème qui se caractérise essentiellement par son hétérogénéité et sa dynamique gouvernées en partie par les activités humaines [52]. L'écologie du paysage s'intéresse aux flux d'organismes, de matériaux et d'énergie et à la façon dont ces flux sont contrôlés par la mosaïque paysagère [53-56]. Alors que l'écologie porte sur la dynamique de la biodiversité à toutes les échelles spatiales et temporelles, l'écologie du paysage s'intéresse particulièrement à l'échelle intégratrice du paysage, des continents et de la planète, et à l'évolution des paysages sous l'effet des interactions complexes entre processus écologiques et organisation des structures spatiales (qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique) [57, 58]. L'écologie du paysage se penche sur la manière dont la répartition spatiale des habitats influence les écosystèmes et les sociétés, les interactions entre communautés vivantes, la dynamique des populations d'espèces, les relations interspécifiques et, en fin de compte, l'évolution [59]. Elle se base sur un corpus théorique assez large (théorie d'équilibre de la biogéographie des îles, théorie des perturbations, théorie de la percolation) et plusieurs concepts d'écologie y sont étroitement associés : dynamique source-puits, métapopulation [60], métacommunauté [61] et métaécosystème [62] (cf. § 3.1.3). Les processus étudiés reposent notamment sur les notions de réseau écologique, de connectivité des habitats, d'isolement spatial et temporel des populations et de capacité de dispersion des espèces [63].

³¹ Les objectifs de l'écologie historique peuvent être définis comme "la compréhension des trajectoires historiques des écosystèmes, l'identification et la préservation de patrimoines culturels en lien avec la nature, et enfin l'aide à la gestion des écosystèmes et des paysages" [48].

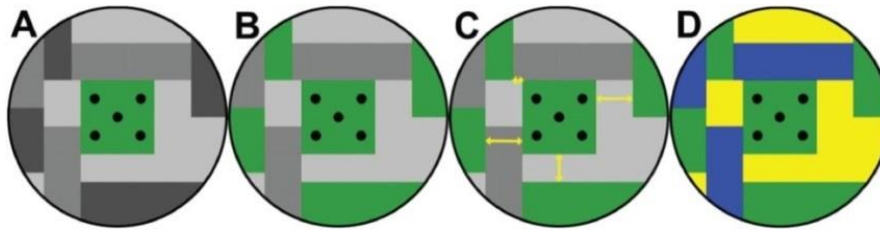


Figure 2. Représentation schématique des différentes façons dont les attributs paysagers sont pris en compte pour prédire la réponse de la biodiversité au contexte paysager : (A) hypothèse de la taille de la tache d'habitat, (B) hypothèse de la quantité d'habitat, (C) hypothèse de la configuration de l'habitat, et (D) hypothèse des habitats multiples ou de l'hétérogénéité du paysage. Les nuances de gris représentent les attributs du paysage qui ne sont pas considérés selon l'hypothèse considérée. Les taches sont représentées par des polygones ; les différents habitats sont représentés par différentes couleurs (vert, bleu ou jaune). Les points noirs représentent les sites d'échantillonnage. Les flèches jaunes indiquent la distance d'une tache cible par rapport aux autres taches du même type dans le paysage. Tiré de Presley *et al.* [64].

Deux questions centrales en écologie du paysage ont reçu beaucoup d'attention chez les écologues, les gestionnaires de milieux naturels et les politiques en charge des questions de conservation de la biodiversité au cours des quarante dernières années : (1) comment la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes répondent à la perte et à la fragmentation des habitats naturels et semi-naturels [65, 66] ? (2) quel est le lien entre hétérogénéité paysagère et biodiversité [67, 68] ?

Les deux questions sont en partie liées car la fragmentation produit de l'hétérogénéité spatiale, mais l'hétérogénéité n'est pas forcément issue d'un processus de fragmentation. Malgré les avancées réalisées, un certain nombre de questions demeurent pour comprendre les effets du paysage sur la biodiversité et garantir l'efficacité des mesures visant à atténuer les effets de la fragmentation des habitats [66, 69].

La vision proposée par Presley *et al.* [64] résume assez bien les quatre façons dont les attributs paysagers sont pris en compte pour prédire la réponse de la biodiversité au contexte paysager : l'hypothèse de la taille de la tache d'habitat, issue la théorie d'équilibre de la biogéographie des îles (Figure 2A) ; l'hypothèse de la quantité totale d'habitat à l'échelle du paysage (Figure 2B) ; l'hypothèse de la quantité d'habitat à l'échelle du paysage et de la configuration des taches d'habitat (Figure 2C) ; et enfin l'hypothèse de l'hétérogénéité de l'ensemble des habitats à l'échelle du paysage (Figure 2D).

En plus de ses quatre hypothèses, trois facteurs non représentés sur la Figure 2 peuvent jouer un rôle : (1) l'échelle spatiale à laquelle le paysage influence la biodiversité du site échantillonné, et qui nécessite des analyses à plusieurs échelles [70], (2) le rôle de filtre que le paysage joue sur les traits de vie des espèces [71-77] et (3) le délai de réponse de la biodiversité aux changements du paysage [65, 72, 78] (*cf.* § 3.1.4).

Les questions abordées en *écologie du paysage* ont été les suivantes :

- Comment la composition et la structure de la mosaïque paysagère (à dominante forestière) influencent la richesse, l'abondance et la composition spécifique et fonctionnelle de la flore du sous-bois ?
- Quel est l'effet de l'hétérogénéité paysagère sur les communautés floristiques de sous-bois ?
- Quels sont les poids respectifs de la composition et de la structure du paysage sur les communautés floristiques de sous-bois ?
- Peut-on déterminer une échelle d'influence du paysage environnant sur la flore forestière et cette échelle d'influence est-elle corrélée aux capacités de dispersion des espèces ?
- Quelle est la part expliquée par les facteurs paysagers dans la réponse des communautés floristiques de sous-bois au regard des autres sources de variabilité écologique ?
- Quelle est la portée de l'effet lisière en forêt tempérée et peut-on identifier des traits de vie pour les plantes de cœur forestier ?

- La portée actuelle de l'effet lisière sur les plantes peut-elle être expliquée par le paysage passé ?
- Quelle est la portée de l'effet route en forêt tempérée sur les plantes de sous-bois et les routes forestières jouent-elles le rôle de conduit pour les espèces de milieu ouvert ou les espèces invasives et de barrière pour les espèces forestières ?

1.2.4 Stratégies d'aménagement à but de conservation dans les paysages fragmentés

Si de nombreuses recherches ont quantifié et caractérisé les effets de la perte et la fragmentation des habitats semi-naturels et naturels sur la biodiversité, la biologie/écologie de la conservation a aussi pour objectif de fournir des recommandations pour remédier à ces effets négatifs. Plusieurs stratégies d'aménagement ont été proposées pour conserver la biodiversité dans les paysages fragmentés, tenant compte de la place occupée par les activités humaines.

La première stratégie d'aménagement consiste à réserver une partie des terres pour la biodiversité en créant des aires protégées, en tenant compte de critères de surface, de qualité et de représentativité des habitats pour les besoins des espèces. Assez tôt, cette stratégie a donné lieu à un débat scientifique quant à l'affectation spatiale des efforts de conservation, entre la création d'une seule grande réserve ou de nombreuses petites (débat *SLOSS*) [79].

Une seconde stratégie d'aménagement oppose une vision où la conservation de la biodiversité est compatible avec l'exploitation des ressources sur les mêmes terres, sous réserve d'adapter les pratiques de gestion (*land sharing* ou stratégie de partage de l'utilisation des terres) et une vision qui reconnaît l'incompatibilité entre conservation de la biodiversité et exploitation des ressources sur les mêmes terres et dédie des espaces distincts à ces deux types d'usage (*land sparing* ou stratégie de spécialisation des terres) [80].

La troisième stratégie d'aménagement consiste à mettre l'accent sur la conservation et la restauration de la connectivité³² entre les réservoirs de biodiversité (habitats naturels et zones protégées). Elle émane du constat que l'augmentation des pressions anthropiques a grandement affecté le déplacement des espèces dans le monde entier [82]. Or, la dispersion des individus entre les populations est essentielle pour compenser les effets négatifs de l'isolement des habitats et maintenir la persistance et la dynamique des populations et des communautés [60, 83]. Afin de compenser les effets négatifs de la fragmentation, les biologistes/écologues de la conservation ont conseillé d'accroître la connectivité entre les habitats [84, 85].

Au plan politique, l'enjeu de conservation et de restauration de la connectivité paysagère est devenu crucial pour ralentir les effets néfastes de la perte et la fragmentation des habitats au plan international (*CBD's Strategic Plan for Biodiversity 2011-2020*), européen (*Green Infrastructure Strategy*) et national (politique *Trame verte et bleue* du *Grenelle Environnement*). Ceci correspond à un changement de paradigme considérable dans les politiques de conservation pour passer d'un objectif d'installer des zones protégées dans les territoires à un objectif de favoriser les échanges entre ces zones protégées, où l'enjeu est la persistance à long terme des populations [86]. Ainsi, la Conférence des Parties à la Convention sur la Diversité Biologique a défini l'Objectif d'Aichi n°11, qui visait à atteindre d'ici 2020 au moins 17% de la superficie terrestre couverte par des réseaux d'aires protégées "gérés de manière efficace et équitable, écologiquement représentatives et bien connectés" [87].

Ce changement de paradigme dans les politiques de conservation a donné une forte impulsion aux travaux de recherche sur les continuités écologiques et la modélisation des réseaux écologiques et à leur mise en œuvre concrète dans l'aménagement du territoire [81, 88-97].

³² Nous préférons cette traduction du terme anglais consacré : "*connectivity conservation planning*", car la traduction littérale nous semble un peu lourde (planification de la conservation de la connectivité), et nous y ajoutons la notion de restauration, qui nous paraît essentielle face à l'ampleur de la perte de biodiversité. Le terme de "planification des réseaux écologiques" (*ecological network planning*) a le même sens. Ce dernier terme est plus employé dans le domaine de la planification du territoire (*landscape and urban planning*), alors que le terme de conservation de la connectivité est plus employé en biologie/écologie de la conservation [81].

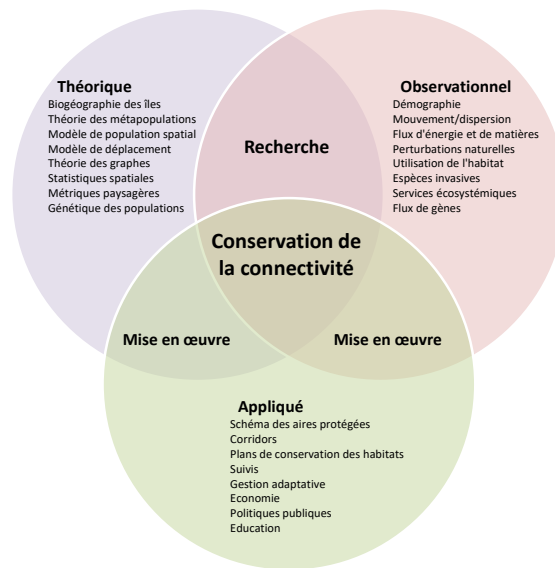


Figure 3. Présentation des volets théoriques, empiriques et appliqués associés à la conservation de la connectivité. Les synthèses et les avancées sur la conservation de la connectivité ont lieu de manière préférentielle à l'interface de ces enjeux. Tiré de Crooks et Sanjayan [98].

La conservation et la restauration de la connectivité relèvent de la *biologie/écologie de la conservation* (cf. § 3.1.1). Comme souligné par Crooks et Sanjayan dans leur ouvrage séminal de 2006 intitulé *Connectivity Conservation* [98], les avancées sur la conservation et la restauration de la connectivité sont à l'interface entre des domaines théoriques, observationnels et appliqués³³ (Figure 3).

Les questions de conservation et de restauration de la connectivité que j'ai abordées sont les suivantes :

- Où agir de manière efficace au niveau d'un territoire pour maintenir ou restaurer la biodiversité ?
- En quoi les graphes paysagers, la modélisation des déplacements des espèces et les indices de quantité d'habitat atteignable permettent-ils de construire un outil d'aide à la décision pertinent et innovant pour l'aménagement à but de conservation ?
- Comment améliorer la modélisation de la connectivité paysagère en modélisant plus finement les corridors entre les taches d'habitat, et en couplant modèles de distribution d'espèces et graphes paysagers ?

1.2.5 Démarche générale d'analyse

Je détaille ci-dessous la démarche commune suivie pour l'ensemble de mes travaux relevant d'une approche *hypothético-déductive* (écologie forestière, écologie du paysage et écologie historique). La démarche *inductive*, spécifique des travaux traitant de la conservation et de la restauration de la connectivité est présentée dans le Bilan (§ 4.4).

Ces travaux ont porté sur la réponse de la végétation du sous-bois, c'est-à-dire l'ensemble des plantes vasculaires et non vasculaires³⁴ présentes dans la strate de végétation de moins de 2 m de haut, même si d'autres auteurs mettent le seuil de hauteur à environ 1 m [99, 100].

³³ Lorsque les scientifiques qui développent des modèles et des métriques rendent leurs travaux accessibles aux chercheurs de terrain, lorsque les biologistes qui mènent des études observationnelles utilisent la théorie comme fondement pour formuler ou reformuler leurs questions de recherche, ou encore lorsque les gestionnaires de milieux naturels travaillent en étroite collaboration avec les scientifiques pour s'assurer que la meilleure science guide les actions de conservation.

³⁴ Dans plusieurs projets, nos inventaires ne concernent que la flore vasculaire.

Dans certains projets, j'ai adopté une approche pluri-taxonomique en m'intéressant aussi à l'entomofaune épigée (coléoptères carabiques et lépidoptères hétérocères), même si mes compétences sont restées centrées sur la flore. Une approche pluri-taxonomique permet d'avoir une vision plus large des réponses possibles et d'éviter l'écueil de recommandations de gestion trop exclusives (*que faire pour préserver telle espèce ou tel groupe d'espèces ?*). Les approches pluri-taxonomiques soulignent en général la complexité des relations entre biodiversité et gradients écologique et l'importance de ne pas conclure quant aux effets de la gestion forestière, du paysage et de l'histoire sur la base d'un seul groupe taxonomique.

Dans mes travaux, j'ai considéré les gradients étudiés comme des facteurs de pression et de perturbations de la biodiversité et abordé la biodiversité au niveau espèce et communauté³⁵.

J'ai considéré très tôt que la quantification de la biodiversité ne peut se réduire à une approche simple basée sur des indices de diversité globale à l'échelle de la communauté (richesse, équitabilité et diversité). En effet, quelles que soient les variations de richesse spécifique ou de tout autre indice de diversité entre relevés, ces variations peuvent cacher une grande différence dans l'identité des espèces présentes dans les relevés, y compris pour les espèces dominantes. Cette information est très importante, et doit être analysée en tant que telle ; en effet, réduire aux seuls indices de diversité locaux peut conduire à négliger des milieux pauvres en espèces, mais contenant des espèces ou des communautés particulières à conserver ^[101].

J'ai donc cherché à analyser la diversité de composition spécifique entre sites par le biais de matrices d'indices de dissimilarité spécifique et de techniques d'ordination qui représentent la position des relevés sur un nombre réduit d'axes, par le biais d'analyses multivariées (*ACP, AFC, RDA, NMDS*). Pour relier les différences de composition entre sites aux variables écologiques (gradients de gestion, paysagers ou historiques), j'ai utilisé des techniques d'ordination contrainte par les paramètres écologiques (*ACC* ^[102]).

J'ai aussi cherché à expliquer et synthétiser la réponse des espèces aux gradients étudiés par leurs caractéristiques écologiques ou traits fonctionnels ^[103] en suivant une approche d'*écologie fonctionnelle* ^[104]. A ce titre, deux types d'analyses sont possibles, malgré la prédominance de la première approche dans ces travaux d'*écologie fonctionnelle* :

- (1) utiliser les analyses multivariées permettant de tester les relations entre un ensemble de traits de vie des espèces et un ensemble de gradients écologiques ^[105], telles que la *CWM-RDA*, l'analyse *Fourth-Corner*, la *RLQ* ou encore la *dc-CA* ^[104, 106-109] ;
- (2) définir des groupes d'espèces supposés répondre de manière contrastée à la gestion sur la base de leurs traits de vie (ou d'enjeux de conservation), puis analyser séparément la réponse de la richesse spécifique, de l'abondance ou de la diversité de chacun de ces groupes aux gradients écologiques, au moyen de modèles linéaires généralisés (avec ou sans effets aléatoires) ^[33, 34, 101, 110] ;

La différence entre ces deux approches est importante et je la discute en détail ci-dessous (*cf. Focus : les limites de l'approche par trait moyen en écologie de la conservation*).

En complément des approches au niveau communauté, j'ai testé si chaque espèce répond à des gradients de gestion d'une manière qui lui est propre et qui ne peut être résumée de manière simple par quelques dimensions, comme les techniques d'ordination le supposent. Cela correspond à la situation où l'on souhaite étudier l'abondance de certaines espèces – à favoriser – plutôt que la diversité locale ^[101].

Dans tous mes projets de recherche, j'ai toujours eu comme préoccupation d'adopter des stratégies d'échantillonnage rigoureuses, en suivant une approche d'expérimentation mesurative³⁶ au sens de Hurlbert ^[111], une habitude adoptée depuis mon DEA et ma thèse ^[112, 113]. En effet, une des difficultés majeures des travaux en écologie est de contrôler proprement sur le terrain les sources de variation non désirées et déjà connues (en particulier les gradients abiotiques primordiaux que sont le climat, la topographie et le sol), qui ne

³⁵ La diversité infra-spécifique (ou diversité génétique) n'a pas été abordée.

³⁶ Et très rarement manipulative (voir toutefois § 4.1.4).

sont pas l'objectif principal de l'étude mais peuvent obscurcir sérieusement les réponses recherchées [\[114\]](#). Dans tous les travaux d'écologie portant sur l'effet de gradients liés aux activités humaines sur la biodiversité, un prérequis essentiel est de maîtriser du mieux possible les différences stationnelles (climat, topographie, sol) entre les sites échantillonnés.

Un soin permanent a donc été porté pour concevoir des échantillons de taille suffisante et bien stratifiés, et traiter les données par des outils statistiques les plus adaptés (utilisation des modèles linéaires à effets mixtes, dès la thèse)³⁷. Cela m'a conduit aussi à m'intéresser aux méta-analyses [\[115\]](#), pour extraire le plus d'informations possible des travaux de recherche déjà publiés [\[3\]](#). Sensibilisé aux stratégies d'échantillonnage et aux limites d'interprétation rencontrées avec des échantillons de faible taille, j'ai cherché à travailler sur de gros échantillons³⁸ (>1000 relevés, cf. § 4.1.6, 4.3.1, à 4.3.5) pour obtenir des résultats permettant de monter en généralité³⁹. Cela m'a permis notamment de dépasser le problème de la pseudo-réplication qui est souvent ignoré ou sous-estimé en écologie du paysage, lorsque des conclusions hâtives sont tirées sur la base d'un faible nombre de situations paysagères, parce que nombre de relevés et nombre de paysages échantillonnés sont souvent confondus [\[54\]](#).

En lien avec la question de la taille des échantillons, j'ai contribué à valoriser sur un plan scientifique les bases de données existantes d'inventaire de biodiversité, comme celles collectées depuis des nombreuses années par l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN-Ifn) ou les Conservatoires Botaniques Nationaux (Bassin Parisien, Alpin, Port-Cros), mais encore trop peu utilisées⁴⁰ (cf. § 4.1.6, 4.3.1 à 4.3.5). La puissance statistique apportée par ces jeux de données permet à la fois de mettre en évidence des gradients environnementaux de faible magnitude (*i.e.* difficilement détectables avec de petits échantillons car non significatifs), de hiérarchiser leur importance en termes d'impacts et *in fine* de raisonner leur prise en compte dans la gestion et les politiques publiques.

³⁷ Cependant, je n'ai jamais eu pour objectif de développer de nouvelles approches statistiques.

³⁸ Ce qui n'était pas si courant en écologie il y a une dizaine d'années.

³⁹ Comme souligné par Wildi [\[116\]](#) en commentaire d'un de mes articles sur les effets lisière à longue portée en forêt [\[117\]](#).

⁴⁰ Mais voir toutefois Le Berre *et al.* [\[118\]](#).

Focus : les limites de l'approche par trait moyen en écologie de la conservation

L'utilisation des caractéristiques moyennes des communautés pour en déduire les variations absolues des espèces pourrait constituer un "choc silencieux des paradigmes", c'est-à-dire un manque de communication et de cohérence entre les différents paradigmes de l'écologie [119, 120]. Un exemple de ce choc silencieux concerne l'analyse et l'interprétation de l'homogénéisation biotique [121] ou de la thermophilisation des communautés [120], mais peut s'appliquer à d'autres gradients écologiques. Les approches par trait moyen liées à la théorie de la niche ont été utilisées pour quantifier l'homogénéisation des communautés, mais elles n'ont pas d'incidence claire sur la disparition des espèces spécialistes dans un contexte de biologie de la conservation, contrairement à ce qui est souvent affirmé [122].

Deux approches sont possibles pour aborder la réponse des traits d'une communauté à une perturbation : la première approche s'applique aux variations absolues de répartition des traits de vie dans les communautés et compte le nombre d'espèces ou l'abondance des individus possédant le même trait de vie ; la seconde approche s'applique au trait moyen ou aux proportions d'une modalité de trait de vie au niveau de la communauté et donc traite de valeurs relatives des traits. C'est l'approche utilisée dans les analyses de type *CWM-RDA*, *RLQ* ou *fourth-corner* [105].

Or, lorsqu'on analyse les variations du trait moyen d'une communauté selon un gradient écologique et qu'on s'intéresse à la conservation des espèces, il ne faut se méfier des variations du trait moyen et se garder de conclure au déclin ou à la progression des espèces ayant certaines valeurs de trait, sans aller voir directement la réponse des espèces ou groupes d'espèces concernées [120].

Ainsi, il est dangereux de conclure à une diminution du nombre des espèces spécialistes forestières dans la communauté à partir d'un indice de spécialisation moyen de la communauté, car l'indice est la somme pondérée des indices de spécialisation des espèces spécialistes et des espèces généralistes. Pour bien comprendre le problème, prenons le cas fictif d'un changement d'une communauté forestière après perturbation (par ex. une coupe), en distinguant les espèces selon leur habitat préférentiel : espèces spécialistes forestières et espèces généralistes (Tableau 1). Associons un indice de spécialisation plus élevé aux premières (SSI=3) qu'aux secondes (SSI=1). Avant perturbation, le nombre d'espèces total est de 10 (5 spécialistes, 5 généralistes) et l'indice de spécialisation moyen de la communauté (CSI) est égal à 2 avant perturbation. Prenons cinq schémas d'évolution après perturbation avec deux cas d'augmentation de la richesse spécifique, deux cas de baisse et un cas sans variation, et associons-les à des changements variables du nombre d'espèces spécialistes et/ou du nombre de généralistes. Dans tous les cas sauf le dernier (E), l'indice de spécialisation de la communauté diminue, mais ils ne correspondent pas tous à une perte d'espèces spécialistes au profit des espèces généralistes [120]. Seuls les cas C et D sont conformes à cette interprétation, tandis que les cas A et B se traduisent par une baisse de l'indice moyen alors que le nombre de spécialistes est resté inchangé (A), ou a même augmenté (B). De la même façon, l'interprétation du cas E est problématique si on conclut à une augmentation du nombre de spécialistes, puisque celui-ci est resté inchangé. D'autres exemples sont détaillés dans Gosselin [120].

Tableau 1. Différents scénarios d'évolution de l'indice de spécialisation moyen de la communauté (CSI) après perturbation, correspondant à des modifications variables du nombre d'espèces spécialistes et/ou généralistes au sein de la communauté. Les quatre premiers cas correspondent à une baisse du CSI et le dernier à une hausse. Parmi les cas de baisse du CSI, seuls les cas C et D correspondent effectivement à une baisse du nombre d'espèces spécialistes dans la communauté. Dans les deux autres cas (A, B et E), le nombre d'espèces spécialistes est inchangé ou en hausse, ce qui change complètement l'appréciation de l'impact de la perturbation sur les espèces spécialistes.

	Esp. spéc. SSI=3	Esp. gén. SSI=1	Nb total	Ind. spéc. commu. (CSI)
Avant pert.	5	5	10	2
Après pert.				
A	5 (=)	15 (+)	20 (+)	1,5
B	7 (+)	13 (+)	20 (+)	1,7
C	3 (-)	7 (+)	10 (=)	1,6
D	3 (-)	5 (=)	8 (-)	1,75
E	5 (=)	3 (-)	8 (-)	2,25

En résumé, traiter les questions de conservation sur la base de caractéristiques moyennes – ou d'autres mesures basées sur l'abondance relative – n'est pas suffisant et il est important de considérer des mesures absolues (richesse, abondance, viabilité) des différents groupes d'espèces au sein de la communauté pour interpréter correctement les résultats. La théorie de la niche en écologie des communautés peut, dans une certaine mesure, être cohérente avec les approches de traits moyens, mais les deux principaux paradigmes de la biologie de la conservation, le paradigme de la population minimale viable et le paradigme de la population en déclin [123], exigent des mesures plus absolues [120, 124].

Dans nos travaux, même si nous avons appliqué selon les cas la première ou la seconde méthode, nous considérons la première méthode comme la plus pertinente pour interpréter les effets des différents facteurs de pression anthropique sur la biodiversité.

1.3 Plan du mémoire

Ce mémoire ne restitue pas l'intégralité des recherches menées depuis ma thèse (1998). J'ai choisi d'aborder les questions sur lesquelles je poursuis mon activité ou je souhaite porter à nouveau mon attention, notamment celles traitant des relations entre gestion forestière et biodiversité. Malgré la place qu'ils ont occupée pendant un moment et l'intérêt qu'ils pourraient avoir ici, je ne présenterai pas mes travaux portant sur la robustesse des méthodes de mesure de la végétation [\[125-127\]](#). Je n'évoquerai pas non plus les travaux effectués à partir de mes données de thèse [\[2, 128-132\]](#).

Après un chapitre introductif sur l'état de la biodiversité au niveau mondial (**chapitre 2**), le mémoire présente le cadre théorique et un état de l'art de mes questions de recherche (**chapitre 3**). Je présente les concepts et les théories écologiques sous-jacentes, en essayant de souligner les avancées les plus récentes, même si pour certains aspects, j'avoue ne pas avoir pu faire le tour complet de la bibliographie.

Le **chapitre 4** synthétise les avancées significatives réalisées. La structure des chapitres 3 et 4 est similaire avec un découpage selon les quatre domaines de recherche présentés ci-dessus : (1) écologie forestière, (2) écologie historique, (3) écologie du paysage et (4) stratégies d'aménagement du paysage à but de conservation⁴¹.

Le **chapitre 5** expose mon projet scientifique qui s'organise en trois axes de recherche (écologie historique, stratégies de conservation de la biodiversité forestière à l'échelle du paysage et conservation et restauration de la connectivité), qui combinent en partie mes quatre domaines de recherche actuels, abordés jusqu'ici de façon plutôt séparée.

Le mémoire se clôt par une conclusion générale (**chapitre 6**) reprenant de façon synthétique les différentes avancées, convictions, et perspectives développées dans les chapitres précédents.

Un **CV détaillé** est fourni en fin de document, qui reprend de façon factuelle les éléments de mon parcours professionnel, avec une [liste de publications](#).

NB : pour fluidifier la lecture, les références bibliographiques sont numérotées en bleu avec un lien hypertexte. Ne pas les confondre avec les notes de bas de page (en noir et sans lien hypertexte).

⁴¹ Néanmoins, la partie correspondante du Chapitre 4 est intitulée "Conservation et restauration de la connectivité", car nous n'avons abordé dans nos travaux que cet aspect, alors que le domaine de recherche présenté au Chapitre 3 sous le titre "Stratégies d'aménagement du paysage à but de conservation" est plus vaste.



2 Anthropocène :
effondrement de la
biodiversité

Au cours des trois derniers siècles, les impacts de l'homme sur son environnement à l'échelle mondiale se sont intensifiés, avec une accélération des changements au cours des 50 dernières années [133-136]. En raison de la hausse des émissions anthropiques de dioxyde de carbone, le climat mondial pourrait s'écarter considérablement du comportement naturel observé depuis de nombreux millénaires. Pour tenir compte de ces impacts grandissants, le terme "Anthropocène" a été proposé pour définir l'époque géologique actuelle, dominée par l'homme, et qui fait suite à l'Holocène, la période chaude des 10 à 12 derniers millénaires [137]. Les scientifiques considèrent que l'Anthropocène a commencé dans la dernière partie du 18^{ème} siècle, lorsque des analyses de l'air emprisonné dans la glace polaire ont montré le début d'une augmentation des concentrations mondiales de dioxyde de carbone et de méthane [137]. Cette date coïncide également avec la conception de la machine à vapeur de James Watt en 1784. Deux autres dates, l'une plus récente (1964) ou l'autre plus ancienne (1610) sont aussi proposées par Lewis et Maslin [138].

Mais les impacts de l'homme ne se limitent pas à l'augmentation des émissions de dioxyde de carbone [135]. Une vision synthétique de ces impacts selon une liste d'indicateurs de structure et de fonctionnement de la biosphère a été proposée en 2004 par Steffen *et al.* [139] et mise à jour en 2015 [140]. Elle montre l'accélération prodigieuse et plus qu'inquiétante des activités humaines sur notre planète, l'épuisement des ressources, la dégradation des sols et des milieux naturels, l'ampleur des pollutions et l'érosion de la biodiversité qui en découle (Figure 4a). La place physique qu'occupe l'homme dans les écosystèmes et les impacts qui résultent de ses besoins affectent massivement les autres espèces [136].

Le dernier rapport de l'IPBES [134], qui a réalisé un vaste état des lieux à l'échelle mondiale, fait le constat alarmant d'un effondrement de la biodiversité et des services écosystémiques, et en identifie les principales causes : changements d'usage des terres et des océans, exploitation des organismes, changements climatiques, pollutions et espèces exotiques envahissantes.

Depuis le début de l'agriculture il y a environ 11 000 ans, la biomasse de la végétation terrestre aurait été divisée par deux [141], avec une perte correspondante de plus de 20% de sa biodiversité d'origine [142]. Des estimations à l'échelle mondiale indiquent que les 5375 espèces de mammifères sauvages connus ne constituent plus que 4% de la biomasse des mammifères, alors que les espèces domestiques représentent 60% et l'homme 36% [143]. L'effondrement massif des populations observé depuis des décennies concerne les vertébrés [144-150], les invertébrés [144, 151-157] et les plantes [158], et l'ampleur de cette "sixième extinction de masse" est colossale [142, 145, 159-161]. Plus de 700 espèces de vertébrés [142] et environ 600 plantes [162] ont disparu au cours des 500 dernières années. Alors que la dégradation actuelle de la biodiversité menace très directement le maintien d'un grand nombre d'activités humaines, cet effondrement ne soulève pour l'instant que de légères inquiétudes chez les responsables politiques de la planète sur l'avenir de notre modèle de développement, soi-disant durable⁴², ni sur les limites de la planète.

⁴² Selon certains, l'avenir, à savoir les solutions pour mener à bien la transition écologique et énergétique, ne peuvent passer que par l'innovation et non par la lampe à huile ou une société basée sur la sobriété (celle des Amish par ex.).

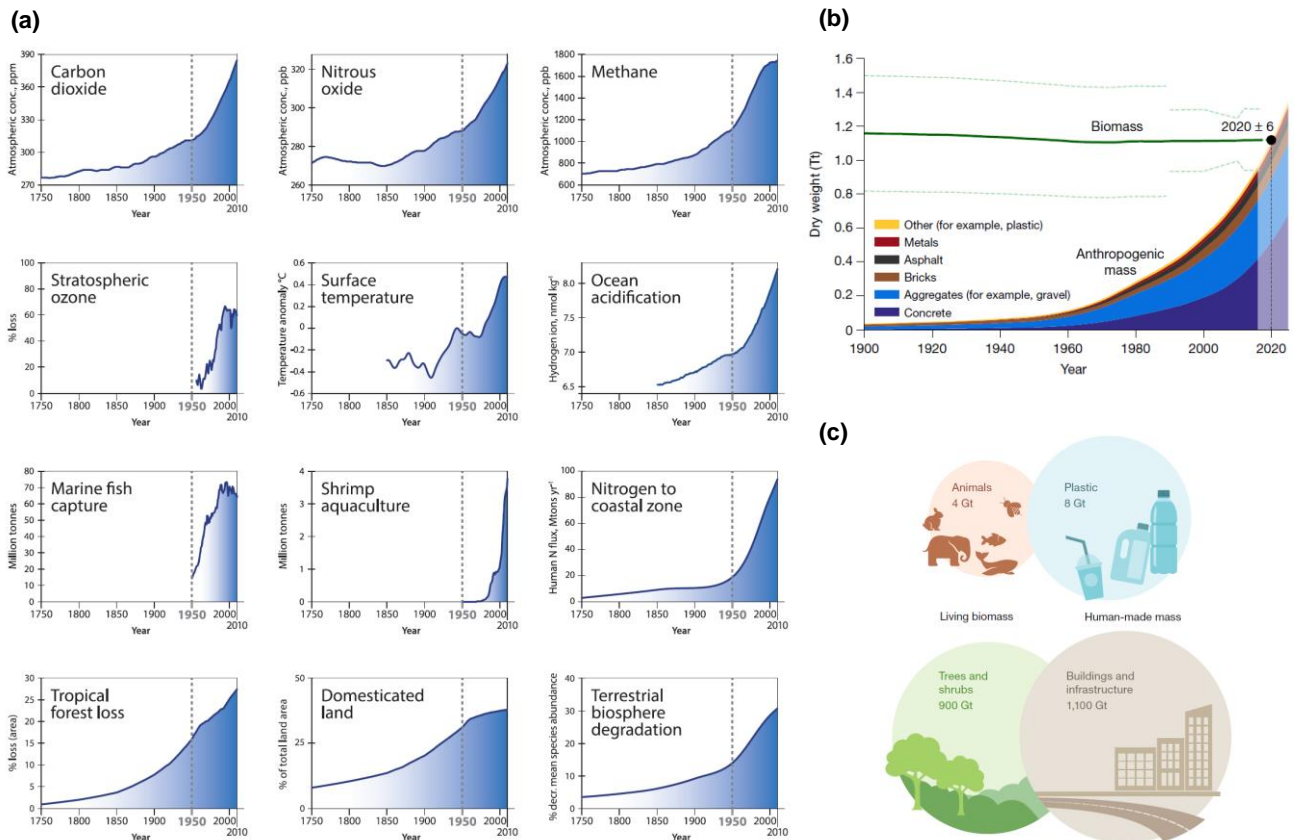


Figure 4. **(a)** Tendances de 1750 à 2010 des grands indicateurs de structure et de fonctionnement du système terrestre. (1) Concentration en dioxyde de carbone provenant des enregistrements des carottes de feu et de glace (Law Dome, Antarctique, et cap Grim, Australie). (2) Concentration en oxyde d'azote provenant des carottes de glace et de feu (Law Dome, Antarctique, et cap Grim, Australie). (3) Concentration en méthane provenant de carottes de feu et de glace (Law Dome, Antarctique, et Cape Grim, Australie). (4) Pourcentage maximal de diminution de l'ozone total de la colonne (moyenne mobile sur 2 ans) au-dessus de Halley, Antarctique. (5) Anomalie de température de surface globale⁴³. (6) Acidification de l'océan exprimée en concentration moyenne globale d'ions hydrogène à la surface de l'océan⁴⁴. (7) Production mondiale de poissons marins capturés⁴⁵. (8) Production mondiale de crevettes d'aquaculture⁴⁶, comme indicateur de modification des zones côtières. (9) Flux de perturbation anthropique de l'azote dans la marge côtière (flux fluvial, eaux usées et dépôts atmosphériques) calculé par modélisation. (10) Perte de forêts tropicales⁴⁷ par rapport à 1700. (11) Superficie des terres agricoles (terres cultivées et pâturages) exprimée en pourcentage de la superficie totale des terres. (12) Pourcentage de l'abondance moyenne des espèces terrestres par rapport à l'abondance dans les écosystèmes non perturbés, comme approximation de la dégradation de la biosphère terrestre. Tiré de Steffen *et al.* [140]. **(b)** Estimations de la biomasse et de la masse anthropique depuis 1900 sur la base de la masse sèche. La ligne verte indique le poids total de la biomasse (lignes vertes pointillées, ± 1 écart-type). La masse anthropique (regroupée en six grandes catégories) est représentée par un graphe en aires, où les hauteurs des aires colorées représentent la masse de la catégorie correspondante accumulée jusqu'à cette année-là. L'année 2020 ± 6 marque le moment où la masse anthropique dépasse la biomasse. **(c)** Composantes clés de la biomasse mondiale et de la masse anthropique en 2020 (en poids sec). Le rapport entre les surfaces des cercles dans chaque paire représente le rapport de masse correspondant des deux masses illustrées (les deux paires utilisent des échelles différentes). L'estimation du plastique comprend le plastique actuellement utilisé et les déchets plastiques, en tenant compte du recyclage. Les infrastructures comprennent la masse des éléments construits, tels que les routes. (b) et (c) Tirés de Elhacham *et al.* [163].

⁴³ HadCRUT4 : observations combinées des terres et des océans, par rapport à 1961-1990.

⁴⁴ A partir d'une série de modèles (CMIP5) basés sur les observations du CO₂ atmosphérique jusqu'en 2005 et ensuite RCP8.5

⁴⁵ Somme des espèces de poissons marins côtiers, démersaux et pélagiques uniquement, c'est-à-dire qu'elle ne comprend pas les mammifères, les mollusques, les crustacés, les plantes, etc. Il n'y a pas de données de la FAO disponibles avant 1950.

⁴⁶ La somme de 25 espèces de crevettes d'élevage.

⁴⁷ Forêt tropicale à feuilles persistantes et forêt tropicale à feuilles caduques, qui comprend également la superficie des parties boisées des savanes et des forêts.

L'exploitation des ressources et l'extractivisme sont d'une ampleur colossale. Nous sommes arrivés à un point où la masse des produits solides fabriqués par l'homme (appelée masse anthropique⁴⁸) depuis 1900 est en train de dépasser celle de la biomasse vivante (y compris les humains eux-mêmes et les animaux domestiques, évaluée à 1,1 Tt de masse sèche, Figure 4b) ^[163]. Au cours des cent dernières années, la masse anthropique a augmenté rapidement – avec un doublement tous les 20 ans environ – contrairement à la biomasse totale, qui n'a pas changé de manière aussi marquée (celle-ci est affectée entre autres par une interaction complexe entre la déforestation, le boisement et la fertilisation par le CO₂). L'accumulation de la masse anthropique atteint désormais 30 Gt par an, sur la base de la moyenne des cinq dernières années⁴⁹. La masse des habitations et des infrastructures dépasse la biomasse des arbres et des arbustes et la masse de plastique dépasse celle des animaux terrestres et marins (Figure 4c).

L'explosion démographique depuis deux siècles est colossale, mais constitue un angle mort dans toutes les réflexions sur la transition écologique ^[164]. La population mondiale a été multipliée par 8 en un peu plus de deux siècles⁵⁰ et la démographie mondiale doit être considérée comme un paramètre clé dans l'évaluation des efforts à réaliser pour réduire notre empreinte écologique, au moins autant sinon plus que l'efficacité de notre consommation d'énergie ou de ressources naturelles. Certaines évaluations soulignent que chaque être humain dispose aujourd'hui de moins de 1,3 ha de terre⁵¹ (soit un rectangle de 100 x 130 m) pour assurer l'ensemble de ses besoins (se nourrir, se loger, se déplacer, et sans polluer !) et, accessoirement, accueillir le reste des espèces sauvages⁵². Si on renverse les chiffres de densité de population pour la France (119,5 habitants/km²), la surface disponible par habitant n'est déjà que de 0,84 ha. Même dans les espaces protégées, là où justement les actions de conservation sont censées être efficaces, l'érosion de la biodiversité est visible ^[151, 152] ⁵³.

Même si les évaluations font l'objet de débats ^[165], des estimations à large échelle considèrent que les activités anthropiques ont remodelé plus de 77% de la biosphère terrestre ^[166], dont plus de 40% sont utilisés directement par les hommes pour l'agriculture ou les zones artificialisées (bâties, infrastructures de transport). La superficie restante (~37%) comprend des zones naturelles (*e.g.* les forêts primaires ou matures) ou semi-naturelles (*e.g.* des forêts secondaires) intégrées dans une mosaïque de terres converties pour les activités humaines. Ces zones naturelles et semi-naturelles couvrent une surface bien supérieure à celles des zones vierges (c'est-à-dire des paysages sans impact humain, ~22%), et sont distribuées à travers le monde entier. D'autres études évaluent entre 23 et 25% la part des zones encore sauvages ^[167, 168] et à 58,4% la part des zones modérément ou intensément exploitées par l'homme ^[168].

La pression foncière sur les habitats naturels ne faiblit pas. Sans gains de rendement et d'efficacité des systèmes agricoles ^[169], l'expansion des populations humaines va continuer inexorablement de réduire et fragmenter les zones naturelles. La surface de notre planète consacrée aux terres cultivées occupe déjà 1,53 milliard d'ha ^[169] et les prévisions indiquent qu'elle pourrait augmenter de 18% d'ici le milieu du 21^{ème} siècle ^[170]. De même, la superficie consacrée aux zones urbaines devrait tripler pour atteindre 0,18 milliard d'ha d'ici 2030 ^[171].

⁴⁸ La masse anthropique peut être divisée en sous-groupes : béton, agrégats, briques, asphalte, métaux et "autres" composants (bois utilisé pour le papier et l'industrie, verre et plastique). La masse anthropique est dominée par le béton et les agrégats (ex. gravier).

⁴⁹ Cela correspond au fait que chaque personne sur le globe produit chaque semaine plus que son poids corporel en masse anthropique.

⁵⁰ Les estimations donnent environ 1 milliard d'individus en 1800, 2 milliards en 1927, 3 en 1960, 4 en 1974, 5 en 1987, 6 en 1999, 7 en 2011 et près de 8 milliards aujourd'hui (7,9 milliards fin octobre 2021) (source : www.ined.fr). Jetez un œil au compteur de la population mondiale sur le site de l'INED, il augmente de près de 3 êtres humains par seconde !

⁵¹ Il existe environ 149 M km² de terres émergées, desquels il faut retrancher les déserts, l'antarctique, les glaciers, les hautes montagnes et les autres zones inhospitalières (les zones désertiques couvrent 50 M km²), ce qui donne env. 100 M km² disponibles.

⁵² Ce n'est déjà pas bien grand, mais si la population mondiale passe à 10 milliards d'ici 2050 (*cf.* l'INED ou le rapport du GIEC de 2019 qui pose naïvement la question : "comment nourrir 10 milliards de personnes sans ravager la planète?"), le lopin de terre se réduit à 1 ha.

⁵³ La première étude conclut à une chute de 75% de la biomasse des insectes volants en 27 ans dans les zones protégées ; la seconde à un effondrement (-80%) en 24 ans de la biomasse des insectes dans des réserves naturelles.

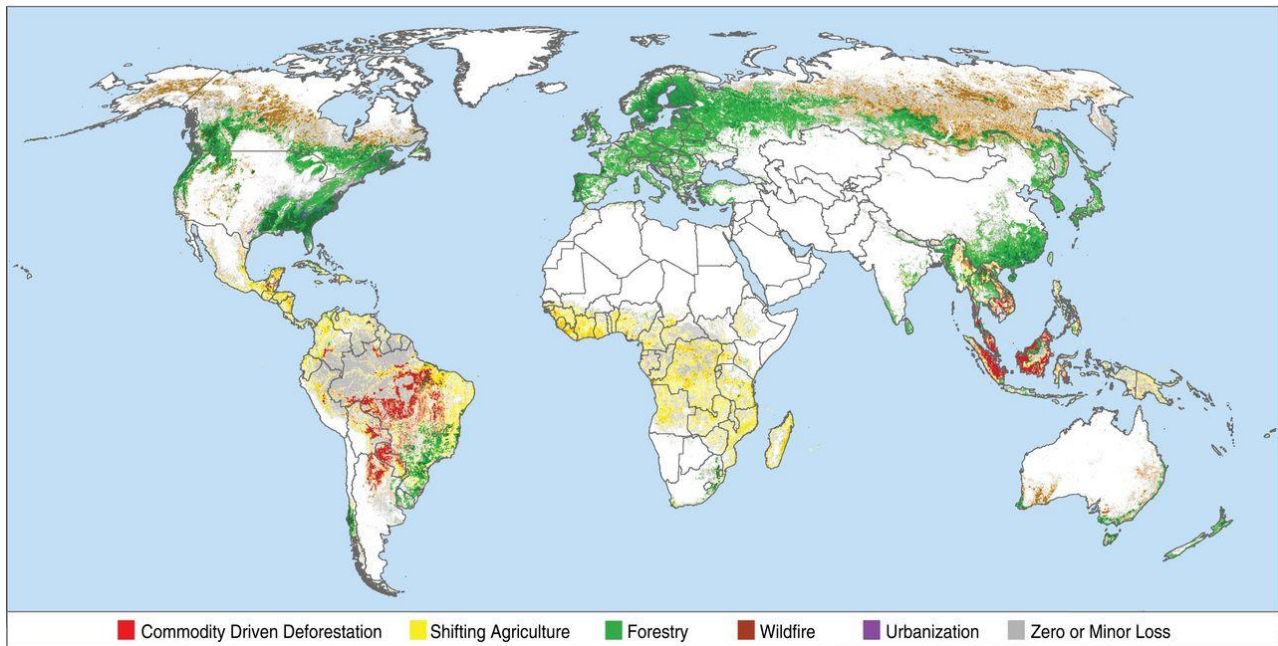


Figure 5. Type de perte de la couverture forestière au cours de la période 2001-2015 selon qu'il s'agit d'une conversion définitive vers un usage agricole, pastoral, minier ou urbain, ou d'une conversion provisoire (agriculture itinérante, exploitation forestière ou incendies de forêt). L'intensité de la couleur est proportionnelle au changement de couverture forestière. Tiré de Curtis *et al.* [172].

Les écosystèmes forestiers ne font pas exception et sont menacés par les activités humaines [172], ce qui a de graves conséquences pour la biodiversité mondiale [65, 173] et le fonctionnement de ces écosystèmes [174]. Des analyses globales basées sur des images satellites (<http://globalforestwatch.org>) permettent de détailler la dynamique des changements forestiers⁵⁴, en distinguant les conversions permanentes (*i.e.* la déforestation) et les conversions temporaires (coupes forestières et incendies de forêts) [172], ce qui n'avait pas été fait dans les travaux précédents [175]. Ainsi, sur la période 2001-2015, la déforestation dans le monde représente en moyenne 5 millions d'ha par an soit $26\pm 4\%$ des pertes observées, avec de fortes hétérogénéités dans le monde⁵⁵ et une concentration de la déforestation en Amazonie et dans les forêts équatoriales de Malaisie et d'Indonésie⁵⁶ (Figure 5) ; de plus, $0,6\pm 0,3\%$ des pertes est attribuable à la concentration et à l'expansion urbaine. Les autres zones ont conservé la même utilisation des terres au cours des 15 ans, et les changements observés sont liés à l'exploitation forestière ($26\pm 4\%$), à l'agriculture itinérante⁵⁷ ($24\pm 3\%$) et aux incendies de forêt ($23\pm 4\%$) [172]. Du fait de la distinction entre conversions permanentes et temporaires, les chiffres annoncés par Curtis *et al.* [172] sont bien inférieurs à ceux d'Hansen *et al.* [175], qui situent la perte annuelle nette de zones boisées à 12 millions d'ha en moyenne.

A côté des dégâts générés par la déforestation, les régions tropicales sont très affectées par les effets négatifs des plantations d'arbres (eucalyptus, pins, palmiers à huile, acacias, arbres à caoutchouc, tecks, gmelina, etc.) imposées par de puissantes compagnies internationales, souvent des compagnies pétrolières engagées dans le commerce des industries forestières (bois, pâte à papier, huile de palme).

Malgré tout, au cours des vingt dernières années, la productivité forestière mondiale a augmenté avec un taux de croissance annuel de 7%, tandis que l'extraction mondiale de bois utilisé est restée assez stable, avec un taux de croissance annuel de 0,2% [176]. Toutefois, la demande mondiale de services liés au bois devrait

⁵⁴ Avec une résolution de 100 km² (10 x 10 km).

⁵⁵ Les pays dits "développés" dont l'Europe étant en situation inverse de progression de la surface forestière (*cf.* § 3.3.3).

⁵⁶ En Asie du sud-est, plantations de palmiers à huile.

⁵⁷ L'agriculture itinérante est définie par les auteurs comme la conversion à petite ou moyenne échelle de forêts et d'arbustes pour l'agriculture, qui est ensuite abandonnée et suivie par la reforestation.

augmenter considérablement dans un avenir proche en raison de la forte croissance démographique dans les pays "en développement", des objectifs en matière d'énergie renouvelable et de l'adoption de stratégies de bioéconomie⁵⁸ dans les pays industrialisés [177]. Une augmentation substantielle des prélèvements de bois pour répondre à la demande future de produits bois et de bioénergie pourrait donc exercer une pression supplémentaire sur les écosystèmes forestiers (cf. § 3.2.5.5). En particulier, au cours des dernières décennies, les forêts sont de plus en plus considérées comme un atout essentiel pour atteindre les objectifs d'atténuation des changements climatiques [178]. En effet, malgré les impacts biophysiques mitigés des forêts sur le climat [179-181], la séquestration du carbone par les forêts reste le forçage climatique⁵⁹ le plus important fourni par les forêts au niveau mondial [182].

La capacité des forêts et des autres habitats naturels survivants à maintenir la biodiversité et les services écosystémiques dépendra de la quantité totale et de la qualité des habitats laissés sous forme de fragments, de leur degré de connectivité⁶⁰ et de la manière dont ils sont affectés par d'autres perturbations d'origine humaine telles que les changements climatiques et les espèces envahissantes [65].

Par conséquent, pour certains, le succès de la conservation et du maintien des services écosystémiques dépend d'une meilleure connaissance de la valeur de ces paysages hétérogènes pour la biodiversité et de la contribution des paysages modifiés par l'homme aux objectifs de conservation [183]. Pourtant, l'augmentation croissante en biens et services agricoles et forestiers va conduire à des pratiques plus intensives dans des écosystèmes gérés avec de possibles conséquences néfastes sur la biodiversité et l'environnement, rendant de plus en plus difficile la conciliation des enjeux de conservation et la production alimentaire en zone agricole [184] ou la production de bois en forêt [185]. Une voie possible pour mieux concilier production et biodiversité pourrait être celle de l'intensification écologique [186, 187] : elle consiste à réduire les intrants artificiels tout en maintenant des niveaux de production élevés grâce à la régulation biologique. Elle peut donc être mise en relation avec toutes les pratiques qui consistent à intensifier l'utilisation des fonctions naturelles fournies par les écosystèmes pour soutenir la production [187].

Pour d'autres, il est plus qu'urgent de sauver, mieux protéger et si possible restaurer ce qu'il reste des milieux naturels et de la biodiversité qui y réside, car ces milieux continuent de disparaître, à se fragmenter ou à être dégradés par cette poursuite effrénée du développement des activités humaines [65, 188]. La préservation de zones protégées et le maintien de paysages intacts constituent les principaux moyens de lutter contre la perte et la fragmentation des habitats [189]. Cependant, les zones les plus sauvages de la planète ("*wilderness areas*" selon [190]) auraient perdu 3,3 millions de km² de leur surface mondiale au cours des deux dernières décennies, en particulier en Amazonie (30%) et en Afrique centrale (14%), et le rythme de mise en protection de ces zones sauvages est deux fois inférieur à celui des pertes [167]. Des estimations au niveau mondial estiment à 40,5% la part des forêts actuelles ayant une haute intégrité écologique à l'échelle du paysage⁶¹ [192], la plupart de ces forêts naturelles étant au Canada, en Russie, Amazonie, Afrique Centrale et Nouvelle Guinée. Le point préoccupant est que d'après cette étude, seuls 27% d'entre elles sont situés dans des zones protégées, et qu'à l'inverse seulement 56% des forêts situées dans ces zones protégées ont une haute intégrité écologique. D'autres estimations indiquent une part plus faible (22%) de paysages forestiers intacts⁶² [193].

⁵⁸ Les activités économiques qui utilisent des ressources biologiques renouvelables pour produire des aliments, des matériaux et de l'énergie.

⁵⁹ Les forçages climatiques sont des perturbations du bilan d'énergie de la planète, c'est-à-dire de son bilan radiatif. Ces forçages peuvent être naturels (variations de l'intensité du rayonnement émis par le soleil soit par des variations de la distance terre-soleil, éruptions volcaniques) ou d'origine humaine (absorption ou émission de gaz à effet de serre, émission d'aérosols, modification des surfaces végétales). La séquestration du carbone par les forêts est un forçage climatique négatif.

⁶⁰ Voir la définition de ce terme au § 3.1.3.5.

⁶¹ Partant de l'intégrité écologique, qui correspond à un faible niveau de modification par l'homme de sa structure, de sa composition et de son fonctionnement [191], les auteurs ont développé un indice plus complet d'intégrité du paysage forestier (*Forest landscape Integrity Index* ou *FLII*) qui tient compte des pressions humaines observables, mais aussi des pressions induites par les pressions observables et la connectivité forestière [192].

⁶² Défini comme une mosaïque homogène de forêts et d'écosystèmes naturellement pourvus d'arbres, sans signes d'activité humaine détectés à distance et d'une superficie minimale de 500 km².

De ces chiffres découlent la nécessité pour les politiques internationales de reconnaître les valeurs vitales des zones naturelles et les menaces qu'elles subissent, et de prendre des mesures à grande échelle pour les préserver ^[167]. A Aichi en 2010, la Convention sur la Diversité Biologique avait fixé vingt objectifs stratégiques, dont celui de protéger 17% de la surface terrestre et des zones aquatiques intérieures d'ici 2020 (objectif 11).

Un bilan des objectifs d'Aichi, réalisé en 2019 par l'IPBES ^[134], indique que des progrès n'ont été accomplis que pour quatre objectifs, en particulier cet objectif 11 (Figure 6). En effet, la plupart des pays protègent de plus en plus leurs forêts : 16,3% étaient protégées en 2015, alors que 7,7% des forêts mondiales l'étaient en 1990 ^[194]. Cependant, il est probable que les niveaux de protection sont nettement insuffisants pour garantir le maintien à des niveaux satisfaisants de la biodiversité et des services écosystémiques ^[195], puisqu'un tiers environ des zones protégées serait soumis à de fortes pressions anthropiques ^[196].

De plus, des progrès modérés ont été réalisés pour certaines composantes de sept autres objectifs, et pour six autres, les progrès ont été insuffisants sur toutes les composantes (Figure 6). Enfin, sur toutes ou une partie des composantes des trois objectifs restants, les informations disponibles n'ont pas permis d'évaluer les progrès réalisés. De manière générale, l'état de la biodiversité continue de se dégrader (12 des 16 indicateurs mettent en évidence des tendances qui s'aggravent nettement). Les causes anthropiques de la perte de biodiversité, notamment la perte d'habitats due à des changements d'utilisation des terres et des mers (visée par l'objectif 5), l'agriculture, l'aquaculture et la foresterie non durables (objectif 7), la pêche non durable (objectif 6), la pollution (objectif 8), et les espèces exotiques envahissantes (objectif 9), sont en augmentation à l'échelle mondiale, malgré les efforts déployés nationalement pour atteindre ces objectifs ^[134].

En réponse à ce bilan, une dynamique s'est engagée pour porter les objectifs à 30% de protection d'ici 2030 et à 50% d'ici 2050 ^[195, 197-200]. Cela devrait améliorer notamment le sort des espèces forestières ^[200]. Dinerstein *et al.* ^[201] ont récemment proposé un "Global Deal for Nature", qui définit des priorités et un modèle pour atteindre un niveau de protection de 30%. Dans la même lignée, la stratégie européenne en faveur de la biodiversité à l'horizon 2030⁶³, au cœur du Pacte Vert pour l'Europe⁶⁴, vise à mettre la biodiversité en Europe sur la voie du rétablissement d'ici à 2030⁶⁵. Les participants à la prochaine Conférence des Parties (COP 15) à la Convention sur la Diversité Biologique, qui se tiendra en 2022⁶⁶, décideront des objectifs concernant la part de la planète à protéger à l'avenir et des autres mesures pour ralentir l'effondrement de la biodiversité⁶⁷...

⁶³ https://ec.europa.eu/environment/strategy/biodiversity-strategy-2030_fr.

⁶⁴ Le Pacte Vert pour l'Europe (https://ec.europa.eu/info/strategy/priorities-2019-2024/european-green-deal_fr) vise à transformer l'UE en une économie moderne, efficace dans l'utilisation des ressources et compétitive, garantissant : une réduction des émissions nettes de gaz à effet de serre d'au moins 55% d'ici à 2030 par rapport aux niveaux de 1990 et la fin des émissions nettes de gaz à effet de serre d'ici à 2050, une croissance économique dissociée de l'utilisation des ressources, et où personne n'est laissé de côté (qu'est ce que c'est beau !). Il est annoncé qu'un tiers des 1 800 milliards d'euros d'investissements du plan de relance *NextGenerationEU* et le budget septennal de l'UE financeront le Pacte Vert pour l'Europe.

⁶⁵ Pour cela, elle ambitionne de porter à 30% la part des zones protégées terrestres et marines, de lancer un plan de restauration des écosystèmes dégradés, de réduire de 50% le risque et l'usage des pesticides, de restaurer 25000 km de rivières à écoulement libre, d'arrêter le déclin des pollinisateurs, et de planter 3 milliards d'arbres.

⁶⁶ La 15^{ème} réunion de la Conférence des parties à la Convention sur la Diversité Biologique (COP 15) devait se dérouler à Kunming, en Chine fin 2020. Mais elle a été reportée à cause de la Covid-19 et sera finalement organisée en deux temps : une partie a été maintenue pour un sommet virtuel du 11 au 15 octobre 2021, tandis que les négociations en présentiel se tiendront du 25 avril au 8 mai 2022 comme prévu à Kunming. *A noter que la COP 26, autre conférence de poids organisée par l'ONU mais qui porte sur les engagements liés au climat, s'est tenue à Glasgow en novembre 2021.*

⁶⁷ Une première feuille de route a été publiée le 13 janvier 2020 par le secrétariat de la Convention de l'ONU sur la Diversité Biologique. Dans la perspective de la COP 15, la CDB prône une action politique au niveau mondial pour transformer les systèmes économiques de façon à permettre aux écosystèmes de se restaurer d'ici 2040. Pour ce faire, le texte définit vingt objectifs à atteindre aux horizons 2030 et 2050, incluant la protection d'au moins 30% des surfaces terrestres et marines, dont 10% en protection stricte, la réduction du taux d'introduction d'espèces exotiques envahissantes, la diminution des pollutions liées aux excès de nutriments, pesticides et plastique, l'atténuation et l'adaptation au changement climatique grâce à des solutions basées sur la nature, en adéquation avec l'Accord de Paris. Les subventions néfastes pour l'environnement devraient être réduites d'au moins 500 milliards de dollars par an. Parallèlement, les financements en faveur de la biodiversité doivent augmenter à "au moins 200 milliards de dollars par an", avec une orientation d'une partie des fonds vers les pays en développement.

Objectif	Cible	Élément de cible (abrégé)	Progrès accomplis dans la réalisation des objectifs d'Aichi		
			Insuffisant	Modéré	Bon
A. Gérer les causes sous-jacentes	1	1.1 Prise de conscience de la biodiversité			
		1.2 Prise de conscience des mesures de conservation			
	2	2.1 Intégration de la biodiversité dans la réduction de la pauvreté			
		2.2 Intégration de la biodiversité dans la planification			
		2.3 Intégration de la biodiversité dans les comptes nationaux			
		2.4 Intégration de la biodiversité dans les systèmes de notification			
	3	3.1 Élimination et réforme des subventions néfastes			
		3.2 Élaboration et application d'incitations positives			
4	4.1 Production et consommation durables				
	4.2 Utilisation dans des limites écologiques sûres				
B. Réduire les pressions directes	5	5.1 Réduction de moitié au moins de la perte d'habitats			
		5.2 Réduction de la dégradation et de la fragmentation			
	6	6.1 Exploitation durable des stocks de poissons			
		6.2 Plans de récupération pour les espèces épuisées		Inconnu	
		6.3 Pêcheries dénuées d'impacts négatifs			
	7	7.1 Agriculture durable			
		7.2 Aquaculture durable			
		7.3 Exploitation forestière durable			
	8	8.1 Réduction de la pollution à des niveaux non préjudiciables			
		8.2 Réduction de l'excès d'éléments nutritifs à des niveaux non préjudiciables			
	9	9.1 Hiérarchisation des espèces exotiques envahissantes			
		9.2 Hiérarchisation des voies d'introduction des espèces exotiques envahissantes		Inconnu	
		9.3 Contrôle ou éradication des espèces envahissantes			
		9.4 Gestion des voies de pénétration des espèces exotiques envahissantes			
10	10.1 Réduction à un minimum des pressions sur les récifs coralliens				
	10.2 Réduction à un minimum des pressions sur les écosystèmes vulnérables				
C. Améliorer l'état de la biodiversité	11	11.1 Conservation de 10 % des zones marines			
		11.2 Conservation de 17 % des zones terrestres			
	11	11.3 Conservation des zones d'importance			
		11.4 Aires protégées écologiquement représentatives			
		11.5 Gestion efficace et équitable des aires protégées			
		11.6 Aires protégées bien reliées et intégrées			
	12	12.1 Prévention des extinctions			
		12.2 Amélioration de l'état de conservation des espèces menacées			
	13	13.1 Préservation de la diversité génétique des plantes cultivées			
		13.2 Préservation de la diversité génétique des animaux d'élevage			
		13.3 Préservation de la diversité génétique des parents sauvages			
		13.4 Préservation de la diversité génétique des espèces utiles		Inconnu	
	13	13.5 Réduction à un minimum de l'érosion génétique			
14		14.1 Restauration et sauvegarde des écosystèmes qui fournissent des services			
	14.2 Prise en compte des besoins des femmes, des peuples autochtones et communautés locales, et d'autres groupes		Inconnu		
15	15.1 Amélioration de la résilience des écosystèmes		Inconnu		
	15.2 Restauration de 15 % des écosystèmes dégradés		Inconnu		
16	16.1 Protocole de Nagoya en vigueur				
	16.2 Protocole de Nagoya opérationnel				
D. Renforcer les avantages pour tous	17	17.1 Élaboration et mise à jour des stratégies et plans d'action nationaux pour la biodiversité			
		17.2 Adoption des stratégies et plans d'action nationaux pour la biodiversité en tant qu'instruments de politique générale			
	18	18.1 Mise en œuvre des stratégies et plans d'action nationaux pour la biodiversité			
		18.2 Respect des savoirs autochtones et locaux et de leur utilisation coutumière			
	18	18.2 Intégration des savoirs autochtones et locaux et de leur utilisation coutumière		Inconnu	
		18.3 Participation effective des peuples autochtones et communautés locales		Inconnu	
	19	19.1 Amélioration et partage des connaissances scientifiques concernant la biodiversité			
		19.2 Application des connaissances scientifiques concernant la biodiversité		Inconnu	
E. Renforcer la mise en œuvre	20	20.1 Augmentation des ressources financières mobilisées pour le Plan stratégique*			

Figure 6. Résumé des progrès accomplis vers la réalisation des objectifs d'Aichi. Les résultats sont fondés sur une analyse quantitative des indicateurs, un examen systématique des études publiées, les rapports nationaux établis au titre de la CBD et les informations disponibles concernant les intentions déclarées des pays de mettre en œuvre des mesures supplémentaires d'ici à 2020. Les progrès effectués vers la réalisation des objectifs sont évalués comme suit : "Bon" (tendances positives notables à l'échelle mondiale concernant la plupart des aspects de l'objectif) ; "Modéré" (tendance mondiale généralement positive mais peu marquée ou insuffisante, ou tendances positives marquées pour certains aspects de l'objectif, mais peu ou pas de progrès pour d'autres ; ou tendances positives dans certaines régions géographiques mais pas dans d'autres) ; "Insuffisant" (peu ou pas de progrès vers la réalisation de l'objectif, voire recul ; ou tendance mondiale présentant globalement une évolution minimale, voire négative, malgré des réussites locales, nationales ou au cas par cas, et des tendances positives pour certains aspects) ; "Inconnu" (informations insuffisantes pour évaluer les progrès). Extrait d'IPBES [134].



*3 Cadre théorique
et état de l'art*

Ce chapitre, structuré en cinq parties, expose le cadre théorique de mes recherches et propose un état des connaissances sur l'ensemble des questions posées dans ce mémoire.

Une première partie délivre le socle commun de mes travaux : leur rattachement à la biologie/écologie de la conservation et à la science de la conservation en général, ainsi que les fondements théoriques de la biologie des populations et de l'écologie des communautés.

Une seconde partie d'écologie forestière synthétise les connaissances sur les liens entre gestion forestière et biodiversité et aborde la question de la gestion durable des forêts sous contrainte des changements climatiques (§ 3.2).

Une troisième partie d'écologie historique s'intéresse aux legs des usages passés sur la biodiversité à une échelle de temps d'environ deux siècles (§ 3.3).

Une quatrième partie d'écologie du paysage synthétise les connaissances sur les effets de la fragmentation sur la biodiversité, puis présente des hypothèses, notions ou concepts qui sont importantes et spécifiques à l'écologie du paysage (hypothèse de la quantité d'habitat, lien entre hétérogénéité paysagère et diversité, notion d'échelle d'influence du paysage, effet lisière), et se termine par un état de l'art sur l'effet fragmentant des routes sur la biodiversité (§ 3.4).

Enfin, une dernière partie présente les différentes stratégies d'aménagement du paysage à but de conservation dans les paysages fragmentés (§ 3.5) : le débat *SLOSS*, le débat *land sharing / land sparing*, et la planification de la conservation et de la restauration de la connectivité paysagère.

3.1 Disciplines et fondements théoriques

Cette partie est structurée en quatre sections : la première section précise tout d'abord la disciplinaire à laquelle j'affilie mes travaux de recherche : la biologie/écologie de la conservation (§ 3.1.1). Une deuxième section présente les principaux fondements théoriques de l'écologie des communautés auxquels mes différents travaux de recherche font référence : théorie de la niche, règles d'assemblage des communautés floristiques, théorie des perturbations et théorie des successions (§ 3.1.2). Une troisième section expose le concept de fragmentation des habitats et trois théories qui ont été formulées pour analyser la façon dont l'interaction entre processus locaux et processus de dispersion façonnent les communautés dans les paysages fragmentés : théorie d'équilibre de la biogéographie des îles, théorie des métapopulations et théorie des métacommunautés (§ 3.1.3). Une quatrième et dernière section complète le cadre théorique avec la notion de délai de réponse de la biodiversité aux changements de paysage (et plus largement aux changements environnementaux) et la façon de quantifier ce délai par des approches empiriques (§ 3.1.4).

3.1.1 Biologie/écologie de la conservation et science de la conservation

La biologie ou l'écologie de la conservation consiste à appliquer les connaissances scientifiques à des problèmes de conservation : elle traite de la biologie des espèces, des communautés et des écosystèmes qui sont perturbés, directement ou indirectement, par les activités humaines ou d'autres agents [202, 203]. Son objectif est de fournir des principes et des outils pour préserver la diversité biologique [202]. Ces deux dimensions "biologie" et "conservation" en font à la fois une science et un domaine d'application. Elle vise à identifier les populations en déclin ou relictuelles et les espèces en danger, pour déterminer les causes de leur déclin, proposer, tester et valider des moyens de remédier à ce déclin (éventuellement provisoirement *ex situ*). Elle se caractérise comme une discipline de "gestion de crise", ce qui implique qu'un biologiste/écologue de la conservation doit prendre des décisions ou émettre des recommandations avant d'être complètement à l'aise avec les bases théoriques et empiriques de l'analyse, c'est-à-dire tolérer l'incertitude [202].

Les fondements scientifiques situent la biologie de la conservation à l'interface de la systématique, de la génétique, de l'écologie et de la biologie évolutive [204]. L'accent est mis sur la conservation de la diversité génétique, des espèces et des écosystèmes, et non sur les composantes des écosystèmes ayant une valeur économique évidente ou directe. Elle diffère donc d'autres disciplines comme la gestion des ressources (*resource management*, e.g. gestion forestière, gestion des prairies et autres écosystèmes pâturés), l'écologie végétale ou animale et l'écologie appliquée dans la mesure où elle met l'accent sur la nature des "ressources" et sur le but de la mission, à savoir la sauvegarde de la biodiversité (*cf.* Table 1 dans [205]).

Pour ancrer cette discipline, Soulé [202] a proposé quatre postulats fonctionnels⁶⁸ et qui ont trait au maintien des composantes et des fonctions des systèmes biologiques naturels : (1) un grand nombre des espèces qui constituent les communautés naturelles sont les produits de processus co-évolutifs ; (2) de nombreux processus écologiques, sinon tous, ont des seuils au-dessous et au-dessus desquels ils deviennent discontinus, chaotiques ou s'arrêtent ; (3) les processus génétiques et démographiques ont des seuils en-dessous desquels les forces non adaptatives et aléatoires commencent à l'emporter sur les forces adaptatives et déterministes au sein des populations ; (4) les réserves naturelles sont fondamentalement déséquilibrées pour les grands organismes rares.

La biologie de la conservation s'intéresse à l'ensemble de la biocénose, à la diversité à tous les niveaux de l'organisation biologique, aux modèles de diversité à diverses échelles temporelles et spatiales, ainsi qu'aux processus évolutifs et écologiques qui maintiennent cette diversité [202, 204]. En particulier, les connaissances issues de la théorie des perturbations (*cf.* § 3.1.4) et de l'écologie du paysage (*cf.* § 3.4) dans les années 1980

⁶⁸ Dérivés des différentes disciplines écologiques auxquelles la biologie de la conservation se rattache.

ont modifié la perspective des écologues et des défenseurs de la nature, en mettant davantage l'accent sur la nature dynamique des écosystèmes et des paysages [206-208].

La biologie de la conservation est une approche interdisciplinaire, systémique, synthétique et inclusive qui vise à résoudre les questions de conservation auxquelles on ne peut répondre par des approches trop ciblées, disciplinaires, fragmentées et exclusives [202]. Elle cherche à dépasser ses propres disciplines scientifiques de base pour intégrer des idées issues des sciences humaines et sociales, de l'expérience empirique des gestionnaires de ressources et de diverses sources culturelles [204].

La biologie de la conservation reconnaît un contenu éthique, intrinsèquement "chargé de valeurs" [202, 205]. En complément des principes fonctionnels, Soulé [202] a proposé quatre principes normatifs : (1) la diversité des organismes est bonne en soi, (2) la complexité écologique est bonne en soi, (3) l'évolution est bonne en soi et (4) la diversité biologique a une valeur en elle-même, indépendamment des autres valeurs utilitaires ou instrumentales.

Des manuels d'enseignement ont suivi l'émergence de la biologie de la conservation [209, 210]. Plusieurs ouvrages spécialisés ont aussi été publiés sur les insectes [211], les plantes [212], les milieux forestiers [213], la génétique [214] ou encore les milieux marins [215].

Plus tard, Lindenmayer et Hunter [216] ont proposé dix principes fondamentaux en biologie de la conservation : (1) une gestion de la conservation réussie nécessite des buts et des objectifs explicites ; (2) l'objectif global de la gestion de la biodiversité sera de maintenir ou de restaurer la biodiversité, et non de maximiser la richesse spécifique ; (3) une approche holistique est nécessaire pour résoudre les problèmes de conservation ; (4) diverses approches de la gestion peuvent fournir diverses conditions environnementales et atténuer les risques ; (5) l'utilisation du modèle naturel est importante pour guider la gestion de la conservation, mais ce n'est pas une solution universelle ; (6) se concentrer sur les causes et non sur les symptômes améliore l'efficacité des actions de conservation ; (7) chaque espèce et chaque écosystème est, dans une certaine mesure, unique ; (8) les réponses avec seuil sont courantes mais pas omniprésentes ; (9) les facteurs de stress multiples exercent souvent des effets critiques sur les espèces et les écosystèmes ; et (10) les valeurs humaines sont variables et dynamiques et influencent considérablement les efforts de conservation.

Les domaines couverts par la biologie de la conservation ont évolué depuis la première conférence internationale dédiée en 1978 et la création de la *Society for Conservation Biology* fondée en 1985 à la fin de la 2^{ème} conférence internationale [204, 217]. Au début, une grande partie des débats en biologie de la conservation ont été axés sur les questions de génétique et de démographie des petites populations, de viabilité des populations et des habitats [123], de fragmentation du paysage, de conception des réserves et de gestion des zones naturelles et des espèces menacées. Si ces thèmes restent toujours centraux, la biologie de la conservation a élargi les échelles et les manières de travailler. Les débats passionnés des années 1980, tels que le débat *SLOSS* (cf. § 3.5.1), ont été remplacés par la conservation de la connectivité paysagère⁶⁹, le rôle des espèces à forte interaction dans la régulation des écosystèmes, et les impacts des dérèglements climatiques sur la biodiversité [204].

La biologie de la conservation a considérablement irrigué les stratégies internationales de protection de la nature (ONU et UNESCO⁷⁰), en particulier la Convention sur la Diversité Biologique de 1992, signée lors du Sommet de la Terre de Rio de Janeiro.

⁶⁹ voir définition au § 3.1.3.5.

⁷⁰ Le programme MAB "*Man and Biosphere*" dans les années 1960 et la "Stratégie mondiale de la conservation : la conservation des ressources vivantes au service du développement durable", en 1980, portée par l'UICN, avec l'appui de l'UNEP du WWF et en collaboration avec l'ONU, la FAO, l'UNESCO.

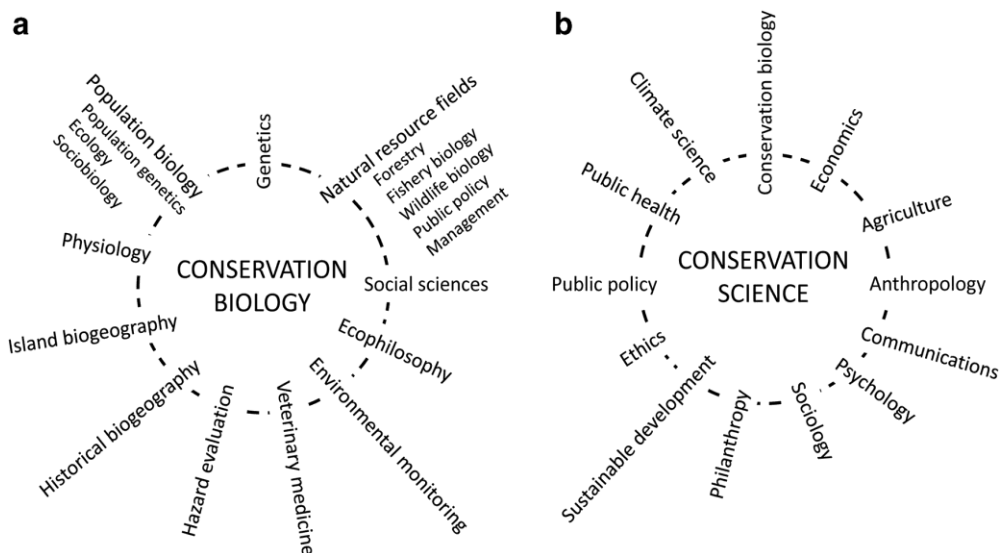


Figure 7. (a) Domaines contribuant à la biologie de la conservation et (b) ceux contribuant à la science de la conservation. Le panneau (a) présente la vision synthétique et multidisciplinaire de la biologie de la conservation selon Soulé [202]. Le panneau (b) présente la vision de la science de la conservation selon Kareiva et Marvier [218], dans laquelle les nombreuses dimensions de la biologie de la conservation font partie d'un effort plus large et plus interdisciplinaire pour protéger la nature. La ligne pointillée indique que les domaines contribuant à la conservation dépassent les frontières entre la recherche "fondamentale" et la recherche "appliquée". Tiré de Kareiva et Marvier [218].

La biologie de la conservation reconnaît un lien étroit entre conservation de la biodiversité et développement économique et cherche des façons d'améliorer ce lien [204]. En rapport avec le fait de considérer la biodiversité comme un service écosystémique parmi les autres ou comme une composante à part entière, plusieurs auteurs soulignent l'importance d'avoir une approche encore plus large, inter et trans-disciplinaire, de la conservation et proposent le concept de "*conservation science*" (Figure 7), en équilibrant le poids des sciences écologiques, des sciences humaines et sociales et des praticiens [218-222]. Cela implique de reconnaître l'importance du couplage étroit entre systèmes sociaux et systèmes écologiques [223], c'est-à-dire la notion de socio-écosystème [10] et de prendre en compte les écosystèmes fortement modifiés par l'homme dans la conservation [218]. Ces mêmes auteurs défendent aussi l'idée que les bénéfices de la conservation doivent aller à la fois à l'amélioration du bien-être humain et de la préservation de la biodiversité [224]. Cette vision plus anthropocentrée qu'écocentrée de la conservation est cependant largement réfutée [225, 226].

Malgré le positionnement initial de la discipline, un fossé persiste entre les recherches et leur application à la conservation, posant la question de savoir si la discipline n'a pas perdu de vue sa mission d'origine [227-230]. Au moins cinq types de décalage entre la recherche et la mise en œuvre empêchent de fournir des actions de conservation fondées sur des preuves scientifiques : décalages au niveau spatial et temporel, institutionnel, et au niveau des priorités et de la communication [231].

Les marges de progrès existent encore et plusieurs recommandations ont été émises pour réduire le fossé entre recherches et application [231] : (1) renforcer les relations entre chercheurs et les praticiens⁷¹ [230]; (2) rendre davantage disponible les preuves de la conservation⁷² ; (3) encourager l'apprentissage de ce qui fonctionne et de ce qui ne fonctionne pas afin de reproduire les succès dans d'autres contextes ; (4) contextualiser les résultats et les communications⁷³ ; (5) diversifier les sources de financement⁷⁴ ; (6) co-

⁷¹ Donner des priorités (temps et ressources) aux chercheurs et les praticiens pour qu'ils partagent leurs connaissances, réfléchissent à des collaborations potentielles et entretiennent leurs relations.

⁷² Renforcer les systèmes de partage des données et faire en sorte que davantage de données sur la conservation soient en libre accès et accessibles au public.

⁷³ Encourager les produits de la recherche et de la gestion à destination de différents publics et du grand public (notes d'information sur les politiques et les pratiques, médias sociaux et médias publics), éviter le jargon, traduire dans les langues appropriées et communiquer dans les contextes culturels appropriés.

concevoir, co-produire et co-piloter⁷⁵ ; (7) améliorer l'accessibilité des conférences et des événements⁷⁶ ; (8) accroître l'échange de connaissances et le travail aux interfaces⁷⁷ ; (9) encourager les processus de gestion adaptative⁷⁸ [232] ; et (10) promouvoir la diversité, la bienveillance et l'inclusion⁷⁹.

En terme de communication des résultats de la recherche, deux avancées significatives peuvent être mentionnées : (1) la création de plusieurs revues⁸⁰ dédiées au partage des connaissances entre recherche et gestion : *Conservation Evidence Journal*, *Environmental Evidence*, *Conservation Science and Practice* et *Ecological Solutions and Evidence*⁸¹ [231] ; et (2) la pratique de plus en plus courante de dépôts des *preprints* des chercheurs sur des sites comme *bioRxiv* (*biorniv.org*) et *EcoEvoRxiv* (*ecoevoRxiv.org*) [233].

3.1.2 Processus locaux, règles d'assemblage des communautés, perturbations et succession

Plusieurs cadres conceptuels permettent de comprendre le rôle des processus locaux dans la distribution des espèces au sein des communautés et la façon dont les espèces et les communautés s'organisent dans l'espace et dans le temps, en fonction des différents filtres environnementaux (filtres de dispersion, abiotique et biotique) et des régimes de perturbations (qu'ils soient d'origine naturelle ou anthropique).

3.1.2.1 Théorie de la niche

L'écologie des communautés a longtemps considéré au travers du concept de niche écologique que seuls les processus locaux déterminaient la distribution des espèces au sein des taches d'habitats. Le concept de niche écologique a une longue histoire : vision Grinnellienne contre vision Eltonienne, réunifiée par Hutchison [234] avec la formalisation de la niche de l'espèce comme une propriété de l'espèce plutôt qu'une propriété de l'environnement, distinction entre niche fondamentale et niche réalisée d'une espèce en raison du principe d'exclusion compétitive ; cf. Chase et Leibold [235]. Après une phase de déclin de l'utilisation de ce concept dans les années 1980, Chase et Leibold [235] l'ont revisité et l'ont défini comme "la description conjointe des conditions environnementales qui permettent à une espèce de satisfaire ses besoins minimaux de sorte que le taux de natalité d'une population locale soit égal à son taux de mortalité, ainsi que l'ensemble des effets *per capita* de cette espèce sur ces conditions environnementales".

3.1.2.2 Règles d'assemblage des communautés végétales locales au sein des taches d'habitat

En écologie végétale, un grand nombre de travaux ont cherché à comprendre et structurer les processus qui façonnent la composition et la diversité des communautés floristiques, en définissant des règles d'assemblage. Ces règles prennent la forme d'un ensemble de filtres qui sélectionnent, à partir du pool régional d'espèces, les espèces susceptibles d'arriver, de s'établir et de survivre au sein d'une communauté végétale locale [236-238].

⁷⁴ Afin de mieux aligner la recherche et la pratique sur des priorités communes. Consacrer des fonds aux travaux visant à reproduire les succès dans d'autres domaines, d'autres contextes et à plus grande échelle.

⁷⁵ Identifier conjointement les questions de recherche, co-concevoir les projets de conservation et co-produire des connaissances pertinentes et exploitables en matière de conservation lorsque le temps et les ressources le permettent. Accroître le nombre de nominations conjointes entre les institutions axées sur la recherche et celles axées sur la pratique. Investir dans l'établissement de relations authentiques et de processus de co-conception.

⁷⁶ Faire tomber les barrières à l'entrée des congrès, conférences, réunions et événements sur la conservation afin de diversifier les personnes qui peuvent y assister et prendre part au partage des connaissances, à la création de réseaux, à l'apprentissage professionnel et aux activités de préparation des agendas.

⁷⁷ Augmenter les activités d'échange de connaissances et le travail d'interface entre les institutions dirigées par la recherche et celles dirigées par la pratique.

⁷⁸ Afin d'améliorer la manière dont les résultats sont utilisés et évalués, dont les décisions sont prises avec des informations incomplètes et dont les actions sont ajustées à mesure que de nouvelles connaissances deviennent disponibles.

⁷⁹ Encourager la collaboration en favorisant une approche plus diversifiée, plus conviviale et plus inclusive de la recherche

⁸⁰ Qui s'ajoutent à celles existantes dans la catégorie WoS "Biodiversity Conservation" : *Global Change Biology*, *Conservation Letters*, *Conservation Biology*, *Journal of Applied Ecology*, *Ecography*, *Biological Conservation*, *Diversity and Distributions*, *Perspectives in Ecology and Conservation*, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *Neobiota*, *Animal Conservation*, *Biodiversity and Conservation*... (64 revues sont référencées en juillet 2021).

⁸¹ Créées respectivement en 2004, 2012, 2019 et 2020.

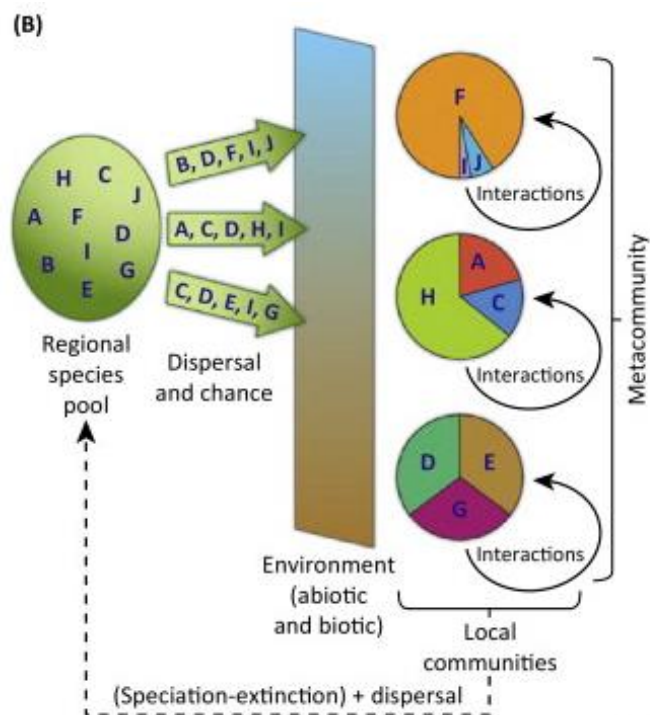


Figure 8. Modèles d'assemblage des communautés locales. Les communautés locales sont composées d'un sous-ensemble d'espèces du pool régional d'espèces qui sont passées par les différents filtres environnementaux (dispersion, abiotiques et biotiques). Des rétroactions existent au cours des temps écologiques et évolutifs entre le pool régional d'espèces et les communautés : la spéciation ajoute de nouvelles espèces au pool, l'extinction en supprime d'autres, et la dispersion permet la persistance d'espèces qui sans cela pourraient s'éteindre. Tiré de Mittelbach et Schemske [238].

Le pool régional d'espèces est l'ensemble des espèces présentes dans une région donnée qui sont capables de coexister dans une communauté [236]. Une région est définie comme une zone d'étendue raisonnable possédant une géographie et un climat uniforme, dans laquelle les espèces peuvent atteindre la communauté cible, et pour laquelle il est possible de définir une liste finie d'espèces [236]. Une communauté cible est une communauté contrainte par un ensemble de variations environnementales qui fournissent les niches écologiques appropriées pour les espèces présentes [236].

Pour faire partie de la communauté cible, les espèces doivent passer plusieurs filtres (Figure 8). L'espèce doit tout d'abord pouvoir se disperser depuis un site-source où elle est déjà présente vers le site à coloniser (*filtre de dispersion*). Ensuite, les espèces doivent rencontrer localement les conditions abiotiques (nutritives, hydriques, thermiques, perturbations) favorables pour pouvoir germer et s'établir au sein de la communauté cible (*filtre abiotique*). En d'autres termes, les conditions écologiques de l'habitat doivent coïncider avec la *niche fondamentale* de l'espèce [235].

Enfin, les conditions biotiques rencontrées très localement (compétition, prédation, maladies, parasitisme, mutualisme) vont déterminer les espèces qui survivront et se reproduiront dans la communauté végétale locale observée (*filtre biotique*). C'est ce filtre biotique qui définit la *niche réalisée* d'une espèce et explique la différence observée par rapport à la *niche fondamentale* [235].

La vision classique des règles d'assemblage suggère que ces trois filtres sont hiérarchiques et qu'ils sélectionnent les espèces à chaque étape [236]. L'approche défendue aujourd'hui est au contraire que les filtres de dispersion, abiotiques et biotiques agissent ensemble pour assembler les communautés [239-241].

La vision initiale d'un pool régional d'espèces statique oublie les rétroactions écologiques et évolutives des communautés vers le pool régional d'espèces [238]. La composition et la diversité des espèces du pool d'espèces régional ne sont pas seulement influencées par la dynamique des communautés au cours des temps écologiques, mais également par la spéciation, l'extinction et la dispersion au cours des temps évolutifs [238].

L'assemblage des communautés, représenté habituellement comme un processus descendant, allant du pool d'espèces régional vers les communautés locales ^[236] intègre à présent les rétroactions ascendantes des communautés locales vers le pool régional d'espèces ^[238, 242] (Figure 8).

Les processus historiques peuvent aussi jouer un rôle, au travers de l'effet de priorité (*priority effects*). Ces effets se produisent lorsque les premières espèces qui arrivent dans une communauté inhibent ou facilitent l'établissement, la survie et la reproduction des espèces qui arrivent plus tard ^[243, 244]. La communauté végétale locale exprimée dépend donc en partie de l'identité des espèces ayant colonisé en premier la tâche d'habitat.

La co-occurrence des espèces au sein des communautés est donc le produit du hasard, des schémas historiques de spéciation et de migration, de la dispersion, des facteurs environnementaux abiotiques et des interactions biotiques, tous ces processus n'étant pas mutuellement exclusifs ^[245].

3.1.2.3 Théorie des perturbations et des successions

Une perturbation est un événement ponctuel et imprévisible (à l'échelle du déroulement de la dynamique spontanée d'un écosystème) qui endommage, tue ou déplace une partie ou la totalité des organismes vivants présents en un site donné, créant ainsi une opportunité de colonisation pour de nouveaux organismes ^[246]. La perturbation libère de l'espace physique et des ressources auparavant utilisés par les espèces présentes, qui deviennent par conséquent disponibles pour de nouveaux organismes, déjà présents ou arrivant nouvellement, par dispersion. Une perturbation va altérer un ou plusieurs des trois filtres de dispersion, abiotique ou biotique et modifier les abondances relatives des espèces présentes et souvent la composition des communautés végétales et animales. Elle engendre une succession écologique, c'est-à-dire des modifications dans le temps des communautés végétales et animales par extinction et colonisation d'espèces sur un site en lien avec les modifications de l'environnement ^[247]. Ces théories (perturbations et succession) ont beaucoup puisé leur développement et leur champ d'application dans les écosystèmes forestiers.

Tous les écosystèmes forestiers, qu'ils soient naturels ou gérés, sont parcourus par des perturbations : incendie, inondation, attaque d'insectes, chablis, coupes ^[248, 249]. Les perturbations peuvent être caractérisées par leur régime, qui possède trois composantes : intensité⁸², fréquence⁸³ et taille ^[213, 250]. Les perturbations jouent à différentes échelles de temps et d'espace et génèrent des variations spatiales qui modifient et façonnent les habitats. Il existe une relation entre ces composantes, à savoir que la taille et la fréquence des différentes perturbations sont en général corrélées négativement ^[251].

En forêt, les perturbations sont vues comme le moteur de la sylvigénèse et comme un élément essentiel du fonctionnement des écosystèmes forestiers ^[251-253]. Le biotope est dans un état d'équilibre dynamique ou de mosaïque changeante d'habitats, qui qualifie l'assemblage des phases de développement dans l'espace et le temps. L'organisation des communautés résulte de l'interaction entre la dynamique spatio-temporelle de la mosaïque d'habitats et les traits de vie des espèces présentes ^[252, 254].

De manière générale, trois processus guident la succession après perturbation : facilitation⁸⁴; inhibition⁸⁵ ou tolérance⁸⁶ ^[247, 255]. Ainsi, dans le cas de la succession forestière primaire⁸⁷ ou secondaire⁸⁸, le peuplement est dominé de façon successive par des essences pionnières, puis par des post-pionnières et enfin par des dryades.

⁸² Pourcentage de biomasse enlevée.

⁸³ Réurrence moyenne en un site, et la prévisibilité ou variance du temps moyen entre les perturbations.

⁸⁴ Certaines espèces permettent à d'autres de s'installer, grâce à une modification de l'environnement, telle que l'amélioration du sol.

⁸⁵ Certaines espèces qui s'installent au cours de la succession empêchent d'autres espèces de s'installer à leur place.

⁸⁶ Différentes espèces exploitent les ressources de manière différente.

⁸⁷ Trajectoire dynamique ayant débuté dans un milieu exogène, non influencée par des perturbations anthropiques directes ^[256].

⁸⁸ Trajectoire dynamique ayant débuté dans un milieu endogène après destruction partielle ou totale de la végétation primaire ^[256].

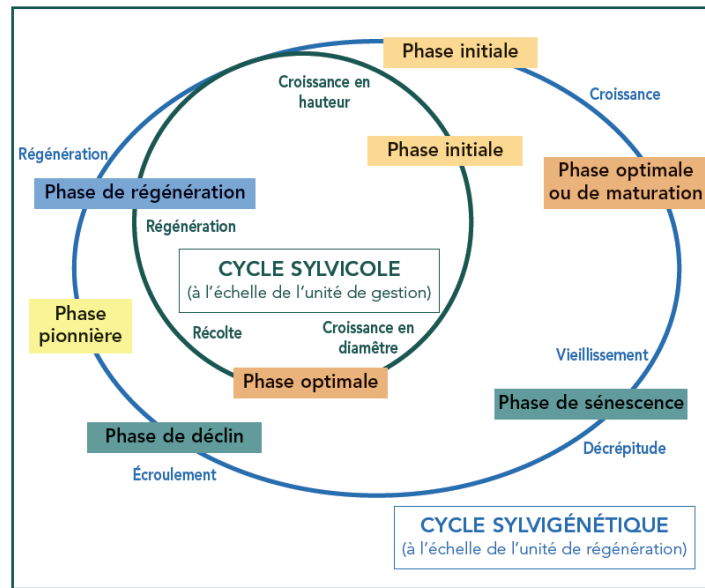


Figure 9. Diagramme comparée du cycle sylvicole et du cycle sylvigénétique. Tiré de Brézard [257]. Dans une forêt exploitée, la sylvigénèse est volontairement bloquée de manière à récolter les arbres au début de la phase de maturation, avant un vieillissement trop important, synonyme d'altération des grumes.

En l'absence d'intervention par l'homme, un cycle sylvigénétique voit se succéder quatre grandes phases⁸⁹ : phase d'innovation ou de régénération⁹⁰, phase d'aggradation ou de croissance⁹¹, phase biostatique ou homéostatique⁹² et phase de déclin ou d'écroulement [248, 258, 259] (Figure 9). La structure spatio-temporelle des petites perturbations crée à l'échelle du peuplement une mosaïque spatiale fine de différents stades qui peut persister très longtemps en l'absence de grosses perturbations [248]. Seules des perturbations majeures, qui créent de très grandes ouvertures, entraînent un retour au début du cycle ou à un stade moins avancé du cycle.

La succession forestière modifie les conditions d'habitat pour la plupart des autres espèces forestières, ce qui peut induire un changement des communautés végétales et animales associées [206, 213]. Lorsqu'une espèce disparaît d'un site à la suite d'une perturbation, elle conserve de fortes chances de réapparaître dès lors que la succession aura atteint un stade favorable à l'espèce, à condition qu'elle soit présente ailleurs et qu'elle possède de bonnes capacités de colonisation. Cependant, la recolonisation du milieu par une espèce dépend aussi de la fréquence des grosses perturbations : si elles sont trop fréquentes, les espèces ne sont pas présentes dans le milieu, soit parce que les conditions d'habitat ne sont pas favorables, soit parce qu'elles n'ont pas le temps de recoloniser le milieu entre deux perturbations.

Le régime des perturbations induit par la sylviculture présente certaines similitudes mais aussi de grandes différences par rapport aux régimes des perturbations naturelles [260-263], ce qui a ouvert un débat sur le régime de perturbations auquel les espèces seraient les mieux adaptées à long terme [16]. Ce point est développé dans le bilan des travaux (cf. § 4.1.8).

Ces différents concepts définissent la coexistence des espèces et les règles d'assemblage des communautés au sein des taches d'habitat, mais ils ne permettent pas d'analyser et de comprendre les effets de la fragmentation des taches d'habitat sur les espèces et les communautés.

⁸⁹ Le nombre, les noms et les caractéristiques des différentes phases du cycle sylvigénétique peuvent varier selon les auteurs.

⁹⁰ Caractérisée par l'apparition de nouveaux semis et la reproduction végétative des individus blessés, à partir des organes souterrains.

⁹¹ Qui dure plus longtemps et se caractérise par une canopée fermée et une forte compétition pour l'eau et la lumière dans l'étage dominant ; la biomasse totale de l'écosystème continue d'augmenter pour atteindre un maximum à la fin de cette phase.

⁹² Ou encore méta-climax à base de trouées se caractérise par la création continue de petites trouées dans la canopée, suite à la mort d'un ou de quelques arbres. Ces trouées permettent la croissance de nouveaux arbres dans les strates inférieures. La biomasse totale diminue puis fluctue autour de la moyenne.

3.1.3 Fragmentation des habitats et rôle de la dispersion pour les espèces et les communautés

Les impacts de la fragmentation sur la biodiversité et ses applications à la conservation ont donné lieu à une masse importante de travaux depuis une quarantaine d'années [264-267]. Les cadres conceptuels proposés permettent d'appréhender la façon dont l'interaction entre processus locaux et processus de dispersion façonnent les communautés dans les paysages fragmentés. Depuis la théorie d'équilibre de la biogéographie des îles [268], les fondements théoriques ont progressé avec le concept de métapopulation [269, 270], qui s'est ensuite étendue aux communautés en tant que métacommunautés [61, 271], et aux écosystèmes en tant que métaécosystèmes [62].

3.1.3.1 Fragmentation des habitats

La fragmentation des habitats est le processus par lequel une large étendue d'habitat continu est transformée en un plus grand nombre de plus petites taches d'habitats séparés par des zones de non-habitat, appelée la matrice paysagère [272]. La fragmentation crée une perte de continuité physique entre les différentes parties de l'habitat d'origine et constitue une des causes majeures du déclin de la biodiversité [54, 65]. La fragmentation conduit à une baisse de la surface d'habitat, une augmentation de l'isolement des fragments d'habitat résiduels et une augmentation de la surface de lisière ou d'écotones⁹³ [65, 273]. L'intensité relative de chacun de ces facteurs est influencée par la forme des taches d'habitat résiduelles et la structure de la matrice environnante [273]. La fragmentation des habitats ne se produit pas indépendamment des autres menaces qui pèsent sur la biodiversité. Les synergies entre les différents facteurs de perte de biodiversité peuvent amplifier les effets néfastes de la fragmentation⁹⁴. La fragmentation de l'habitat en unités plus petites peut avoir un effet négatif sur les populations en raison de l'augmentation de l'effet de lisière (diminution de la zone de cœur, [274]), d'une plus petite taille des populations et des effets Allee⁹⁵ et de la diminution des taux de migration entre taches [65, 276, 277].

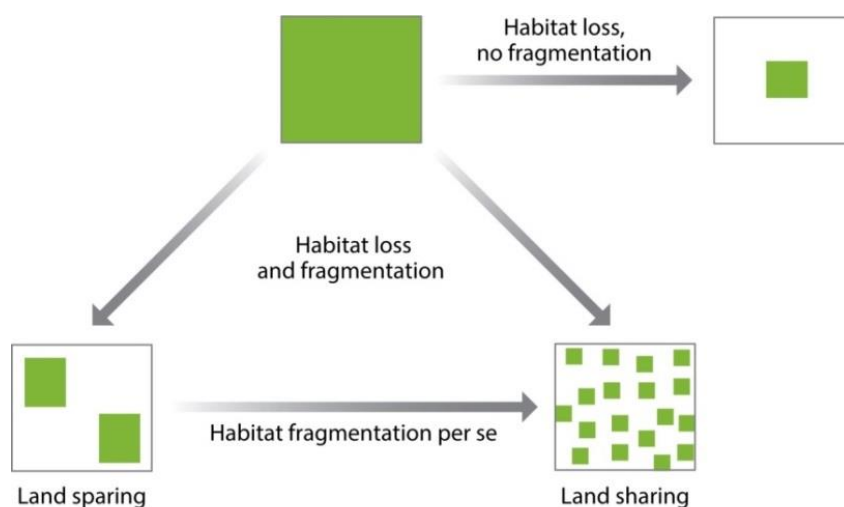


Figure 10. Illustration des trois processus (1) de perte d'habitat, (2) de perte et de fragmentation d'habitat et (3) de fragmentation *per se*. Tiré de Fahrig [278].

⁹³ Les effets lisière sont traités spécifiquement au § 3.4.6.

⁹⁴ Par exemple, la fragmentation peut perturber les systèmes de pollinisation ou augmenter le taux de transmission des maladies, laissant dans les habitats des populations susceptibles d'être dérangées par l'homme, les incendies et les espèces introduites, et peut amplifier la vulnérabilité des espèces au changement climatique [273].

⁹⁵ Allee [275] observe que de nombreuses espèces animales et végétales subissent une diminution du taux d'accroissement lorsque leurs populations atteignent des tailles réduites ou de faibles densités. Dans ces conditions, le taux d'accroissement peut atteindre zéro, voire des valeurs négatives, en raison d'une diminution de la reproduction et/ou de la survie lorsque les congénères ne sont pas assez nombreux.

Cependant, lorsqu'on évalue l'effet de la fragmentation, il est important de bien distinguer la perte d'habitat du changement de configuration spatiale des taches d'habitat, ce que Fahrig [54] définit comme la fragmentation *per se* (à savoir la fragmentation des habitats indépendamment de la quantité d'habitat). Pour analyser les effets de la fragmentation *per se*, Fahrig [278] insiste sur le fait qu'il faut mesurer quantité et configuration de l'habitat à l'échelle du paysage, et pas à l'échelle de la tache (Figure 10). A ce titre, un glissement sémantique a lieu puisque le terme utilisé de fragmentation (*per se*) se rapporte à un patron spatial (l'habitat est composé de taches multiples et isolées [54]), et non plus au processus de perte d'habitat et de subdivision de l'habitat [272]. Nous reviendrons en détail sur cette question au § 3.4.3.

3.1.3.2 Théorie d'équilibre de la biogéographie des îles

Le premier cadre théorique pour comprendre les effets de la fragmentation sur les communautés a été fourni par la théorie d'équilibre de la biogéographie des îles ou *equilibrium theory of island biogeography* – *ETIB* [268]. Dans cette théorie, le paysage est composé d'une source de colonisateurs (le continent), de taches d'habitat favorable (les îles continentales) au sein d'une matrice inhospitalière de non-habitat (la mer).

L'*ETIB* prédit que l'assemblage des espèces occupant une île résulte d'un équilibre entre trois processus : (1) un taux d'extinction qui décroît avec l'augmentation de la taille des îles en raison de la réduction de la dérive démographique des grandes populations ; (2) un taux d'immigration qui diminue avec l'isolement de l'île, c'est-à-dire sa distance au pool d'espèces le plus proche (par exemple, un continent ou d'autres îles) ; et (3) un taux de spéciation qui augmente avec la taille et l'isolement de l'île en raison de l'augmentation de l'hétérogénéité environnementale et de la réduction du flux de gènes [268, 279, 280]. Comme l'intersection des courbes des taux d'immigration et d'extinction détermine le nombre d'espèces, la théorie prédit que les grandes îles comptent plus d'espèces que les petites (à degré d'isolement comparable) et que les îles isolées comptent moins d'espèces que les îles plus proches des régions sources (à taille d'île comparable) (Figure 11). Les processus d'ajout d'espèces lorsqu'on passe de petites îles à des îles plus grandes modifie le taux d'accroissement de la richesse spécifique en fonction de la superficie de l'île [268]. Cela conduit à une interaction négative entre les effets de la taille et de l'isolement des îles sur la richesse spécifique : lorsque l'isolement augmente (c'est-à-dire lorsque l'immigration est plus faible et les taux de spéciation plus élevés), le taux d'accumulation de la richesse en espèces avec la superficie de l'île augmente [281]⁹⁶.

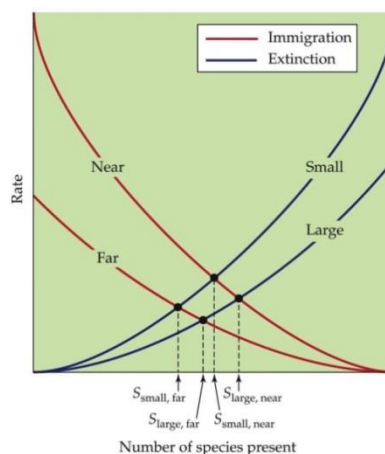


Figure 11. Représentation graphique de la théorie d'équilibre de la biogéographie insulaire selon Mac Arthur et Wilson [268]. Le nombre d'espèces sur une île dépend du taux d'immigration et du taux d'extinction des espèces. Le taux d'extinction des espèces diminue avec la taille de l'île, et le taux d'immigration diminue avec l'isolement de l'île de la zone source (continent, ou grande île). L'intersection des courbes d'extinction et d'immigration prédit la richesse spécifique S sur l'île selon sa taille et son degré d'isolement (small-far, large-far, small-near, small-near).

⁹⁶ Les auteurs ont constaté des taux d'augmentation de la richesse en espèces avec la superficie de l'île plus élevés pour les îles océaniques (système dominé par la spéciation) que pour les îles du plateau continental (dynamique immigration-extinction), ou pour les îles intérieures (systèmes de limitation par la dispersion).

L'*ETIB* est donc à l'origine des indices de structure paysagère élémentaires que sont la taille de la tache et le degré d'isolement de la tache [55]. L'*ETIB* diffère de la théorie de l'assemblage par la niche, pour se rapprocher de la théorie neutre des métacommunautés⁹⁷ [280]. Les limites de l'*ETIB* sont multiples : elle considère une situation à l'équilibre, la nature des communautés en place est en partie ignorée et l'environnement est appréhendé comme un contexte uniformément défavorable contenant des taches d'habitats favorables [90].

3.1.3.3 Théorie des métapopulations

Dans les années 1990, la théorie des métapopulations [270, 282] a remplacé l'*ETIB*. La théorie des métapopulations peut être considérée comme une version monospécifique de l'*ETIB*. Contrairement à l'*ETIB*, elle suppose que les colonisateurs proviennent d'autres tâches d'habitat occupées, plutôt que d'une source inépuisable de colonisateurs (*i.e.* le continent). Elle a permis de considérer les populations biologiques non plus comme des éléments isolés, mais comme faisant partie d'un ensemble de sous-populations, plus ou moins isolées géographiquement, mais interconnectées par des échanges d'individus qui contribuent à entretenir un flux de gènes entre les différentes sous-populations. Les tâches d'habitat peuvent être occupées ou inoccupées à un moment donné, chaque population locale se caractérisant par une espérance de vie limitée (stochasticité démographique ou environnementale). Ces échanges dépendent de l'aptitude des espèces à se disperser, mais aussi de la structure du paysage, facilitant plus ou moins ces transferts d'individus.

Une métapopulation est donc un système qui persiste grâce à un équilibre dynamique entre des extinctions locales et l'établissement de nouvelles populations dans des sites devenus inoccupés [60]. L'interruption des flux de gènes entre populations appauvrit les pools génétiques de chaque population, rendant plus vulnérables les individus au sein de ces populations isolées. De plus, l'interruption des flux d'individus peut conduire certaines populations à l'extinction lorsque les effectifs deviennent faibles et ne peuvent plus être rétablis par des apports extérieurs [90].

La modélisation des métapopulations a ensuite progressé vers le développement de modèles de dynamique de population spatialement explicites (*SEPM*), incluant des informations supplémentaires concernant les populations locales et les tâches d'habitat qu'elles occupent (*e.g.* surface, forme, localisation exacte) [282]. Parmi ces modèles, le modèle à fonction d'incidence (*IFM*, [282]) est le modèle d'occupation de tâche le plus simple et l'un des plus utilisés [78].

3.1.3.4 Théorie des métacommunautés

Extension du concept de métapopulation à l'échelle des communautés, la métacommunauté est définie comme un réseau de communautés locales qui sont liées par la dispersion de plusieurs espèces potentiellement en interaction [61, 283]. Quatre paradigmes sont utilisés pour décrire le fonctionnement des métacommunautés (Figure 12). Chaque paradigme implique différents mécanismes d'assemblage de la communauté pour expliquer la coexistence des espèces locales au sein d'une métacommunauté et prédit les changements dans la composition de la communauté locale en fonction du taux de dispersion et des caractéristiques des habitats et des espèces [61, 284].

Le paradigme de *dynamique des taches* (*patch dynamic*) suppose que des taches d'habitat sont homogènes sur le plan environnemental. Les taches sont occupées par des espèces qui sont soumises à des extinctions locales qui sont compensées par la dispersion. La coexistence des espèces est régie par un compromis entre colonisation et compétition. Le long de ce compromis, les espèces compétitives sont de mauvais colonisateurs et *vice versa* [285] (Figure 12a).

⁹⁷ La théorie neutre des métacommunautés permet d'expliquer la diversité, la distribution des espèces et leurs abondances relatives uniquement grâce à la stochasticité des processus démographiques (taux de mortalité, natalité, immigration).

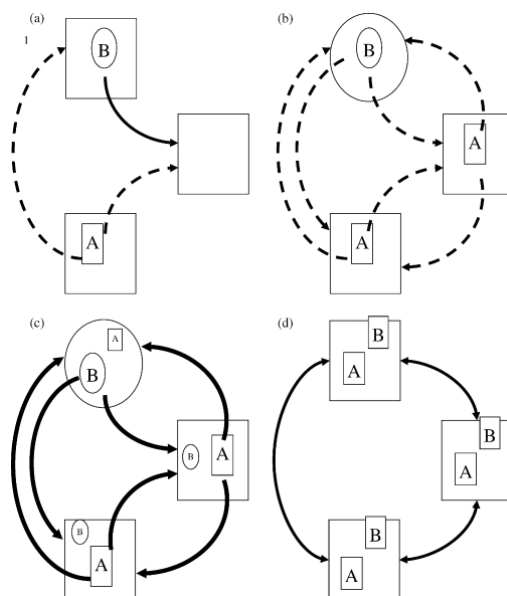


Figure 12. Représentation schématique des quatre paradigmes de la théorie des métacommunautés pour deux espèces concurrentes (populations A et B). Les flèches relient les populations donneuses aux sites de colonisation potentiels, représentés par de grandes cases ou des ovales. Les flèches pleines indiquent une dispersion plus importante que les flèches pointillées. Les flèches à une tête indiquent un mouvement unidirectionnel et les flèches à deux têtes un mouvement bidirectionnel. Le degré de dominance compétitive d'une espèce dans un site est indiqué par la correspondance entre la plus petite case ou l'ovale (indiquant sa niche d'habitat) et le symbole du site. (a) Le paradigme de la dynamique des taches est illustré avec des conditions qui permettent la coexistence des espèces : le compromis compétition-colonisation est illustré avec l'espèce A qui est une meilleure compétitrice et l'espèce B qui est une meilleure colonisatrice ; la troisième tache est vacante et pourrait être occupée par l'une ou l'autre des espèces. (b) Les espèces sont séparées en niches spatiales et la dispersion n'est pas suffisante pour modifier leur distribution. (c) Les effets de masse font que les espèces sont présentes à la fois dans les habitats sources et les habitats puits ; les lettres et les symboles plus petits indiquent des populations de plus petite taille. (d) La théorie neutraliste suppose que toutes les espèces sont actuellement présentes dans toutes les taches ; des espèces vont disparaître progressivement de la région et seront remplacées grâce à la spéciation. Tiré de Leibold et al. [61].

Le paradigme du tri des espèces (*species sorting*) repose sur l'hypothèse que les taches d'habitat sont hétérogènes en termes de conditions environnementales. Lorsque la dispersion n'est pas limitée (c'est-à-dire que les espèces arrivent dans toutes les taches d'habitat), les différences dans la capacité des espèces à faire face à ces conditions environnementales leur permettent de coexister régionalement grâce à la séparation spatiale des niches et aux différences d'exploitation des ressources [286] (Figure 12b).

Le paradigme d'effet de masse (*mass effect*) se concentre sur l'effet de l'immigration et de l'émigration sur la dynamique des populations locales ; il suppose que des taches d'habitat hétérogènes au plan environnemental sont connectées par le biais d'une dispersion fréquente, de telle sorte que la reproduction dans un habitat "source" permet la persistance dans un habitat "puits" [287] (Figure 12c).

Le paradigme neutraliste (*neutral model*) considère que toutes les espèces sont similaires en termes de capacité de compétition, de mouvement et de valeur adaptative *fitness* [280]. La coexistence des espèces et la dynamique de la diversité spécifique est façonnée par les processus stochastiques de perte (extinction, émigration) et de gain d'espèces (immigration, spéciation) (Figure 12d).

3.1.3.5 Connectivité paysagère

La connectivité est définie comme le degré selon lequel le paysage facilite ou contraint le mouvement des espèces (gènes, individus) entre les taches d'habitat [288]. La connectivité conditionne la survie des populations, leur diversité génétique, la recolonisation après extinction locale. La connectivité est spécifique à chaque espèce, dans la mesure où elle résulte de l'interaction entre la structure physique du paysage et les capacités de dispersion de l'espèce dans le paysage [289].

Les recherches sur la connectivité sont nées du rapprochement entre la théorie classique des métapopulations ^[60] et l'écologie du paysage ^[290]. La théorie des métapopulations a mis en évidence l'importance de la structure du paysage et de la dispersion dans la viabilité des populations, et a pu évoluer dans certains cas vers des modèles de métapopulation spatialement explicites ^[291]. Ces modèles ont intégré de façon formelle la connectivité et son importance dans des métriques de colonisation des taches et de persistance de la métapopulation ^[292]; cependant, la connectivité n'a été conceptualisée dans ces modèles que comme une distance euclidienne ^[293]. L'écologie du paysage a souligné le fait que les mouvements entre les taches occupées ne sont pas seulement fonction de la distance, mais aussi de la qualité de la matrice (la partie du paysage qui s'étend entre les taches d'habitat) ^[294].

En résumé, les recherches sur la connectivité explorent les paramètres des taches, des corridors et de la matrice et la manière dont les composantes du paysage peuvent favoriser ou réduire les mouvements des espèces dans le paysage, en intégrant les capacités de dispersion des espèces ^[92, 98, 291, 295]. Ces recherches sont présentées plus en détail au § 3.5.3.

3.1.4 Délai de réponse des espèces et des communautés aux changements environnementaux

Les cadres théoriques qui conceptualisent le rôle des processus locaux et de la dispersion sur les espèces et les communautés dans les paysages fragmentés ont permis d'améliorer la compréhension des processus impliqués dans la colonisation et l'extinction locale des espèces. Cependant, ils n'abordent pas ou peu la question du délai de réponse à des changements des habitats. Or, les espèces et les communautés ne répondent pas de manière instantanée à une modification des conditions environnementales ou aux perturbations (changement d'usage du sol, changement de régime de perturbations, changements climatiques...).

Cette réponse décalée dans le temps des populations et des communautés aux changements des conditions d'habitat a donné naissance aux concepts de dette d'extinction (*extinction debt*), crédit de colonisation (*colonisation/immigration credit*) et temps de relaxation (*relaxation time*) ^[296-299]: ces concepts prévoient dans le futur des extinctions ou colonisations d'espèces dans les taches d'habitat dues aux événements passés (par exemple: perte ou gain d'habitat, diminution ou augmentation de l'isolement entre taches). Un présupposé est que la richesse ou l'occurrence des espèces dans les communautés est considérée en équilibre avant modification. Après une modification défavorable, les espèces ou les populations vont continuer à disparaître des taches d'habitat jusqu'à ce que la richesse ou l'incidence des espèces dans la communauté atteigne un nouvel équilibre ^[299, 300]: le temps nécessaire pour atteindre ce nouvel équilibre après perturbation correspond au temps de relaxation ^[301] (Figure 13A). La dette d'extinction correspond au nombre d'espèces (ou de populations pour une seule espèce) vouées à l'extinction dans les tâches d'habitat dès lors que le nouvel équilibre sera atteint ^[302]. A l'inverse, à la suite de modifications paysagères favorables, offrant de nouvelles possibilités de colonisation (gain d'habitat ou amélioration de la connectivité paysagère), certaines espèces vont continuer d'arriver dans les taches d'habitat jusqu'à ce que la richesse ou l'incidence des espèces dans la communauté atteigne un nouvel équilibre. Ce délai de réponse conduit à un crédit de colonisation, qui correspond au nombre d'espèces (ou de populations) pour lesquelles une colonisation est attendue jusqu'à ce que ce nouvel équilibre soit atteint. Lira *et al.* ^[302] proposent en plus de distinguer quatre notions: le crédit de recolonisation⁹⁸, le crédit d'immigration⁹⁹ et le crédit de colonisation¹⁰⁰ et enfin le crédit d'espèces¹⁰¹, qui englobe les trois termes précédents.

⁹⁸ Nombre d'espèces qui ont localement disparu et qui devraient recoloniser grâce à la restauration du paysage.

⁹⁹ Nombre d'espèces menacées, éteintes localement et qui pourraient se rétablir par effet de sauvetage grâce à la restauration du paysage.

¹⁰⁰ Nombre de nouvelles espèces qui n'ont pas encore colonisé un habitat cible en raison de la restauration du paysage.

¹⁰¹ Nombre d'espèces qui bénéficieront de la restauration du paysage. Le crédit d'espèces désigne le crédit de recolonisation, le crédit d'immigration et le crédit de colonisation, indépendamment ou simultanément.

Cinq approches ont été proposées pour évaluer la dette d'extinction de communautés dans des paysages ayant subi une perte d'habitat [301]. Elles sont basées pour la plupart sur le principe de relations aire-espèce positives et supposent que la richesse spécifique était en équilibre avant la perte d'habitat. De plus, dans toutes les approches, la qualité et la connectivité des habitats peuvent également être prises en compte au lieu de la simple surface d'habitat. Pour les deux premières approches, aucune information sur la répartition des espèces dans le passé n'est requise [301].

(1) Détecter la dette d'extinction grâce aux caractéristiques passées et présentes de l'habitat : une dette d'extinction est supposée exister dès lors que les variations de richesse actuelle des espèces en fonction de la surface d'habitat sont mieux prédites par les caractéristiques passées que par les caractéristiques actuelles du paysage (Figure 13B-a). Par exemple, Lindborg et Eriksson [303] ont montré que la diversité actuelle des espèces végétales dans des prairies semi-naturelles suédoises était liée de manière significative à la connectivité passée mais pas à la connectivité actuelle des habitats (*cf.* aussi § 4.3.5). L'ampleur de la dette d'extinction ne peut cependant pas être estimée en utilisant cette approche.

(2) Estimer la dette d'extinction en comparant les paysages stables et instables d'aujourd'hui : pour évaluer le nombre ou la proportion d'espèces vouées à l'extinction, il est possible de comparer le nombre d'espèces en équilibre dans des habitats de surface et de connectivité constantes avec le nombre d'espèces attendu pour les habitats qui ont connu une réduction de leur surface ou de leur connectivité dans le passé. La différence entre le nombre d'espèces à l'équilibre prévu et le nombre d'espèces observé quantifie l'ampleur de la dette d'extinction (Figure 13B-b). Cette approche peut être utilisée (a) en divisant toutes les données en sous-ensembles d'équilibre et de non-équilibre, (b) en choisissant un habitat de référence stable dans d'autres régions ou (c) en utilisant les relations aire-espèce typiques de l'habitat stable (*cf.* par exemple [304]) ;

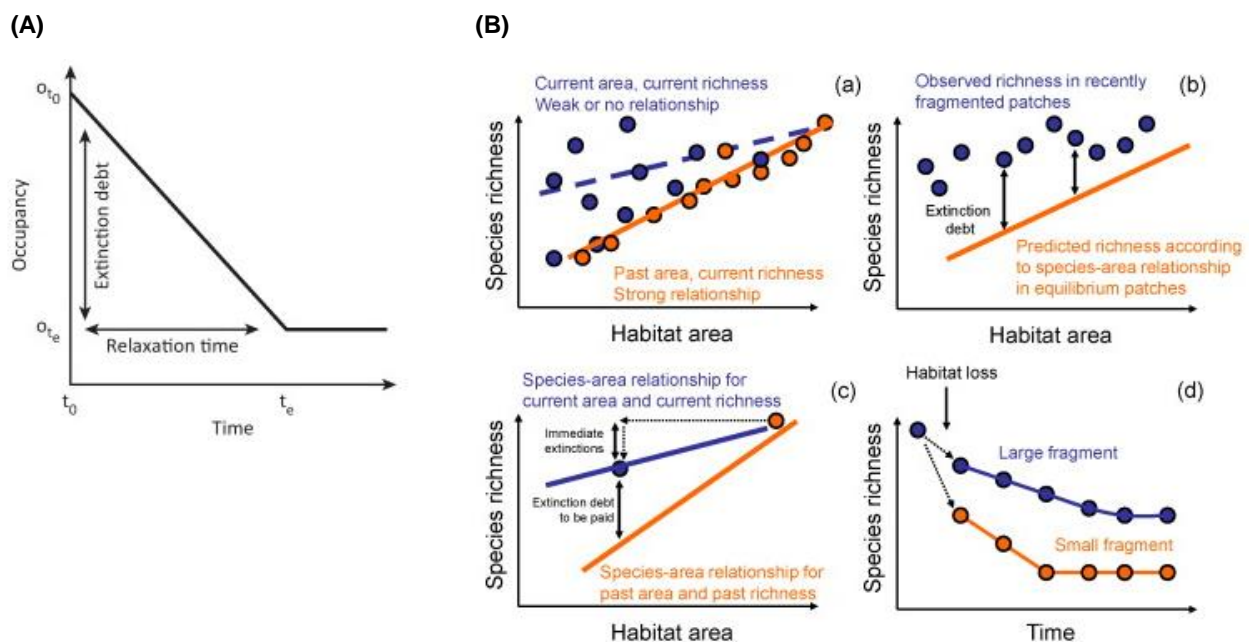


Figure 13. **(A)** Relation entre la magnitude d'une dette d'extinction et le temps de relaxation (le temps pendant lequel la dette est payée et un nouvel équilibre est atteint). La relation linéaire présentée ici n'est qu'un exemple simple des nombreuses relations possibles. t_0 est le moment où l'habitat vient de changer et où aucune extinction n'a encore eu lieu et t_e est le moment où toutes les extinctions ont eu lieu et où un nouvel équilibre est atteint. O_{t_0} et O_{t_e} représentent l'occupation (par exemple, le nombre de populations) à t_0 et t_e respectivement. Tiré de Hylander et Ehrlén [298]. **(B)** Illustration des principales approches pour estimer la dette d'extinction : (a) détection de la dette d'extinction basée sur les caractéristiques actuelles et passées des taches d'habitat ; (b) estimation de la dette d'extinction basée sur la relation aire-espèce dans les taches à l'équilibre ; (c) estimation basée sur les richesses spécifiques et les caractéristiques actuelles et passées de l'habitat ; (d) suivi de la dette d'extinction basée sur des séries temporelles. Tiré de Kuussaari *et al.* [301].

(3) Estimer la dette d'extinction à partir de la richesse spécifique et des caractéristiques de l'habitat, passées et présentes : lorsque la relation entre la surface d'habitat passée et la richesse passée est connue, il est possible de calculer le nombre prévu d'espèces pour la surface d'habitat actuelle avec plus de précision que pour la seconde approche. De cette façon, il est possible d'estimer les extinctions passées qui se sont produites immédiatement après la fragmentation, ainsi que la dette d'extinction actuelle qui reste à payer (Figure 13B-c, voir aussi [\[305\]](#)) ;

(4) Suivre la dette d'extinction grâce à des séries chronologiques : lorsque des suivis d'occurrence des espèces et des changements de surface des habitats sont disponibles sur une période suffisamment longue, les temps de relaxation et les extinctions passées peuvent être calculés directement¹⁰² (Figure 13B-d) ;

(5) Évaluer la dette d'extinction pour une espèce à l'aide de données de populations empiriques et de modèles spatialement explicites : les extinctions futures pourraient également être déduites des données empiriques sur les taux de croissance des populations dans des fragments d'habitat et des sites de référence ayant des taux de croissance négatifs, qui indiquent un déclin de la population et une extinction à long terme. Combiner ces données empiriques et la modélisation peut constituer une méthode très pertinente pour évaluer la dette d'extinction. Lorsqu'on dispose de données détaillées sur les populations d'une espèce, des modèles de métapopulation paramétrés empiriquement peuvent être utilisés pour évaluer la persistance à long terme de la métapopulation et le temps prévu avant l'extinction dans des réseaux de taches d'habitat (*cf.* par exemple [\[306\]](#)).

La probabilité d'observer une dette d'extinction dans un paysage dépend de plusieurs mécanismes et plusieurs hypothèses peuvent être formulées [\[302\]](#). Tout d'abord, la dette d'extinction diminue avec le temps écoulé depuis la modification paysagère¹⁰³ (Figure 14a) [\[307\]](#).

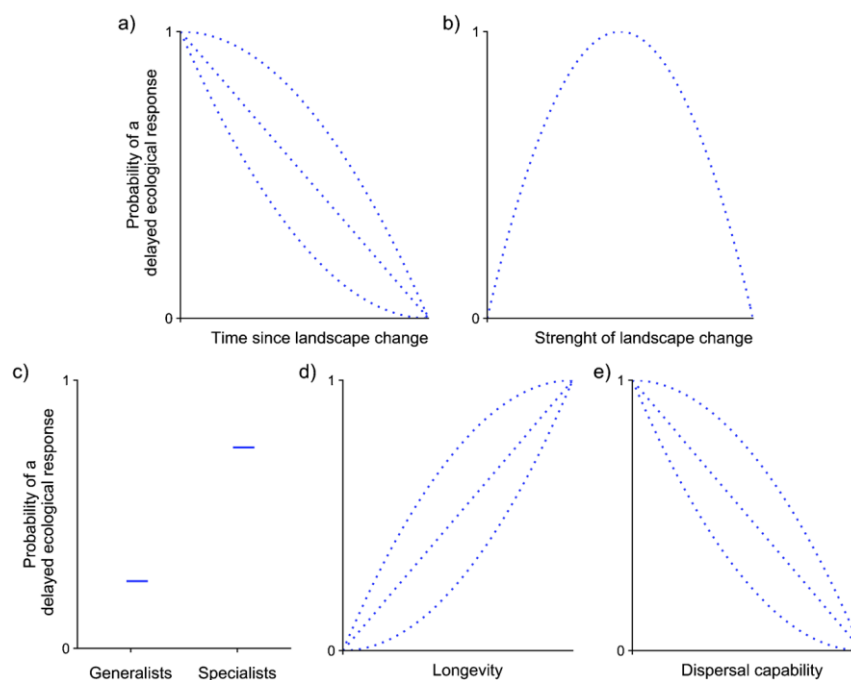


Figure 14. Hypothèses concernant la probabilité d'observer un délai de réponse après une modification du paysage selon : (a) le temps écoulé depuis le changement de paysage, (b) l'intensité du changement de paysage et les traits des espèces (c-e) : (c) degré de spécialisation à l'habitat, (d) longévité de l'espèce et (e) capacité de dispersion. Tiré de Liira *et al.* [\[302\]](#).

¹⁰² Malheureusement, ce type de données est rarement disponible.

¹⁰³ Une dette d'extinction est plus probable dans les paysages où un changement défavorable s'est produit récemment, ce qui est une hypothèse assez triviale.

Ensuite, une dette d'extinction aurait une plus forte probabilité de se produire dans des paysages ayant subi une modification défavorable d'intensité intermédiaire¹⁰⁴ (Figure 14b) [\[309, 310\]](#)). Concernant la réponse selon les traits de vie, les espèces spécialistes subiraient une extinction retardée par rapport aux espèces généralistes¹⁰⁵ (Figure 14c) [\[311\]](#). De même, les espèces à durée de vie courte disparaîtraient plus rapidement que les espèces à plus longue durée de vie¹⁰⁶ (Figure 14d) [\[312\]](#). Enfin, les espèces à faible capacité de dispersion réagiraient avec un délai plus long aux changements de paysage (Figure 14e) [\[311\]](#).

Pour les communautés de plantes forestières, la littérature indique que la dette d'extinction pourrait être payée au bout de 120 à 225 ans suite à une modification du paysage ayant entraîné une baisse de la surface forestière [\[313-315\]](#). A l'inverse, le crédit de colonisation pourrait persister 130 à 230 ans dans le cas d'une modification paysagère ayant entraîné une augmentation de la surface forestière [\[316\]](#), mais dans d'autres études, le crédit de colonisation est épuisé au bout de 40 ans [\[317\]](#).

Mieux connaître le temps de relaxation, l'ampleur de la dette ou du crédit (nombre d'espèces à perdre ou à gagner ou variation moyenne de l'incidence des taches à l'échelle du paysage) et les processus qui influencent la dette d'extinction et le crédit de colonisation compte parmi les questions les plus importantes en écologie [\[318\]](#). De plus, les connaissances actuelles se limitent très souvent à la réponse de la biodiversité aux changements défavorables du paysage [\[302, 319\]](#). Peu d'études ont examiné les réponses décalées de la biodiversité après amélioration de la structure du paysage, telle que l'augmentation de la quantité d'habitat [\[302\]](#). Le cas de la couverture forestière qui a progressé depuis le 19^{ème} siècle en France comme dans de nombreux pays européens (*cf.* § 3.3.3) offre un bon support pour approfondir et quantifier les phénomènes de dette d'extinction et de crédit de colonisation des plantes de sous-bois après ces changements d'usages du sol (*cf.* § 4.3.5 et § 5.2.6).

¹⁰⁴ Cette relation non linéaire est liée au fait que les paysages ayant subi des changements d'ampleur intermédiaire peuvent abriter de nombreuses espèces qui persistent pendant de longues périodes en restant proches de leur seuil d'extinction spécifique [\[308\]](#). En revanche, des extinctions immédiates auront lieu plus facilement dans un paysage fortement transformé, alors que dans un paysage peu transformé, de nombreuses espèces vont persister en restant bien au-dessus de leur seuil d'extinction.

¹⁰⁵ Car les généralistes peuvent être présentes dans d'autres types d'habitat et sont plus résistantes aux modifications du paysage.

¹⁰⁶ Les premières passent de nombreuses générations après un changement de paysage, alors que les secondes passeront moins de générations près d'un seuil d'extinction critique et pourraient donc persister plus longtemps.

3.2 Ecologie forestière : gestion forestière et biodiversité

Cette partie synthétise une partie des connaissances sur les liens entre gestion forestière et biodiversité. Après une première partie introductive destinée à dresser un état de la biodiversité forestière métropolitaine (§ 3.2.1), nous proposons un état de l'art ciblé sur l'effet de trois gradients de gestion sur la biodiversité : l'intensité de la gestion forestière (§ 3.2.2), le mode de traitement sylvicole (§ 3.2.3) et la composition en essences du peuplement (§ 3.2.4) (Figure 15). D'autres gradients de gestion forestière¹⁰⁷ sont abordés dans le bilan des travaux (*cf.* § 4.1). Une dernière partie discute d'une stratégie forestière globale capable d'accompagner l'adaptation des forêts aux changements climatiques, de maximiser leur capacité à stocker du carbone et d'assurer le maintien de la biodiversité et des services écosystémiques (§ 3.2.5).

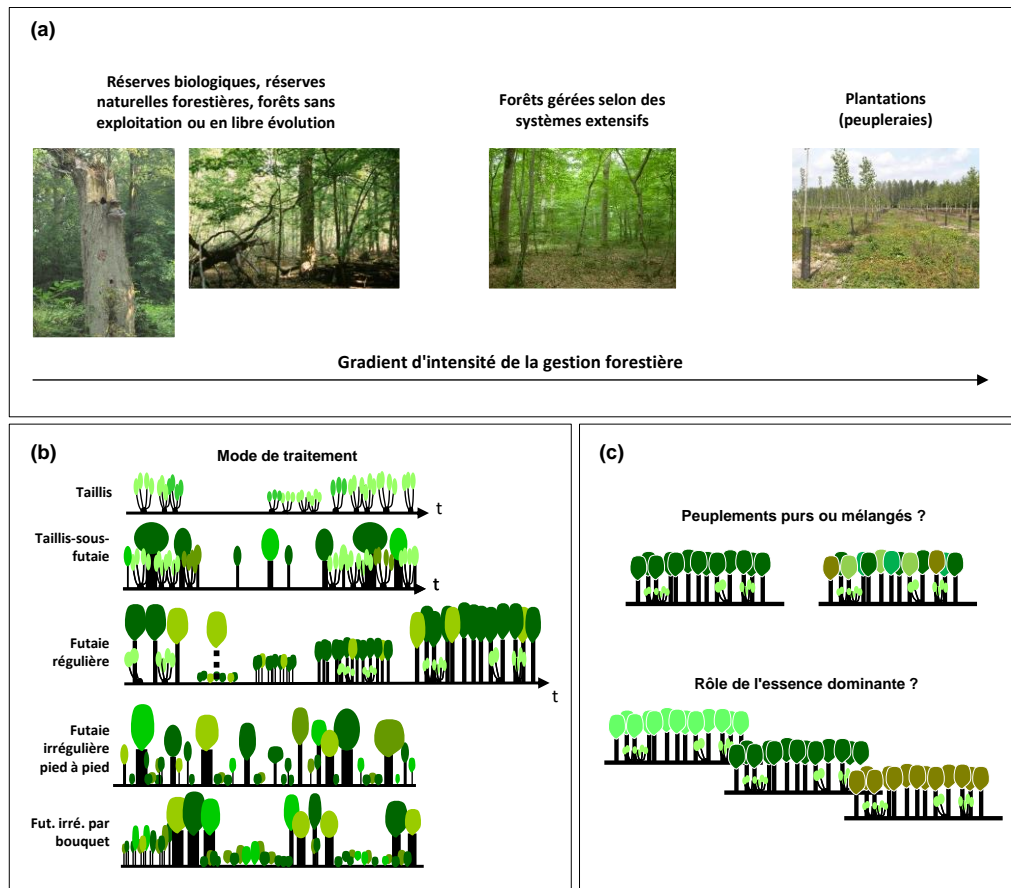


Figure 15. Illustration des trois principaux gradients sylvicoles abordés dans nos travaux de recherche : (a) gradient d'intensité de la gestion forestière : de l'absence d'exploitation (réserves forestières) aux systèmes intensifs (taillis et plantations à courte révolution), en passant par des systèmes plus extensifs [18] ; (b) gradient lié au mode de traitement mis en œuvre en forêt tempérée à l'échelle de la parcelle (taillis, taillis-sous-futaie, futaie régulière et futaie irrégulière) ; pour les trois premiers modes de traitement, la structure en âge et en diamètre du peuplement évolue au cours du cycle sylvicole à l'échelle de la parcelle, tandis que pour la futaie irrégulière, ces changements s'opèrent à l'intérieur de la parcelle et la structure globale est conservée à l'échelle de l'ensemble de la parcelle [19] ; (c) gradient de composition en essences du peuplement avec deux composantes : degré de mélange en essences (opposition peuplements purs *vs* peuplements mélangés) et nature de l'essence dominante (comparaison de peuplement dominés par des essences différentes) [114].

¹⁰⁷ A noter que nous ne traitons pas spécifiquement la question des coupes forestières, car elles sont abordées indirectement dans les deux points concernant l'intensité de la gestion forestière et le mode de traitement.

3.2.1 Etat de la biodiversité forestière

L'état de la biodiversité forestière en France métropolitaine est plutôt contrasté, même s'il reste meilleur que pour d'autres écosystèmes très impactés comme les zones humides, les prairies et les pelouses [15].

Tout d'abord, 25% des espèces patrimoniales forestières peuvent être considérées comme bien couvertes par les protections règlementaires et foncières, qui représentent 1,8% du territoire en 2020. En élargissant aux zones Natura 2000 (13% du territoire), la part des espèces bien couvertes montent à 39%. Néanmoins, certains secteurs à enjeux demeurent nettement moins bien couverts par les aires protégées, notamment la moitié ouest du pays [15].

Les évaluations réalisées dans le cadre des rapportages communautaires (DHFF¹⁰⁸) ne sont pas favorables, avec 18% des habitats de la DHFF jugés en situation favorable, contre 45% en état défavorable-inadéquat et 32% en défavorable-mauvais [15]. Concernant l'état des oiseaux nicheurs de la liste rouge, les espèces liées aux milieux forestiers sont parmi celles en meilleur état, avec 60% des oiseaux nicheurs forestiers placés dans la catégorie 'préoccupation mineure'. Cependant, les deux tiers des espèces menacées sont inféodées aux stades forestiers matures [320]. Selon l'Observatoire National de la Biodiversité¹⁰⁹ qui se base sur les données du réseau STOC¹¹⁰, l'abondance moyenne des oiseaux communs est stable sur la période 1989-2019, ce qui contraste très fortement avec le déclin des espèces spécialistes de milieux agricoles (-38%) et bâti (-24%) au cours de la même période. L'état de conservation des espèces d'intérêt communautaire (hors oiseaux) est là aussi meilleur que pour d'autres écosystèmes, avec 35% d'évaluations favorables, contre 23% en moyenne pour les espèces des autres milieux (aquatique, agricole, maritime, rocheux/bâti), mais l'état de conservation des espèces forestières reste défavorable dans plus de 50% des cas [15]. Néanmoins, ce bilan reste partiel car le nombre d'espèces évaluées est très inégal selon les groupes taxonomiques. La flore forestière d'intérêt communautaire est en bon état de conservation, à l'exception des bryophytes, un groupe plus typiquement forestier que la flore vasculaire. L'état des mammifères est assez contrasté : les chiroptères sont dans un état inquiétant (majoritairement en état défavorable-inadéquat) mais la plupart des autres mammifères (ongulés, castor) sont en état favorable. L'état des insectes forestiers est contrasté, avec trois espèces de coléoptères saproxyliques en mauvais état de conservation. L'état des amphibiens aquatiques est majoritairement dégradé, et identique à celui des espèces liées aux milieux humides et aquatiques [15].

D'autres indicateurs indirects de biodiversité (liés à la structure des peuplements forestiers) montrent des tendances positives, à savoir une stabilité du volume des arbres morts debout (6 m³/ha) et du volume de bois mort au sol (17 m³/ha), et une augmentation du volume des très gros arbres sur la période 2008-2016, avec une évolution moyenne de 2,6 M m³/an, qui se produit dans quasiment toutes les grandes régions forestières françaises [321].

Plusieurs raisons peuvent expliquer l'état de conservation actuel de la biodiversité forestière : l'augmentation de la surface forestière (cf. § 3.3.3), en réponse à la déprise agricole, une vocation forestière globalement garantie par la réglementation, et un plus faible niveau de pollutions en forêt par rapport aux milieux agro-pastoraux (fertilisation azotée, pesticides et pollutions d'origine anthropique), même si les forêts peuvent subir les effets de ces pollutions par retombées indirectes (ex. dépôts azotés atmosphériques) [15].

Ce tableau de l'état de conservation de la biodiversité forestière reste discutable, car il se base sur des indicateurs incomplets. En effet, même si des progrès notables ont été réalisés pour tenir compte de la biodiversité dans la gestion des forêts publiques [322, 323], ou pour mettre à disposition des outils d'évaluation de la biodiversité dans la gestion courante des forêts privées [324, 325], nous ne disposons toujours pas au niveau national d'un suivi direct des groupes d'espèces à forts enjeux forestiers : insectes saproxyliques, lichens,

¹⁰⁸ Directive Habitats-Faune-Flore.

¹⁰⁹ <https://naturefrance.fr/indicateurs/evolution-de-labondance-des-populations-doiseaux-forestiers>.

¹¹⁰ Suivi temporel des oiseaux communs du programme Vigie-Nature.

bryophytes, champignons, ce qui limite fortement notre connaissance de l'état et de la dynamique de la biodiversité forestière ^[326, 327].

3.2.2 Intensité de la gestion forestière : importance de conserver des forêts non exploitées

Un premier enjeu est de savoir si l'exploitation des forêts ne porte pas préjudice à la biodiversité. Cet enjeu se traduit par un besoin de connaissances sur l'impact global de la gestion forestière sur la biodiversité, avec l'hypothèse que les forêts naturelles sans exploitation constituent la référence par rapport à laquelle l'ensemble des autres systèmes de gestion sont jaugés (Figure 15a).

La gestion forestière modifie le régime de perturbations naturelles et les cycles sylvigénétiques en accélérant la succession en début de cycle¹¹¹ et en tronquant fortement la fin du cycle, le tout pour optimiser le rendement économique de la forêt. Dans les systèmes gérés, la part des stades avancés (forêts matures et sénescentes) reste toujours très faible. De plus, la quasi-totalité des forêts en Europe sont exploitées depuis des siècles ^[328], et seule une infime partie peut être considérée comme naturelle ou sub-naturelle. Une partie des recherches en forêt s'intéresse donc à ces forêts naturelles et matures qui hébergent une biodiversité originale et menacée. Les questions importantes sont notamment de connaître les groupes taxonomiques qui répondent positivement à l'arrêt de l'exploitation et à quelle vitesse la biodiversité se reconstitue dans les zones mises en réserve.

A partir des différents travaux publiés sur ce premier enjeu, nous avons effectué la première méta-analyse portant sur les différences de richesse spécifique entre forêts exploitées et non exploitées dans les forêts européennes ^[3]. Elle conclut à une richesse spécifique plus élevée (+7%) en forêt non exploitées mais à des différences de réponse importantes entre groupes taxonomiques. Les principaux résultats de cette méta-analyse sont présentés au § 4.1.1. Un exemple illustrant l'effet de l'arrêt de l'exploitation forestière jusqu'à plus de 50 ans sur la flore forestière vasculaire et non vasculaire est présenté au § 4.1.3. Nous proposons enfin au § 4.1.4 un exemple d'étude semi-expérimentale comparant l'impact sur la biodiversité pluri-taxonomique de deux modalités d'exploitation de trouées forestières créées par les tempêtes de l'hiver 1999, avec comme témoin l'absence d'exploitation.

La méta-analyse a initié la mise en place d'un réseau de placettes de suivi de la biodiversité au niveau national dans les réserves forestières (projet *Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité*, ^[329, 330]). Basé sur un échantillonnage de 213 sites (répartis en forêt exploitée et non exploitée dans 15 massifs forestiers de plaine et de montagne) et sur une approche multi-taxonomique (flore vasculaire, bryophytes, champignons, coléoptères saproxyliques, coléoptères carabiques, oiseaux et chauve-souris), ce projet a mis en évidence que sur les 13 groupes écologiques analysés¹¹², 3 sont associés de façon positive et non-négligeable à la mise en réserve : les bryophytes forestières, les champignons lignicoles menacés et les chiroptères présentent une richesse spécifique nettement plus élevée en réserve et bénéficient de la présence de réserves¹¹³ dans le paysage environnant¹¹⁴. Pour les autres groupes, les différences de richesse entre réserves intégrales et zones exploitées sont négligeables ou non conclusives : flore vasculaire, oiseaux, coléoptères saproxyliques et carabes. La principale limite du projet est toutefois le degré modéré de maturité des zones en réserves, en comparaison d'autres réserves en Europe ^[330].

Une étude récente en Allemagne comparant la structure forestière et la biodiversité de cinq groupes taxonomiques entre des réserves forestières anciennement gérées et des peuplements gérés en hêtraies et

¹¹¹ Lorsque l'essence objectif est une essence post-pionnière ou dryade (chêne, hêtre, sapin), les phases constituées d'essences pionnières sont raccourcies en aménageant la régénération du peuplement précédent pour aboutir plus vite à un nouveau peuplement constitué d'arbres de l'essence objectif.

¹¹² Les groupes écologiques analysés sont issus du croisement partiel entre groupe taxonomique, préférence de l'espèce pour le milieu forestier, et statut de l'espèce en tant qu'espèce rare ou menacée.

¹¹³ Sauf les chiroptères.

¹¹⁴ Dans un rayon de 500 m.

chênaies-hêtraies, conclut à une diversité α plus élevée dans les réserves pour les oiseaux et les chauves-souris mais plus élevée dans les peuplements gérés pour les plantes et les coléoptères, et sans différence significative pour les champignons [331]. Ces résultats diffèrent en partie des résultats précédents, mais alimentent la série d'études nécessaires sur les différences de biodiversité entre forêts exploitées et non exploitées. Deux autres séries de résultats enrichissent nos connaissances sur l'intérêt des réserves forestières pour la conservation de la biodiversité : (1) la composition des communautés diffère entre les réserves et les peuplements gérés pour quatre des cinq groupes taxonomiques étudiés (plantes, champignons décomposeurs de bois, coléoptères et oiseaux) ; (2) plusieurs espèces sont indicatrices des deux types de peuplements, y compris des espèces classées sur liste rouge¹¹⁵.

Un autre travail dans les hêtraies-sapinières des massifs préalpins français (Vercors, Chartreuse et Bauges) comparant forêts matures et non matures par une approche sur quatre groupes taxonomiques conclut que la maturité forestière structure les patrons de biodiversité pour trois groupes taxonomiques : les coléoptères saproxyliques (richesse et composition), les collembolés (composition spécifique) et les plantes vasculaires (composition spécifique) [332].

Enfin, depuis notre première méta-analyse, plusieurs synthèses sur l'effet de la gestion forestière sur la biodiversité ont déjà été publiées. Certaines se limitent à une région (les tropiques [333, 334]), à un taxon (les plantes [335] ou les oiseaux [336]), soit considèrent la sylviculture comme un type générique d'utilisation des terres sans tenir compte des différences entre modes de gestion [337].

Une première méta-analyse repose la question en ciblant les forêts tempérées européennes¹¹⁶ et l'élargit aux différences de caractéristiques dendrométriques des peuplements entre forêts exploitées et réserves [338]. Contrairement à nos résultats, cette méta-analyse¹¹⁷ ne détecte aucun effet significatif de la gestion sur la richesse et la diversité spécifique, ni d'influence significative du temps écoulé depuis l'abandon de la gestion. Cependant, la quantité de bois mort, le nombre de dendro-microhabitats et la diversité en diamètre des arbres sont significativement réduits par la gestion des peuplements forestiers, alors qu'aucun effet n'est constaté pour la densité ou la surface terrière des peuplements.

Une seconde méta-analyse, plus étoffée¹¹⁸, élargit la question de l'impact de la gestion forestière à l'ensemble des biomes de la planète (tempérés, boréaux et tropicaux) et ajoute un volet économique [339]. L'effet global de la gestion forestière correspond à une baisse (tous types de gestion confondus) de 29% de richesse spécifique locale par rapport aux zones non exploitées. L'impact varie selon le type de gestion forestière avec du meilleur au pire (Figure 16) : les systèmes de gestion par sélection¹¹⁹ et rétention¹²⁰ (forêts tempérées et boréales), l'exploitation à faible impact¹²¹ (forêts tropicales), ces deux systèmes n'ayant pas d'impact sur la richesse, l'exploitation sélective conventionnelle¹²² (forêts tropicales, -13%), la gestion forestière par coupe rase (forêts tempérées et boréales, -22%), l'agroforesterie¹²³ (-32%), les plantations de

¹¹⁵ Les réserves forestières comptaient 17 espèces indicatrices, dont trois espèces figurant sur liste rouge, et les peuplements gérés en comptaient 34, dont une espèce figurant sur liste rouge.

¹¹⁶ Nous avons considéré l'ensemble des forêts européennes dans Paillet *et al.* [3].

¹¹⁷ Basée sur 49 articles et 197 comparaisons élémentaires.

¹¹⁸ 287 études publiées contenant 1008 comparaisons de richesse spécifique entre forêts exploitées et non exploitées.

¹¹⁹ Correspond au système de la futaie irrégulière.

¹²⁰ Correspond au système de la futaie régulière avec régénération par coupe progressive, par coupe d'abri ou à la conservation d'arbres ou d'îlots dans les coupes de régénération (*green-tree retention system*) [340].

¹²¹ Les techniques d'exploitation forestière à faible impact (*Reduced Impact Logging, RIL*) visent à gérer les forêts tropicales de manière plus durable en réduisant les dommages causés au sol, aux arbres, aux peuplements restant après coupe et aux bucherons [341]. Ces techniques comprennent la préparation de plans de récolte détaillés, l'éducation, la formation et l'encadrement des bucherons, la délimitation des voies d'extraction des grumes, l'abattage directionnel pour réduire les dommages aux arbres voisins et la protection des forêts riveraines [341].

¹²² Ce système correspond à l'enlèvement des plus grands arbres de meilleure qualité d'un peuplement en forêt tropicale, en laissant la végétation restante sur pied [342].

¹²³ L'agroforesterie correspond au maintien d'une diversité de structure qui imite mieux la forêt indigène que les pâturages conventionnels, les cultures en ligne et les plantations en monoculture.

bois d'œuvre (-40%), les plantations pour la production de bois de chauffage et de papeterie (env. -40%), les autres plantations¹²⁴ et les cultures sur brûlis¹²⁵ (env. -54%).

Le volet économique de l'article consiste à calculer la rentabilité économique des différents systèmes de gestion à partir de données publiées précisant le type de gestion, l'intensité d'exploitation, la longueur des rotations, le type d'essence et les coûts de production. Les auteurs ont considéré 10 unités de gestion forestière de 5000 ha chacune et évalué le revenu net de l'unité.

Les auteurs ont utilisé les estimateurs de perte de richesse spécifique locale tirés de leur méta-analyse pour calculer la perte d'espèces du pool régional d'espèces grâce à l'utilisation de courbes aire-espèces au niveau paysager [343] et d'un scénario de départ avec une zone forestière de 10000 ha entièrement naturelle dont la moitié seulement est exploitée. La fraction maximale d'espèces perdues n'est donc que de 15% selon leurs hypothèses, même dans le cas où l'affinité du taxon pour la forêt exploitée est nulle [339].

Pour évaluer le compromis entre perte de biodiversité engendrée par l'exploitation forestière et le revenu net de l'exploitation, les auteurs calculent le ratio entre les deux indices, c'est-à-dire le pourcentage d'espèces perdues par unité de revenu net. Ils montrent que l'ordre des systèmes de gestion change lorsqu'on considère le revenu net de l'exploitation. En effet, les modèles (écologiques et économiques) indiquent par exemple que le système de coupe à blanc pour l'épicéa commun en Suède conduit à une perte d'espèces plus élevée (-7,6%) qu'un système par coupe d'abri (-5,5%), mais comme le système de coupe à blanc génère un revenu net beaucoup plus élevé (73,3 M\$, contre 28,2 pour le système par coupe d'abri), le système par coupe rase présente un pourcentage de perte d'espèces par million de \$ deux fois inférieur à celui du système par coupe d'abri [339].

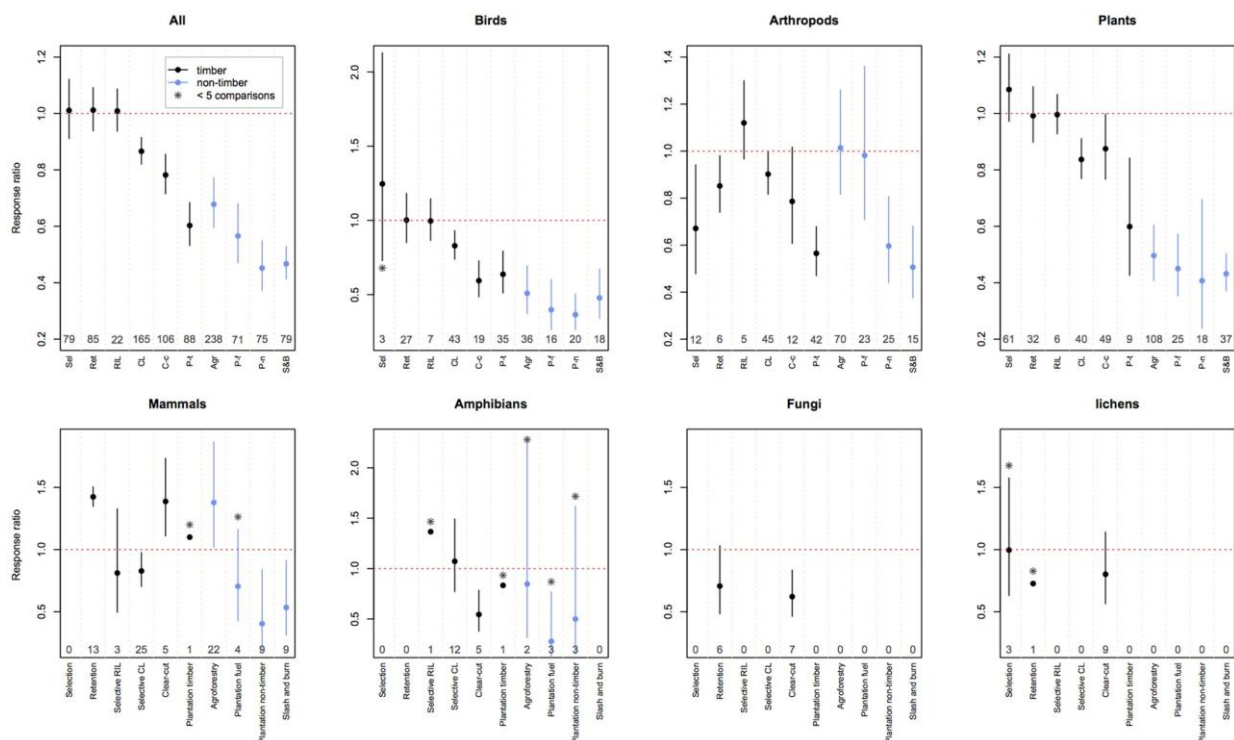


Figure 16. Changement de richesse spécifique des différents groupes taxonomiques en réponse aux dix régimes de gestion forestière les plus courants. Les points représentent les ratios de réponse moyens et les lignes les intervalles de confiance à 95%. Le panneau supérieur gauche montre les réponses pour tous les taxons combinés. Les systèmes de gestion où la

¹²⁴ Les plantations qui ne sont pas destinées à produire des produits non ligneux : huile de palme, plantain, bambou ou caoutchouc (qui est également planté pour le bois).

¹²⁵ La culture sur brûlis décrit un système agricole dans lequel la forêt est périodiquement défrichée et brûlée pour créer des champs pour des cultures (riz, manioc, maïs, papaye...).

production de bois est l'objectif principal sont indiqués en noir et les autres systèmes en bleu. La ligne rouge horizontale indique l'absence de changement dans la richesse spécifique. Les astérisques désignent des ratios de réponse basés sur au moins cinq comparaisons. Le nombre de comparaisons est mentionné au-dessus de l'axe des abscisses. Tiré de Chaudhary *et al.* [339].

Malgré l'intérêt de cette méta-analyse [339], elle comporte plusieurs limites.

Tout d'abord, l'indicateur utilisé (pourcentage de perte d'espèces par unité de revenu) est discutable car il considère équivalent une perte de 10% d'espèces dans un milieu forestier très riche en espèces de la même manière que dans un milieu plus pauvre. Un indicateur plus réaliste pour tenir compte du compromis entre perte de biodiversité et revenu net serait le rapport entre le nombre absolu d'espèces perdues et le revenu net.

En second lieu, même si la quantité de données analysées pour évaluer le revenu net tiré des différents systèmes d'exploitation, le nombre de cas analysé à l'échelle mondiale est assez restreint ($n=10$) et mériterait d'être étoffé.

De plus, le mode d'estimation de la perte d'espèces engendré par l'exploitation est basé sur une zone de 10000 ha dont la moitié est convertie en forêt exploitée et l'autre moitié est laissée intacte. Or, le résultat obtenu minimise les impacts car il est dépendant de cette part de forêt laissée intacte. Dans les scénarios, la perte de biodiversité maximale ne peut dépasser 15%, ce qui est très peu. Avec un scénario où la totalité de la surface de forêt serait exploitée, l'amplitude de la perte de biodiversité serait potentiellement bien plus grande (elle pourrait atteindre 100%), ce qui va modifier en cascade l'indicateur perte de biodiversité par unité de revenu net d'exploitation.

Une autre manière de concevoir l'indicateur de compromis perte de biodiversité par unité de revenu serait de pondérer le poids de la perte de biodiversité par une transformation exponentielle, de manière à pénaliser davantage des taux élevés de perte de biodiversité. Ceci revient à ne plus considérer comme équivalents deux systèmes d'exploitation dont l'un présente une perte de biodiversité et des revenus nets deux fois supérieurs à un autre système.

Par conséquent, il est clair que l'indicateur de compromis proposé par Chaudhary *et al.* [339] atteint ses limites dans le cas où un système engendre une perte très élevée de biodiversité tout en assurant un revenu tellement élevé qu'il "compense" largement la perte de biodiversité. Un calcul de rendement économique mis en parallèle d'une perte relative de biodiversité conduit *in fine* à privilégier une solution d'exploitation extrêmement destructrice, ce qui correspond au modèle économique actuel, alors que l'objectif est bien de réduire les impacts sur la biodiversité, tout en permettant une exploitation durable de la forêt. Plutôt que de raisonner sur les ratios, il nous semble important de définir d'abord des seuils de perte en biodiversité à ne pas dépasser, et d'éliminer les systèmes de gestion qui dépassent des seuils. Ensuite, parmi les systèmes restants, il est possible de les comparer sur la base d'indicateurs de compromis entre perte en biodiversité et revenu d'exploitation et de choisir ceux qui présentent les rapports les plus bas, comme proposé par Chaudhary *et al.* [339].

Ce type d'évaluation quantitative combinant rendement économique et impact sur la biodiversité de différents systèmes d'exploitation forestière alimente le débat entre convertir de vastes étendues de forêts naturelles en régimes relativement bénins pour la biodiversité (ex. les techniques d'exploitation forestière à faible impact¹²¹) ou convertir de faibles étendues en systèmes de production intensif (plantations de bois d'œuvre), c'est-à-dire choisir entre une stratégie de partage ou de spécialisation des terres (*land sharing vs land sparing*, cf. § 3.5.2).

3.2.3 Mode de traitement sylvicole

La gestion durable consiste à identifier les systèmes de gestion les plus défavorables à la biodiversité et ceux qui le sont moins, dans l'idée de promouvoir les systèmes les plus respectueux (ou du moins les moins pénalisants), et d'abandonner ou d'améliorer à terme ceux qui ne le sont pas. Ainsi, certaines pratiques sont

vivement critiquées par les associations environnementales, le public et certains scientifiques : c'est le cas des phases de récolte finale des peuplements, qui dans certains cas sont réalisées par grandes coupes rases, considérées comme néfastes pour la biodiversité [339, 344, 345]. Cependant, la réponse à long terme de la biodiversité aux coupes et l'organisation spatiale des classes d'âge (qui découlent de la planification forestière de ces coupes de régénération à l'échelle du paysage) ne sont pas toujours bien prises en compte. De même, choisir les modes de traitement les plus respectueux de la biodiversité a fait l'objet de vifs débats chez les sylviculteurs et oppose depuis longtemps les partisans de la futaie régulière aux promoteurs de la futaie irrégulière (Figure 15b).

L'avantage présumé de la futaie irrégulière repose sur l'hypothèse qu'une gestion qui s'écarte trop de la composition et de la structure des peuplements naturels est préjudiciable à la biodiversité [346]. Sont donc visées les futaies régulières monospécifiques et surtout les plantations, systèmes simplifiés et artificiels, qui sont proches des modèles agricoles à fort rendement¹²⁶. Toutefois, la futaie irrégulière ne reproduit pas non plus toute la dynamique d'une forêt naturelle, qui se caractérise par une alternance de phases de régularisation et d'irrégularisation (cf. § 3.1.4). L'avantage de la futaie irrégulière comme système le plus favorable à la biodiversité reste donc débattu, y compris parmi les scientifiques [347-352].

Ces deux modes de traitement se différencient par le grain spatial des coupes de régénération, faible pour la futaie irrégulière et large pour la futaie régulière [348, 353]. Le grain spatial des coupes en futaie irrégulière favorise une grande diversité de microhabitats et de niches en limitant la concurrence intraspécifique ; cf. hypothèse du lien positif entre hétérogénéité et diversité au § 3.4.4 [354, 355]. Cependant, la relation positive entre hétérogénéité et diversité n'est pas systématique et un compromis pourrait exister entre la surface d'habitat et l'hétérogénéité à une échelle locale [356, 357]. L'hypothèse du compromis entre surface d'habitat et hétérogénéité (*area-heterogeneity-tradeoff hypothesis*) suggère que l'hétérogénéité des ressources et la disponibilité en ressources sont corrélées négativement. Une baisse de la disponibilité en ressources (*via* la surface d'habitat) peut réduire la taille des populations locales et augmenter la probabilité des extinctions locales.

À plus large échelle spatiale, la relation hétérogénéité-diversité peut continuer de s'appliquer [357]. Dans un paysage forestier aménagé (et en faisant l'hypothèse que tous les peuplements forestiers sont de même taille), l'hétérogénéité est due à des peuplements forestiers qui diffèrent en âge ou en composition en essences, chacun fournissant des ressources spécifiques favorisant des communautés différentes. Ainsi, un paysage forestier plus diversifié devrait conduire à une diversité régionale plus forte. Pour la futaie régulière, cependant, l'hétérogénéité à l'échelle paysagère peut promouvoir la biodiversité, mais à condition que les espèces soient capables : (1) de supporter les conditions environnementales défavorables au moment de la coupe finale (coupe rase ou coupe de régénération) et (2) de coloniser les habitats qui se développent au fil du temps. En particulier, les espèces spécialistes forestières à faible capacité de dispersion pourraient ne pas être en mesure de passer ces deux filtres.

Les deux modes de traitement peuvent avoir une influence sur la biodiversité de trois manières différentes [351]. En premier lieu, si l'hétérogénéité est le moteur de la biodiversité à l'échelle locale et à l'échelle du paysage, l'effet de la gestion forestière sur la biodiversité devrait varier en fonction du grain spatial. Les futaies irrégulières résultant d'une gestion à grain fin devraient présenter une plus grande diversité à l'échelle du peuplement (diversité α), tandis que la diversité à l'échelle du paysage (diversité γ) et entre les peuplements (diversité β) devrait être plus élevée en futaie régulière. L'ampleur et la direction de l'effet de la gestion forestière devrait varier selon l'échelle spatiale [358].

Deuxièmement, si l'hétérogénéité joue sur la biodiversité uniquement à une échelle locale, la diversité α devrait être supérieure en futaie irrégulière et la diversité β équivalente en futaie régulière et en futaie irrégulière, ce qui devrait se traduire par une plus grande diversité γ en futaie irrégulière.

¹²⁶ Ils sont d'ailleurs assimilés par certains à des champs d'arbres.

Troisièmement, si l'hétérogénéité n'est le moteur de la biodiversité qu'à large échelle, la diversité α à l'échelle du peuplement devrait être égale entre futaie irrégulière et futaie régulière, et une diversité β plus élevée entre peuplements de futaie régulière devrait favoriser la diversité γ pour la futaie régulière.

Une synthèse bibliographique de 76 études comparant les effets de ces deux modes de traitement sur plusieurs groupes taxonomiques (oiseaux, bryophytes, herbacées et arbustes, arbres, reptiles, invertébrés, mammifères) et processus écologiques (carbone, sol, éléments structurels) n'indique pas un avantage déterminant d'un mode de traitement sur l'autre [350] : sur les 99 comparaisons élémentaires de propriétés ou de processus analysés¹²⁷, une majorité de cas ($n=60$) ne montrent aucun avantage d'un mode sur l'autre, 16 cas montrent clairement que la futaie irrégulière améliore les paramètres évalués, et 23 cas montrent un avantage de la futaie régulière. Cette synthèse met en évidence à la fois les avantages et les inconvénients de chaque type de sylviculture en termes d'impacts écologiques. Elles montrent que les impacts dépendent à la fois de l'échelle et des organismes. Ainsi, la futaie régulière favorise davantage la diversité α des arbres et des espèces végétales, et maintient des essences plus héliophiles, à l'échelle du peuplement, que la futaie irrégulière. D'un autre côté, les coupes rases liées à la futaie régulière réduisent le nombre de champignons mycorhiziens [359], de lichens et de bryophytes [3], affectent l'intégrité du sol [360] et le ruissellement des eaux de surface [361]. Les réponses à la futaie régulière et irrégulière peuvent également être spécifiques à une espèce au sein d'un même taxon [350].

Une autre revue bibliographique sur les différences de richesse spécifique et d'abondance entre forêts équiennes, inéquiennes et forêts naturelles mais portant uniquement sur les forêts boréales¹²⁸ [352] concluent que les forêts moins perturbées (inéquiennes et équiennes matures) abritent plus d'espèces forestières que les jeunes forêts équiennes (<80 ans), avec une différence marginalement significative pour les forêts équiennes matures (>80 ans). De plus, les forêts inéquiennes possèdent un nombre similaire d'espèces et d'individus que les forêts naturelles, tandis que les forêts équiennes hébergent moins d'espèces que les forêts naturelles. La richesse spécifique et l'abondance des espèces de milieu ouvert sont plus élevées dans les jeunes forêts équiennes et les forêts ayant fait l'objet d'une exploitation de rétention.

Les revues bibliographiques soulignent les difficultés méthodologiques pour comparer de façon rigoureuse les deux modes de traitement [347, 350]. Par exemple, dans la synthèse de Nolet *et al.* [350], une part importante des études analysées ne prend en considération ni les variations temporelles (44 études sur 76) ni les variations spatiales dans leur approche, c'est-à-dire qu'elles se contentent de comparer les deux systèmes à l'échelle de la parcelle et non du paysage (54 sur 76) ; seules 17 études sur 76 intègrent à la fois les échelles de temps et d'espace dans leur comparaison, ce qui limite fortement la qualité des comparaisons. En effet, même si les caractéristiques et la composition des peuplements se reconstituent au cours du cycle, la plupart des comparaisons sont faites à un seul moment. Une comparaison complète implique d'évaluer les effets de la coupe au cours d'une rotation complète pour les peuplements équiennes (entre 80 et 200 ans selon les essences) et sur une période équivalente pour les peuplements inéquiennes, couvrant plusieurs cycles de coupe (3-5 cycles) [362]. De plus, très peu d'études raisonnent les impacts écologiques à volume de bois récolté égal, sachant que pour récolter le même volume de bois, la surface concernée en futaie irrégulière est bien supérieure¹²⁹ à celle en futaie régulière [350]. Enfin, évaluer les effets cumulés de l'application de l'un ou l'autre traitement à l'échelle d'un paysage reste une tâche ardue, à la fois pour des raisons économiques et logistiques [350].

A côté des futaies régulières et irrégulières, d'autres modes de gestion, souvent hérités d'anciennes pratiques aujourd'hui largement abandonnés, peuvent être présents dans les paysages forestiers, comme le système du taillis et du taillis-sous-futaie, convertis depuis plus d'un siècle en futaie régulière ou irrégulière

¹²⁷ Comme dans toute méta-analyse, une étude peut avoir évalué plus d'une propriété ou d'un processus.

¹²⁸ Cette méta-analyse est basée sur 88 articles représentant 547 cas d'études. Les taxons les plus représentés sont les arthropodes, les plantes vasculaires, les bryophytes, les champignons et les lichens.

¹²⁹ 3 à 5 fois, en supposant une productivité équivalente entre systèmes [350].

pour produire davantage de bois d'œuvre (Figure 15b). Le passage progressif d'un mode de gestion à l'autre correspond à un changement du régime de perturbations créé par les coupes et à une modification graduelle de la structure et de la composition en essences des peuplements. Étant donné la surface des peuplements concernés, l'évaluation de l'impact de ces changements sylvicoles sur la biodiversité est un enjeu important, avec l'hypothèse qu'une partie de la biodiversité pourrait être adaptée à ces anciens modes de gestion et être impactée négativement à terme par ces changements sylvicoles (cf. § 4.1.8).

En considérant qu'un régime de perturbations à petite échelle favorise la coexistence des espèces par la séparation des niches alors qu'un régime de perturbation à large échelle favorise plutôt les processus de colonisation-compétition, Bardat *et al.* [363] ont testé l'hypothèse selon laquelle l'hétérogénéité créée par la diversité des espèces ligneuses et la variabilité des âges des systèmes sylvicoles irréguliers (futaie irrégulière, taillis-sous-futaie) permettrait la coexistence de tous les groupes fonctionnels de bryophytes qui se distribuent le long du cycle sylvicole de la futaie régulière. Pourtant, les résultats obtenus dans des hêtraies normandes et picardes ne confirment pas l'hypothèse que les systèmes irréguliers incluent tous les groupes fonctionnels de bryophytes corticoles. Au cours du cycle sylvicole de futaie régulière, l'âge du peuplement et l'ouverture du couvert sont les principaux facteurs écologiques influençant les assemblages de bryophytes corticoles. Les vieux peuplements de futaie régulière à faible couvert forestier contiennent tous les groupes fonctionnels de bryophytes corticoles, avec une prépondérance d'espèces de fin de succession et très sciaphiles. Bien que les mêmes groupes fonctionnels soient présents dans le taillis-sous-futaie ou la futaie irrégulière que dans la futaie régulière, les assemblages de bryophytes partagent les mêmes caractéristiques de composition et de structure que celles des stades jeunes et intermédiaires de futaie régulière, mais taillis-sous-futaie et futaie irrégulière restent distants du stade adulte de la futaie régulière (140-170 ans). Cela indique que les processus de succession ne sont pas maintenus par ces deux types de gestion et qu'ils restent moins favorables aux espèces très sciaphiles de fin de succession que le stade le plus âgé de la futaie régulière [363]. Néanmoins, selon les auteurs, même si la futaie régulière possède un avantage sur les deux autres modes de traitement, la durée du cycle sylvicole en futaie régulière de hêtre (env. 170 ans) reste encore insuffisante pour accueillir des espèces de forêts matures (qui ont 300 à 400 ans de plus), comme on peut l'observer dans la réserve naturelle de Fontainebleau (France).

Pour compléter cet état de l'art, nous proposons au § 4.1.5 un exemple d'analyse des effets du passage progressif d'un système de taillis-sous-futaie à la futaie régulière sur la diversité multi-taxonomique en chênaie de plaine.

Malgré ces nombreuses limites méthodologiques, les synthèses comparant les différences de biodiversité entre modes de traitement concluent que plusieurs modes de traitement sont nécessaires pour avoir un plus grand nombre d'impacts positifs sur le fonctionnement et la biodiversité des forêts [350, 352] et sur l'importance de la relation hétérogénéité-diversité à différentes échelles spatiales [351]. Elles soulignent aussi que certains groupes taxonomiques sont toujours défavorisés par les coupes quel que soit le type de traitement [364-366], ce qui implique de maintenir aussi des zones protégées sans exploitation [350] (cf. § 3.2.2).

3.2.4 Composition en essences du peuplement

En complément du mode de traitement, un des choix fondamentaux du forestier réside dans le choix de l'essence ou des essences objectif(s) au niveau de la parcelle forestière. Ce choix est en général établi en tenant compte de l'autécologie des essences et des potentialités de la parcelle. Cette démarche *a priori* rationnelle a en réalité donné lieu en France à des vagues de plantations résineuses dès la fin du 19^{ème} siècle dans quelques régions, puis de façon assez généralisée après la Seconde Guerre Mondiale avec le rôle catalyseur du Fonds Forestier National [367], et enfin par une préférence pour les essences feuillues aujourd'hui. L'essence ou les essences présentes ont des effets reconnus sur le fonctionnement de l'écosystème forestier [114, 368]. Une littérature de plus en plus fournie a cherché à analyser dans quelle mesure le choix de l'essence impacte la

biodiversité et si la supériorité des feuillus sur les résineux et celle des peuplements mélangés sur les peuplements purs sont des règles générales.

Les peuplements forestiers mélangés sont considérés comme un moyen de mieux concilier les objectifs écologiques et la productivité, par rapport aux peuplements monospécifiques. Les bénéfices attendus concernent non seulement l'amélioration de la biodiversité [114, 369-371], mais aussi d'autres propriétés de l'écosystème : amélioration de la productivité des peuplements [372, 373], consommation d'eau plus efficace [374] ou plus forte résistance à la sécheresse [375], meilleures propriétés du sol [376] et plus forte résistance aux attaques de pathogènes [377, 378].

Néanmoins, les peuplements mélangés ne sont pas toujours supérieurs aux peuplements purs, car les effets dépendent des conditions écologiques [379, 380] ou de la composition en essences du mélange [36, 381-383] et varient selon les groupes taxonomiques ou écologiques étudiés : diversité des acariens oribatides [384], biomasse de la microfaune du sol [385], arthropodes [386], plantes vasculaires [379], plantes vasculaires et biomasse des bryophytes terricoles [387], organismes du sol [369], faune du sol [388] ou communautés d'oiseaux [369, 389].

Même si les règles énoncées ci-dessus¹³⁰ sont globalement vérifiées [20], la question de l'effet de la composition en essences sur la biodiversité est complexe : ainsi, de nombreux travaux montrent que la composition spécifique et fonctionnelle des communautés peut être différente : (1) entre peuplements dominés par des essences différentes¹³¹ et (2) entre peuplements purs et peuplements mélangés (Figure 15c) [369, 390].

Deux exemples de l'effet de la composition en essences et du mélange d'essences sur la biodiversité sont présentés dans le bilan des travaux (cf. § 4.1.2 et 4.1.3).

3.2.5 Changements climatiques, stockage de carbone, biodiversité et services écosystémiques : quelle gestion durable des forêts ?

Les forêts fournissent de nombreux services écosystémiques fondamentaux pour les sociétés humaines et jouent un rôle essentiel dans l'atténuation du changement climatique, mais elles sont d'ores et déjà impactées par les changements climatiques et vont l'être encore plus dans les décennies à venir, notamment en termes de distribution des essences forestières [391]. Face à une augmentation probable des événements climatiques extrêmes (sécheresse, vent) et des risques sanitaires [392], les forêts pourront être marquées par des épisodes de dépérissements, très négatifs pour la filière économique, la protection contre les risques naturels et la biodiversité [133, 393]. Un réchauffement important pourrait altérer considérablement le puits de carbone forestier par l'augmentation de la fréquence des épisodes de sécheresse, comme cela a été observé lors de la sécheresse de 2003, année où le puits de carbone forestier s'est transformé en source [394]. Assurer la conservation et la gestion durable des forêts est donc essentiel pour relever deux des défis majeurs actuels : la perte de biodiversité et les changements climatiques [391].

3.2.5.1 Forêt et stockage de carbone face aux changements climatiques

La transition vers une économie neutre sur le plan climatique d'ici 2050 est l'un des principaux objectifs de l'Europe pour atténuer les effets du changement climatique [395]. Les forêts jouent un rôle majeur dans cet objectif car elles constituent un puits de carbone terrestre. L'article 5.1 de l'Accord de Paris prévoit de préserver ou de renforcer les puits de carbone naturels comme les forêts. Selon le GIEC/IPCC, 1 m³ de bois stocke environ 1 tCO₂¹³², soit en moyenne 0,273 tC¹³³. Ce stockage se prolonge jusqu'à la décomposition du bois ou à sa combustion. Les forêts européennes absorbent chaque année environ 10% des émissions de gaz à

¹³⁰ Supériorité des feuillus sur les résineux et supériorité des peuplements mélangés sur les peuplements purs.

¹³¹ Qu'elles soient feuillues ou résineuses.

¹³² La production d'un m³ de bois correspond à 1tCO₂ capté, mais 730 kilos environ sont rejetés sous forme d'oxygène tandis que 270 kilos de carbone sont stockés. La teneur en carbone d'un 1 m³ de bois varie en fonction de la densité du bois et de la concentration du bois en carbone. Au final, 1 m³ de bois contient environ 50% de carbone.

¹³³ Le coefficient pour convertir le CO₂ en C est de 0,273 (rapport des masses moléculaires entre CO₂ et C).

effet de serre ^[396], avec cependant des signes de ralentissement de leur capacité de stockage ^[397], après des décennies d'augmentation ^[398-401]. En effet, si les écosystèmes continuent d'absorber une part des émissions de CO₂, cette capacité n'est pas assurée à l'avenir car le fonctionnement de ces écosystèmes sera de plus en plus modifié par les changements climatiques ^[133, 402]. Une modélisation de l'efficacité de la séquestration du carbone ¹³⁴ des forêts européennes a montré qu'indépendamment de l'évolution de puits, le secteur forestier dans son ensemble devrait rester un absorbeur net de carbone dans 99% des simulations à un horizon de 100 ans, même si dans 25% des simulations, les forêts elles-mêmes deviennent des sources ^[403]. Cette étude insiste sur le fait que l'on néglige souvent de considérer, dans le débat sur la meilleure stratégie de gestion forestière pour réduire l'augmentation de la concentration de CO₂ dans l'atmosphère, si le changement climatique maintiendra le puits forestier actuel ou le transformera en source de carbone.

3.2.5.2 Substitution et bois-énergie

En plus de stocker du carbone dans les écosystèmes forestiers (bois vivant et bois mort), le bois joue un rôle dans le bilan carbone à travers trois autres processus ^[404] : (1) la séquestration de carbone des produits forestiers utilisés en menuiserie et dans la construction ^[405], (2) la substitution par le bois d'autres matériaux (béton, acier, aluminium), très consommateurs d'énergie fossile et dont la production a des impacts environnementaux importants, et (3) l'utilisation de la biomasse comme source d'énergie pour éviter des émissions de CO₂ d'origine fossile (charbon, gaz, pétrole) (Figure 17). Ces différentes composantes sont reconnues et prises en compte dans les bilans d'émission de GES du secteur UTCATF ou LULUCF¹³⁵ pour atteindre les objectifs nationaux et internationaux qui visent la neutralité carbone d'ici 2050 ^[406]. Enfin, au niveau national, l'utilisation des ressources forestières sur nos territoires promu par le Plan National Forêt Bois peut aussi permettre de dynamiser les filières d'économie locale ¹³⁶ et d'éviter les impacts de la déforestation importée ¹³⁷ ^[407].

Soutenir une vision climatiquement neutre des produits forestiers devrait augmenter la demande de bois et d'autres biomasses ligneuses pour remplacer les énergies fossiles et les produits non ligneux ^[408]. En France, depuis le *Grenelle Environnement*, la question des changements climatiques et du stockage de carbone a donné un nouvel élan aux professionnels et gestionnaires forestiers, avec le soutien du Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, pour accroître les prélèvements de bois dans la forêt française, avec un objectif chiffré de mobilisation supplémentaire de +12 M m³ à l'horizon 2026 (objectifs du PNFB 2016-2026). Issues de la Loi pour la transition énergétique et la croissance verte (LTECV¹³⁸), plusieurs politiques publiques fixent un cadre favorable au développement de cette filière : la Stratégie nationale bas carbone, adoptée fin 2015, prévoit le développement du bois d'ici 2030 pour décarboner l'économie.

¹³⁴ Dans cette étude, le bilan carbone du secteur forestier inclut le carbone séquestré à la fois dans la forêt et dans les écosystèmes forestiers et dans les produits forestiers et la substitution. Par convention, l'efficacité de la séquestration du carbone est le ratio entre la somme (production nette du biome [bilan entre entrées et sorties de carbone] + pool de carbone des produits forestiers + émissions de carbone évitées par la substitution) et la production primaire nette (PPN). Le bilan carbone de l'ensemble du secteur forestier européen peut être calculé comme le produit (PPN totale des forêts x efficacité de la séquestration). L'efficacité de la séquestration du secteur forestier représente la part de carbone séquestré dans le secteur forestier par unité de PPN. En d'autres termes, si l'efficacité de la séquestration est égale à 0,23, cela signifie que pour chaque gramme de carbone utilisé pour la production de biomasse dans l'écosystème forestier, 0,23 g de carbone sera séquestré dans le secteur forestier, et ne finira donc pas dans l'atmosphère. La sensibilité de l'efficacité de la séquestration a été quantifiée en faisant varier les paramètres tout au long de la chaîne de croissance des peuplements et de transformation du bois : environnement et changement climatique, intensité de la récolte, longueur des rotations, fraction des résidus de récolte laissés sur place et efficacité de la substitution.

¹³⁵ Utilisation des terres, du changement d'affectation des terres et de la foresterie (UTCATF) ou *Land Use, Land Use Change and Forestry*.

¹³⁶ Selon le Plan National Forêt Bois 2016-2026 (<https://agriculture.gouv.fr/le-programme-national-de-la-foret-et-du-bois-2016-2026>), la filière forêt-bois représente environ 440 000 emplois en France dont 30 000 emplois directs (sylviculture, exploitation forestière). Elle réalise près de 60 milliards € de CA en France mais pâtit pourtant d'un déficit commercial chronique d'environ 6 milliards €/an.

¹³⁷ Cela dit, cet argument n'est qu'en partie valable, car une large part de la déforestation est liée au défrichement pour l'agriculture dans les pays de la zone inter-tropicale et non pas à l'exploitation du bois, qui elle ne conduit pas obligatoirement à la déforestation.

¹³⁸ Loi n°2015-992 du 17 août 2015

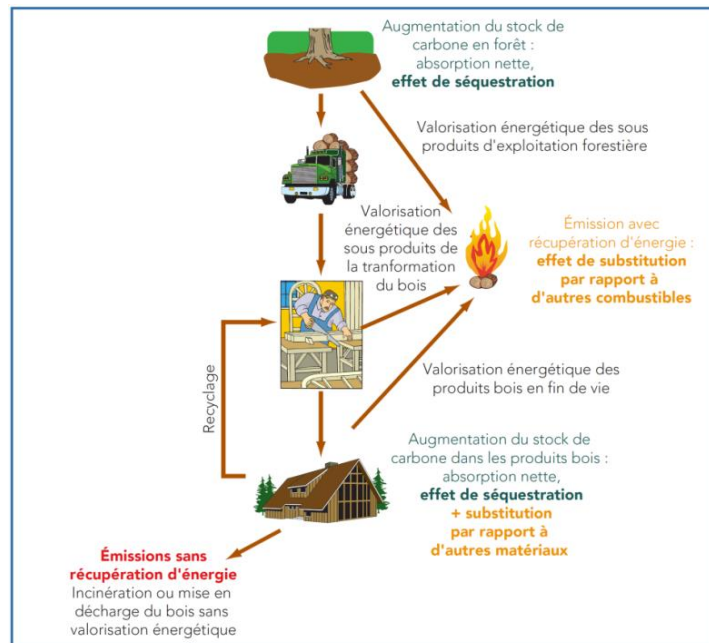


Figure 17. Les différents processus de séquestration et de substitution de carbone suite à la croissance du peuplement forestier et à l'utilisation des produits bois. Tiré de Chenost et Rubio [409].

La Stratégie nationale des ressources et la Programmation pluriannuelle de l'énergie envisagent un développement maîtrisé du bois énergie d'ici 2023¹³⁹, avec notamment plusieurs projets de centrales à biomasse sur le territoire¹⁴⁰.

Toutefois, dans la mesure où les soldes commerciaux de la filière bois sont particulièrement négatifs pour les produits à forte valeur ajoutée (ameublement, sciages, charpentes et menuiseries, autres produits bois), il semblerait préférable, pour parvenir à rééquilibrer la balance commerciale de la filière bois française, de transformer mieux – c'est à dire de créer de la valeur ajoutée sur la seconde transformation et au-delà¹⁴¹ – plutôt que d'exploiter plus [410].

Miser uniquement sur la substitution (utiliser le bois à la place d'autres matériaux) pour réduire les émissions de CO₂ d'origine fossile n'est pas la seule stratégie, car d'autres possibilités existent pour augmenter la valeur carbone des forêts [410] : (1) optimiser le stock de carbone du capital sur pied, (2) maximiser l'accroissement (dérivée du stock de carbone) et donc la vitesse d'assimilation du carbone dans le capital sur pied et (3) maximiser l'augmentation de l'accroissement (dérivée seconde du stock de carbone). Améliorer les flux (points 2 et 3) repose sur la plantation d'essences plus productives et sur l'amélioration de la résistance des peuplements à la sécheresse et aux tempêtes [411]. Naturellement, les différentes composantes du problème (séquestration vs substitution, stock vs flux) peuvent être combinées [411], mais sans perdre de vue que, à surface forestière constante, stocker du bois en forêt et exploiter le bois sont deux stratégies antinomiques [412].

Concernant l'utilisation du bois comme matériau, la question est de déterminer l'efficacité de la substitution d'autres matériaux par le bois, *via* l'évitement d'émissions de GES et la constitution d'un réservoir de carbone qui persiste le temps de l'utilisation du matériau bois. Mais il faut d'abord rappeler que la durée de vie des

¹³⁹ Les objectifs nationaux français de production d'énergie à partir de la biomasse forestière prévoient une augmentation de 9,7 Mtep* en 2015 à 11,6-12,4 Mtep par an en 2026 (PNFB 2016-2026), soit une hausse relative de 19 à 27%. *tep = tonnes équivalent pétrole.

¹⁴⁰ Issues de la reconversion d'anciennes centrales à charbon (Gardanne et Cordemais).

¹⁴¹ Comme proposé d'ailleurs dans le PNFB 2016-2026 : "réduire le déficit commercial à travers le rapatriement de la valeur ajoutée sur le territoire, notamment dans les scieries et la construction".

produits forestiers est en moyenne assez courte¹⁴² [413]. On considère que l'utilisation d'1 m³ de bois dans le secteur de la construction permet d'éviter les émissions de 0,8 tCO₂ (soit 0,22 tC) [409, 414]. Le taux de rentabilité de la substitution par le bois d'autres matériaux se situerait donc à 0,22 (en tC évitées par m³ de bois) [410]. De plus, l'utilisation du bois en construction permet de constituer un réservoir de carbone pour la durée de vie du bâtiment de 0,9 t de CO₂/m³ de bois utilisé (soit 0,25 tC). Cependant, les coefficients de substitution sont marqués par une grande incertitude, du fait de la difficulté à prévoir les modes d'usage du bois et les usages de références [415, 416], mais aussi à modéliser les cycles et les émissions générées par la récolte et la transformation des matières premières [417]. Au final, le bilan carbone dépend de nombreux paramètres et varie selon l'horizon temporel considéré dans les modélisations [418].

Concernant le bois comme source d'énergie, la question de l'efficacité de la substitution se pose : les résultats des études concernant le gain de carbone apporté par la substitution des énergies fossiles par le bois sont très difficiles à synthétiser, mais le concept de "neutralité carbone", qui justifie l'utilisation énergétique du bois, reste largement débattu [419-421]. Le taux de substitution, qui correspond aux émissions de CO₂ évitées par tonne de bois énergie utilisée, varie entre 0,7 et 2,9 tCO₂ par tonne de matière sèche bois selon les combustibles et les usages¹⁴³ [409]. Ces chiffres, une fois convertis en équivalent tC évités par tC de bois sec varie de 0,38 à 1,58 tC évités pour 1 tC bois énergie utilisée¹⁴⁴, ce qui fait un rendement supérieur ou inférieur à celui du bois sec selon le type de combustible. D'autres calculs indiquent un taux de rentabilité de la substitution d'autres énergies par le bois de 0,16 tC par m³ de bois [414], soit inférieur à celui de la substitution d'autres matériaux par le bois [410]. Selon Leturcq [423], la combustion du bois libère par unité d'énergie rendue une quantité de carbone plus importante que celle émise par une énergie fossile, en raison d'un rendement énergétique plus faible¹⁴⁵. De plus, l'extraction des combustibles non renouvelables émet plus de CO₂ que l'extraction du bois, mais la prise en compte des émissions amont ne parvient pas à donner un avantage au bois [423, 424]. Un point important est que le CO₂ émis par la combustion de biomasse est chimiquement identique à celle émis par une source fossile [412] et devrait donc être comptabilisé en émissions [420, 424-426]. Si le stock se reconstitue plus vite avec le bois, l'effet de la coupe ne sera nul que si le CO₂ émis est immédiatement recapté par un surcroît de photosynthèse entraîné par la récolte du bois. Or, l'exploitation forestière a un effet dépressif sur la production, temporaire en cas d'éclaircie et de plusieurs décennies en cas de coupe rase [417]. La neutralité n'est donc pas immédiate et il faut prendre en compte la perte de séquestration de carbone que les arbres auraient pu continuer à réaliser s'ils n'avaient pas été coupés [420, 427]. Ces variations de flux de carbone doivent être intégrées dans les coefficients de substitution [418], mais ce n'est généralement pas le cas. Contrairement aux déchets bois, plusieurs études montrent que la récolte de bois supplémentaire dans le seul but de le brûler est susceptible d'accroître le carbone dans l'atmosphère pendant des décennies, voire des siècles [428-435]. Une étude dédiée au bilan carbone de la filière bois en France pour remplir les objectifs de production de bioénergie [436] ne parvient pas à trouver de solution sylvicole pour améliorer le bilan carbone du secteur forestier d'ici 2040 tout en respectant les objectifs énergétiques. Quel que soit le scénario d'intensification modélisé, la dette carbone contractée lors d'une augmentation de la récolte ne sera remboursée par la substitution qu'entre 2060 et 2080, soit au-delà du seuil de 2040 fixé par les engagements

¹⁴² La durée de vie apparente des produits bois (qui tient compte à la fois de la durée de vie du produit fini relativement au volume utilisé et de la durée de vie des pertes) est beaucoup plus courte que la durée de vie du produit fini (durée en années) : bois énergie : 1,6 ; papiers/cartons : 2,4 ; panneaux/emballages : 3,9 ; construction : 9,1 ; ameublement : 8,5 [413].

¹⁴³ Ces chiffres prennent en compte le carbone émis pour le conditionnement et l'approvisionnement du produit bois, le rendement de conversion en énergie, le carbone qui aurait été émis pour le conditionnement et l'approvisionnement du combustible fossile substitué, le rendement prévu de conversion en énergie de ce combustible fossile et le carbone qui aurait été émis par la combustion du combustible fossile [409].

¹⁴⁴ En prenant comme facteur de conversion 1 t de bois sec = 0,5 tC [422], et pour convertir 1 tCO₂ en tC le facteur 0,273, on peut comparer les différents combustibles en tC évité pour 0,5 tC de bois sec.

¹⁴⁵ Selon [412], le bois émet 101,9 gCO₂/Mj, contre 96,3 pour le charbon, 73,2 pour le fioul et seulement 56,4 pour le gaz naturel. Seules les caractéristiques intrinsèques sont prises en compte, abstraction faite de l'énergie et des émissions liées à l'exploitation, au transport, à la transformation, au conditionnement et à la distribution des divers combustibles. Selon les auteurs, les chiffres indiqués se trouveraient tous modifiés par ces données extrinsèques (de 10 à 20%), mais sans bouleverser le classement.

politiques. Au final, la substitution par l'utilisation du bois énergie semble être peu intéressante vis-à-vis du bilan carbone.

3.2.5.3 Stockage de carbone dans les sols forestiers

En complément du carbone contenu dans le bois, le carbone contenu dans les sols forestiers joue un rôle essentiel dans le bilan carbone ^[437-440]. En effet, la quantité de carbone stockée dans le premier mètre des sols forestiers représente près de la moitié du stock total, le reste étant stocké dans la biomasse (partie aérienne et souterraine) ^[440, 441]. La quantité de carbone stockée dans le sol diminue après une coupe rase en moyenne de 8 à 11% avec des réductions les plus élevées (-30%) dans les horizons organiques ^[439, 441-443], du fait de l'exportation de matière mais aussi de la minéralisation de la matière organique du sol ^[440]. La perte de C est assez importante (-18%) dans les horizons profonds (60 à 100 cm), et a longtemps été sous-estimée car moins étudiée ^[443]. La réduction du stock de carbone dans le sol augmente avec l'intensité de l'exploitation, avec un impact très fort de l'exploitation des rémanents d'exploitation par rapport à des coupes conventionnelles ^[439-441]. Ceci pourrait même générer un transfert de carbone du sol forestier vers l'atmosphère et neutraliser en partie le rôle de puits de carbone joué par les forêts européennes ^[439]. De plus, une plantation a un effet défavorable sur le stock de carbone du sol par rapport à une régénération naturelle ^[441]. De même, la préparation mécanisée du site a aussi un effet défavorable sur le stock de carbone du sol ^[441]. Enfin, après une coupe rase, il faut au minimum attendre 10 à 50 ans selon les essences et les types de sols pour que le stock de carbone du sol revienne à son état d'avant coupe ^{146 [439, 442, 443, 445]}. Ces chiffres suggèrent qu'une durée de cycle sylvicole inférieure à ces valeurs conduiraient ces peuplements à devenir des sources de carbone, et de plus en plus importantes en considérant des pas de temps incluant plusieurs cycles ^[444]. Néanmoins, les effets du mode de traitement, de la structure d'âge des peuplements ou de la durée des rotations sur le stock de carbone sont encore mal connus ^[441].

3.2.5.4 Quelle stratégie de stockage de carbone ?

Une autre composante du problème pour définir une stratégie optimale de stockage de carbone est la taille du réservoir forestier, indépendamment des flux entrants et sortants. Même si la capacité de stockage montre d'ores et déjà des signes de ralentissement et n'est pas assurée de se maintenir avec les changements climatiques, les quantités de carbone stockées dans les peuplements gérés sont potentiellement bien plus faibles que celles présentes dans les forêts primaires ou les forêts matures en libre évolution ^[446-450], et notamment dans le sol ^[410].

L'option qui consisterait à miser plutôt sur le stockage de carbone en forêt, en augmentant les âges d'exploitabilité est sans doute le moyen le plus rapide pour accroître la fonction de puits de carbone des forêts européennes ^[450-452]. Néanmoins, même si le temps pour atteindre un niveau maximal est assez long, une fois atteint, le stock ne croît plus et la probabilité qu'il diminue augmente fortement. Par conséquent, les peuplements forestiers très matures pourraient donc devenir des sources. De plus, même si la capacité d'accumulation de carbone augmente de façon continue avec la taille des arbres ^[453], la productivité diminue avec l'âge du peuplement dans les forêts équiennes ^[454], simplement en raison de la mortalité et de la diminution de la densité des arbres ^[455]. A première vue, il paraît logique que l'âge d'exploitabilité du peuplement¹⁴⁷, que les sylviculteurs connaissent et appliquent depuis longtemps en futaie régulière, corresponde à la durée pour optimiser la vitesse de stockage de carbone dans les peuplements équiennes. Mais c'est oublier le rôle joué par la nécromasse et le compartiment sol. Le volume de nécromasse (bois mort, arbres morts), très important dans une forêt mature en libre évolution, constitue un apport de carbone conséquent vers le compartiment sol, qui n'a subi que peu de perturbations altérant son fonctionnement ^[410].

¹⁴⁶ Plusieurs centaines d'années pour certains peuplements des régions boréales, entre 8 et 60 ans après la récolte pour une coupe rase ^[438] ; entre 20 et 30 après une récolte ^[444].

¹⁴⁷ L'âge d'exploitabilité optimal pour un peuplement équienne correspond à l'âge où l'accroissement annuel moyen (quotient du volume par le nombre d'années nécessaire pour le produire) atteint sa valeur maximale.

A l'opposé de la stratégie de stockage de carbone en forêt, l'autre stratégie qui consiste à hausser le niveau des prélèvements en forêt doit d'abord évaluer les possibilités de récolte supplémentaire sans risquer une dégradation de la ressource forestière. Les statistiques sur l'exploitation de la ressource en bois indiquent que des marges de manœuvre dans le niveau de prélèvement existent puisque le volume total de bois exploité annuellement en Europe en 2015 représente 73% de l'accroissement biologique annuel, et même 60% dans le cas de la France¹⁴⁸ [396]. Derrière cette statistique globale, l'âge moyen des arbres ou des peuplements n'est pas précisé, alors qu'il est globalement peu élevé (≈ 65 ans), et en régression depuis 1950¹⁴⁹ [456]. De plus, dans le cadre de la gestion durable de la forêt, le volume total de bois sur pied est moins débattu que le taux de prélèvement de l'accroissement biologique annuel de la forêt. Pourtant, il est possible de modifier la dynamique du système forestier pour avoir à terme une même part de prélèvement de l'accroissement biologique annuel avec un stock de bois sur pied très inférieur, ou très supérieur. Le volume total de bois sur pied est globalement considéré comme une variable de contexte, avec une augmentation depuis 30 ans au niveau européen¹⁵⁰ [396] et 40 ans au niveau français¹⁵¹ [457], voire même depuis le début du 20^{ème} siècle [458]. Pourtant, cette évolution positive indique que la forêt joue bien son rôle de puits de carbone. Les causes de l'écart entre accroissement et prélèvement sont nombreuses¹⁵², une grosse part de l'accroissement du volume sur pied étant liée à l'augmentation de la surface forestière¹⁵³ [396], en particulier après la 2^{ème} Guerre Mondiale, et donc à la croissance de jeunes ou très jeunes peuplements [457]. Par ailleurs, il est légitime de se poser la question de l'état de référence : faut-il se référer à la surface et au volume de bois sur pied du début du 20^{ème} siècle, voire du début du 19^{ème} siècle, alors qu'il s'agit de la période du minimum forestier en France (cf. § 3.3.3), ou bien aux valeurs des périodes bien antérieures ? En ce début de 21^{ème} siècle, ne pourrait-on pas se contenter (et se réjouir) d'avoir retrouvé une surface forestière et un volume de bois sur pied sûrement proches de ceux du 12^{ème} ou du 15^{ème} siècle ?

Pour résumer, il est probable que la meilleure stratégie à adopter du point de vue de l'efficacité pour le stockage de carbone soit constituée d'une grosse part dédiée à la séquestration et d'une petite part dédiée à la substitution et à l'augmentation des flux. Cette stratégie permet d'une part de continuer à augmenter le stock de carbone en forêt, mais sans atteindre des stocks excessifs, tout en assurant la substitution par exploitation des forêts (mais en privilégiant le bois d'œuvre). Bien planifié, à long terme (*i.e.* en régime permanent) le prélèvement de bois en forêt permettrait à la fois de conserver le stock de carbone à un niveau élevé (et plus élevé qu'aujourd'hui) tout en dédiant une partie de la production biologique pour la substitution [460].

3.2.5.5 Vers une hausse des prélèvements de bois à l'échelle européenne ?

Le débat sur la stratégie forestière nationale s'est intensifié ces dernières années avec la publication de plusieurs études qui explorent différents scénarios de gestion [415, 418]. Le scénario actuellement retenu au niveau national par le MAA et le MTE est un scénario dynamique progressif¹⁵⁴ visant une augmentation des prélèvements en forêt pour maximiser le stockage de carbone dans les produits bois et la substitution par des énergies ou produits jugés moins émetteurs (PNFB 2016-2026). Il s'agit d'un scénario dans lequel les forêts à fort enjeu environnemental sont certes bien distinguées et sont nettement moins récoltées que les autres types

¹⁴⁸ Ce taux de prélèvement passerait à 65% en 2026 selon le PNFB 2016-2026.

¹⁴⁹ La proportion de forêts matures (>100 ans) a diminué de 26% en 1950 à 17% en 2010, et l'âge moyen en Europe a diminué de 67 à 60 ans, avec une variation importante entre pays.

¹⁵⁰ Au niveau de l'Europe, le volume de bois sur pied a augmenté de 50,4% entre 1990 et 2020 (+34900 M m³), soit une hausse annuelle de 1,37%/an (+347 M m³/an). En France, le volume de bois sur pied s'est accru dans des proportions assez similaires : +47% entre 1990 et 2020, soit une hausse annuelle de 1,3%/an (+32,6 M m³/an).

¹⁵¹ Ce travail indique une hausse de 35 M m³/an au cours des 40 dernières années (entre 1976 et 2014).

¹⁵² Augmentation des superficies forestières, augmentation de la productivité des forêts du fait des modes de gestion, des dépôts azotés, de l'augmentation de la concentration en CO₂ et de l'allongement des périodes de végétation [459].

¹⁵³ La surface forestière européenne s'est accrue de 9% entre 1990 et 2020 (+19,3 M ha), soit une hausse de 0,3%/an (+643000 ha/an). En France, la surface forestière a augmenté deux fois plus vite que la moyenne européenne : +19% entre 1990 et 2020 (+ 2,8 M ha), soit une hausse de 0,6%/an (+93900 ha/an).

¹⁵⁴ Le choix du scénario est issu du rapport sur les disponibilités forestières à horizon 2035 [461].

de forêt, mais qui ne vise pas à laisser vieillir les peuplements et accroître fortement la séquestration du carbone en forêt. Une proposition alternative émanant d'un collectif d'associations environnementales propose au contraire de maintenir le niveau de récolte de 2016, de laisser 25% de la surface de la forêt française en libre évolution (avec une garantie à long terme), de laisser vieillir les autres peuplements pour accroître la capacité de stockage de carbone en forêt, d'orienter la sylviculture vers la production de bois d'œuvre de qualité et de limiter l'utilisation de bois énergie aux seuls produits issus de l'exploitation et de la transformation du bois d'œuvre ^[417].

Les orientations stratégiques adoptées au niveau européen laissent envisager le risque d'un basculement vers une surexploitation des ressources forestières dans certains territoires (notamment à proximité des centrales à bois/biomasse), vers un engouement généralisé du bois de chauffage¹⁵⁵, et vers des pratiques d'exploitation mécanisée à l'échelle "industrielle", ce qui pourrait avoir un impact fort sur la fertilité des sols forestiers ^[462] et la biodiversité¹⁵⁶ ^[463-466].

A cet égard, l'article de Ceccherini *et al.* ^[177] alerte sur une augmentation importante de la surface forestière exploitée en Europe au cours de la dernière décennie¹⁵⁷ et souligne le besoin d'être très vigilant dans ce domaine. Cette publication a été cependant vivement contestée par d'autres scientifiques pour différentes raisons¹⁵⁸ ^[467, 468], en particulier parce que les auteurs ne prennent pas en compte le rôle de plus en plus important des perturbations naturelles (tempête, attaques d'insectes) en Europe ^[469]. Pour la France, une analyse approfondie des statistiques forestières ^[470] ne confirme pas la tendance observée par Ceccherini *et al.* ^[177]. Pour autant, les auteurs réfutent la plupart des critiques et insistent sur l'intérêt d'intégrer les données de télédétection à large échelle dans le suivi de la ressource forestière ^[471].

Les résultats de Ceccherini *et al.* ^[177] sont en partie corroborés par une autre étude portant sur les changements à l'échelle de l'Europe du régime des perturbations (d'origine naturelle ou anthropique) entre 1986 et 2016 ^[472] : cette étude indique un changement du taux de perturbation dans les forêts européennes, dû principalement à des changements de la fréquence des perturbations, et dans une moindre mesure à l'augmentation de la taille des perturbations.

Au final, ces résultats contradictoires et les débats qu'ils suscitent soulignent le besoin (1) de définir des objectifs du niveau de stock et de prélèvement souhaitable et (2) de disposer d'indicateurs de suivi (stock et prélèvements) les plus précis possible.

3.2.5.6 Conservation de la biodiversité et stockage de carbone : quelle synergie ?

Au-delà des réflexions sur la répartition entre séquestration et substitution, il est important de s'assurer de la synergie entre les deux objectifs de stockage de carbone et de conservation de la biodiversité attribués à la forêt ^[473, 474]. Si une biodiversité élevée et des stocks de carbone coïncident dans l'espace, alors la protection de forêts riches en carbone ou la gestion de forêts pour atteindre des stocks de carbone élevés coïnciderait avec ces deux objectifs de politique environnementale ^[474, 475]. Dans le cas contraire, et si l'objectif de stock de carbone prévaut, cela pourrait avoir des conséquences négatives sur la biodiversité ^[476-478]. La relation entre stock de carbone et biodiversité forestière n'est pas encore très documentée, et de nombreuses incertitudes demeurent sur l'échelle spatiale de cette relation, sur ces variations selon les régions biogéographiques ^[474, 479],

¹⁵⁵ Dont l'estimation précise du volume exploité échappe encore aux statistiques ministérielles.

¹⁵⁶ Une expertise collective "*Biomasse & Biodiversité forestière*", à laquelle j'ai contribué, a synthétisé les implications potentielles de l'utilisation de biomasse forestière sur la biodiversité en France métropolitaine ^[463]. Cette expertise a montré les limites de la politique issue du *Grenelle Environnement*, formulé des préconisations pour maîtriser les principaux risques et donné les éléments d'une gouvernance pour "*Produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité*".

¹⁵⁷ Augmentation de la biomasse récoltée (69%) et de la superficie forestière récoltée (43%) sur la base d'une comparaison entre deux périodes : 2010-2015 et 2016-2018.

¹⁵⁸ Selon ces critiques, les changements reflèteraient aussi des artefacts d'analyse (avec des incohérences dans la série chronologique des changements forestiers), des perturbations naturelles considérées à tort comme des coupes de bois et l'absence de lien de causalité entre les changements et les incitations socio-économiques et les politiques liées à la bioéconomie.

selon les groupes taxonomiques ^[478] ou selon les espèces au sein d'un même groupe taxonomique ^{159 [478, 480]}, sur les effets de seuil possibles rencontrés le long du gradient de stock de carbone ^[481], et enfin sur l'importance de bien prendre en compte les espèces forestières ^[480, 482].

Malgré les incertitudes, les résultats acquis sur la relation entre stock de carbone et biodiversité forestière ont des implications en termes de gestion des forêts tempérées. En premier lieu, il semble clair que les deux objectifs ne peuvent pas facilement être maximisés simultanément en forêt tempérée au niveau peuplement ^[480]. En conséquence, au lieu de chercher à maximiser les deux objectifs à cette échelle, les bénéfices conjoints pourraient être plus importants en adoptant des stratégies qui cherchent à les maximiser sur des étendues spatiales plus larges, c'est-à-dire en séparant les zones dédiées à la biodiversité de celles dédiées au stockage du carbone ^[483]. Deuxièmement, concilier les objectifs de biodiversité et de carbone nécessite une planification à plusieurs échelles : (1) au niveau peuplement, pour évaluer quelle configuration des types de gestion offre les compromis les moins bons ou les meilleurs bénéfices conjoints ^[484, 485], et (2) à l'échelle du paysage, pour garantir une hétérogénéité entre peuplements en termes de stades de développement et de structure forestière ^[486], en prenant soin d'inclure des zones hors exploitation ^[478, 487], afin de s'assurer que l'évaluation des compromis entre objectifs est robuste dans le temps.

Enfin, l'augmentation souhaitée de la demande de bois et de biomasse ligneuse implique non seulement des compromis vis-à-vis de la conservation de la biodiversité, mais plus largement avec l'ensemble des services écosystémiques, notamment la régulation des cycles de l'eau et du carbone, les services culturels ou la protection contre les risques ^[488-492].

3.2.5.7 Restaurer les forêts pour atténuer les effets des changements climatiques ?

Dans les points abordés ci-dessus, nous avons considéré les stratégies possibles de gestion forestière à surface forestière fixe ou à peu près constante. Même si la surface forestière mondiale a continué de chuter au cours des dernières décennies (cf. Chapitre 2) ^[172], la restauration des forêts reste l'une des stratégies les plus efficaces pour atténuer les effets des changements climatiques ^[133, 493, 494] et fait partie des 'solutions climatiques naturelles' ou *natural climatic solutions* NCS ^[495].

En conséquence, plusieurs initiatives internationales (Challenge de Bonn ¹⁶⁰, bonnchallenge.org ; l'AFR100 ¹⁶¹, afr100.org ; la Déclaration de New York sur les forêts, forestdeclaration.org ; l'initiative 1 milliard d'arbres du Forum Economique Mondial, www.1t.org) ont fixé des objectifs ambitieux pour la conservation, le boisement et la restauration des forêts à l'échelle mondiale. Le dernier rapport spécial du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC/IPCC) suggère qu'une augmentation de 1 milliard d'ha de forêts sera nécessaire pour limiter le réchauffement de la planète à 1,5°C d'ici 2050 ^[133].

Des travaux prospectifs montrent que les forêts pourraient couvrir un potentiel de 4,4 milliards d'ha au niveau mondial dans les conditions climatiques actuelles ^{162 [493]}. De plus, les auteurs suggèrent que, si l'on exclut les zones boisées existantes et les zones agricoles et urbaines, 900 millions d'hectares supplémentaires pourraient être reboisés ¹⁶³, ce qui permettrait de stocker 205 Gt de carbone (dans des zones qui abriteraient

¹⁵⁹ Avec des espèces "win-win", qui répondent positivement à l'augmentation du stock de carbone et des espèces défavorisées par les conditions environnementales associées à des forêts riches en carbone ou "trade-off species" ^[478].

¹⁶⁰ Le challenge de Bonn est un objectif mondial visant à restaurer 150 millions d'hectares de paysages dégradés et déboisés d'ici 2020 et 350 millions d'hectares d'ici 2030.

¹⁶¹ L'AFR100 (*African Forest Landscape Restoration Initiative* – Initiative pour la restauration des paysages forestiers africains) est un effort mené par les pays pour restaurer 100 millions d'hectares de terres en Afrique d'ici 2030.

¹⁶² Soit 1,6 milliards d'ha de plus que la surface forestière actuelle, évaluée à 2,8 milliards d'ha ^[175].

¹⁶³ Plus de 50% du potentiel de restauration forestière se trouve dans six pays seulement : Russie (+151 millions d'ha) ; USA (+103) ; Canada (+78,4) ; Australie (+58) ; Brésil (+49,7) et Chine (+40,2).

naturellement des bois et des forêts), ce qui représente un potentiel de stockage représentant 25% du carbone atmosphérique actuel¹⁶⁴.

Si cette nouvelle perspective semble prometteuse, elle doit cependant être regardée avec prudence. Ainsi, le rapport conjoint IPCC-IPBES ^[496] émet de fortes réserves quant à l'existence de vastes zones disponibles pour l'expansion des forêts et le potentiel d'absorption du carbone qui y est associé, car les chiffres annoncés exagèrent ce qui est écologiquement et socialement réalisable¹⁶⁵. Le rapport souligne que la plantation forestière à grande échelle peut nuire à la biodiversité (monocultures, recours à des essences exotiques) et à la production alimentaire en raison de la concurrence pour l'utilisation des terres. De plus, les avantages climatiques du reboisement peuvent être annulés par le réchauffement local, en particulier dans les régions boréales et tempérées. Les scénarios utilisés par le GIEC ^[133] ont encore des limites, car ils ne font pas de distinction entre la régénération naturelle des forêts, le reboisement par des plantations et le boisement de terres qui n'étaient pas couvertes d'arbres auparavant, ce qui rend difficile l'évaluation des incidences sur la biodiversité ^[496]. Le rapport conjoint IPCC-IPBES émet des précautions et précise que lorsque des '*solutions climatiques naturelles*' sont utilisées pour compenser des émissions de carbone, elles sont plus efficaces lorsque des conditions d'application et des exclusions strictes sont respectées, et ne sont pas utilisées pour retarder les mesures d'atténuation dans d'autres secteurs ^[496].

En somme, l'enjeu pour les forêts et les hommes est aujourd'hui de définir une stratégie forestière capable d'accompagner leur adaptation aux changements climatiques, de maximiser leur capacité à absorber et à stocker du carbone et d'assurer le maintien de la biodiversité et des services écosystémiques.

¹⁶⁴ Toutefois, le changement climatique modifiera la couverture arborée potentielle. Les auteurs estiment que sans modification de la trajectoire d'émissions de GES actuelle, la couverture forestière potentielle mondiale pourrait diminuer d'environ 223 millions d'hectares d'ici 2050, la grande majorité des pertes se produisant dans les tropiques ^[493].

¹⁶⁵ On peut s'interroger sur la mise en œuvre d'une politique de reboisement à large échelle, malgré l'intérêt général indéniable, si on se réfère à des cas similaires dans l'histoire forestière : des conflits très violents ont ainsi marqué les débuts de la politique de Restauration des Terrains en Montagne (RTM) à partir de 1860 dans les Alpes et les Pyrénées, ce qui montre bien que le lieu géographique et politique de l'intérêt général, international, national ou local, est en soi un problème complexe ^[13].

3.3 *Ecologie historique*

En s'appuyant sur des synthèses précédentes ^[41, 497], cette partie tente une revue des connaissances sur les changements d'usage du sol depuis environ deux siècles et sur le rôle joué par l'utilisation passée des terres sur les communautés végétales ¹⁶⁶. Une grande partie de l'écologie historique s'est concentrée sur les écosystèmes forestiers (§ 3.3.1), sans doute parce que les processus de long terme sont les plus tangibles en forêt ^{[248, 251]¹⁶⁷}. Nous définissons le concept de continuité forestière, de forêt ancienne et de forêt récente, et nous clarifions pourquoi il est important de bien distinguer la continuité de la forêt et la maturité du peuplement (§ 3.3.2). Nous insistons ensuite sur l'ampleur des changements des usages du sol documenté grossièrement depuis le néolithique, et expliquons comment reconstituer plus finement l'utilisation passée des terres à l'aide de cartes et de registres historiques, puis posons la question de la date du couvert forestier minimal, en utilisant la France comme exemple (§ 3.3.3). Une dernière partie synthétise les connaissances sur la réponse spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques au mode d'utilisation passée des terres, en définissant le profil écologique des espèces associées aux forêts anciennes (§ 3.3.4).

3.3.1 *Analyse bibliométrique*

Une analyse des travaux d'écologie historique forestière identifie 1949 articles ¹⁶⁸ et montre une évolution croissante assez classique du nombre de publications au cours du temps (Figure 18a), avec les tous premiers travaux publiés entre 1975 et 1990 ^[502-507], un décollage entre 1990 et 2000, puis une augmentation assez linéaire par la suite, pour finir à 166 publications en 2018 ¹⁶⁹.

Une analyse par zone géographique (Figure 18b) montre que les USA sont le plus gros contributeur, suivi par l'Allemagne, la France, le Canada, la Belgique, la Suède et la Grande-Bretagne, ce qui souligne que cette question concerne principalement les pays les plus anciennement industrialisés. Les pays de la zone intertropicale [appellation chère à F. Hallé ^[508]] sont présents mais ont peu contribué (Brésil et Mexique sont au 12^{ème} et 19^{ème} rangs respectivement).

Les 10 premiers auteurs qui ont contribué la plus à cette production sont les suivants : K. Verheyen, M. Hermy, D.R. Foster, G. Decocq, M.D. Abrams, J. Brunet, S.A.O. Cousins, J-L. Dupouey, M. Wulf et J.K. Zimmerman, avec pour chacun entre 18 et 60 articles publiés.

Selon les disciplines ou domaines scientifiques proposés par le WoS, ces travaux relèvent de l'écologie (41%), de la foresterie (23%), des sciences végétales (19%), des sciences environnementales (18%), de la conservation de la biodiversité (10%), des géosciences multidisciplinaires (10%), de la géographie physique (9%) ou des sciences du sol (6%). Ils relèvent très rarement de l'archéologie (1%) ou de l'histoire (0,5%).

Les revues dans lesquelles ont été publiés ces travaux d'écologie historique sont extrêmement diversifiées (436 revues, Figure 18c), mais la plupart des articles ont été publiés dans des revues d'écologie forestière (*Forest Ecology and Management*), d'écologie générale (*Journal of Ecology*, *Ecological Applications*, *Ecology*, *Ecosystems*), d'écologie ou de biologie végétale (*Journal of Vegetation Science*, *Plant Ecology*, *Applied Vegetation Science*), de biologie de la conservation (*Biological Conservation*, *Biodiversity and Conservation*), de biogéographie (*Journal of Biogeography*), de revues portant sur les changements globaux (*Global Change Biology*) ou d'écologie du paysage (*Landscape Ecology*), ce qui recoupe pleinement l'analyse

¹⁶⁶ Plusieurs parties de ce chapitre font partie d'un article de revue bibliographique dans le cadre d'un n° spécial d'écologie végétale historique de *J. Veg. Sci.* coordonné par R. Hedl ^[498].

¹⁶⁷ Quelques travaux se sont intéressés aux effets des legs des usages passés dans les écosystèmes prairiaux ^[499-501], mais restent marginaux, malgré les résultats obtenus.

¹⁶⁸ L'analyse bibliométrique s'arrête en juillet 2019.

¹⁶⁹ L'année 2019 est incomplète mais la projection indique un niveau proche de celui de 2018. L'intérêt porté à ces questions de recherche devrait bien évidemment être corrigé par la tendance d'accroissement du nombre de publications tous domaines confondus, mais les chiffres bruts donnent un ordre de grandeur.

précédente par domaine scientifique. Comme précédemment, la première revue plus spécialisée traitant des temps longs (recherches paléo-environnementales, *The Holocene*) arrive au 12^{ème} rang avec 27 articles et la première revue très spécialisée n'est qu'au 25^{ème} rang (*Vegetation History and Archaeobotany*), avec 17 articles.

Toujours selon nos critères d'interrogation, parmi les articles les plus cités dans le domaine (Tableau 2), on retrouve la plupart des articles de référence connus [43, 44, 303, 314, 509-514]. Assez inattendu, aux 1^{ère} et 5^{ème} places se trouvent deux articles [515, 516], qui ne faisaient pas partie de ma bibliographie personnelle, et qui traitent de l'évolution de l'activité des incendies de forêt depuis les années 1970 pour le premier et des conséquences des politiques de prévention des incendies depuis les années 1920 sur la composition fonctionnelle des communautés floristiques pour le second ¹⁷⁰. L'article de Harding *et al.* [517] situé au 4^{ème} rang porte sur les effets à long terme d'un déboisement passé sur la diversité biologique des cours d'eau et fait partie des travaux de recherche sur les impacts sur d'autres groupes taxonomiques que la flore de sous-bois (*cf.* 5.2.2). Plusieurs articles à fort impact traitent de l'effet des dépôts azotés d'origine atmosphérique sur les écosystèmes forestiers [518, 519, 520], s'intéressent aux évolutions des stocks de carbone et au cycle du carbone en forêt [521-524], ou abordent l'influence des dépôts azotés sur le stockage du carbone par les arbres [525]. Un papier [526] porte sur la dynamique forestière après abandon pastoral sur l'île de Porto-Rico, un des deux seuls articles de cette liste avec celui de Silver *et al.* [524] à aborder les legs des usages passés en forêt tropicale. L'article de Holl *et al.* [527] est une synthèse des enjeux de restauration écologique en forêt et l'article de Gilliam [99] est une synthèse sur le rôle écologique de la végétation du sous-bois dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers tempérés, mais aucun n'est centré sur les impacts à long terme des usages passés sur la biodiversité forestière.

¹⁷⁰ Avec le processus de "mésophication" ou "mésiphication", qui se traduit par des conditions micro-environnementales (fraîcheur, humidité et ombrage ; lits de combustible moins inflammables) qui s'améliorent de façon continue pour les espèces "mésophytiques" tolérantes à l'ombre (ou sciaphiles) et se détériorent pour les espèces intolérantes à l'ombre et adaptées au feu.

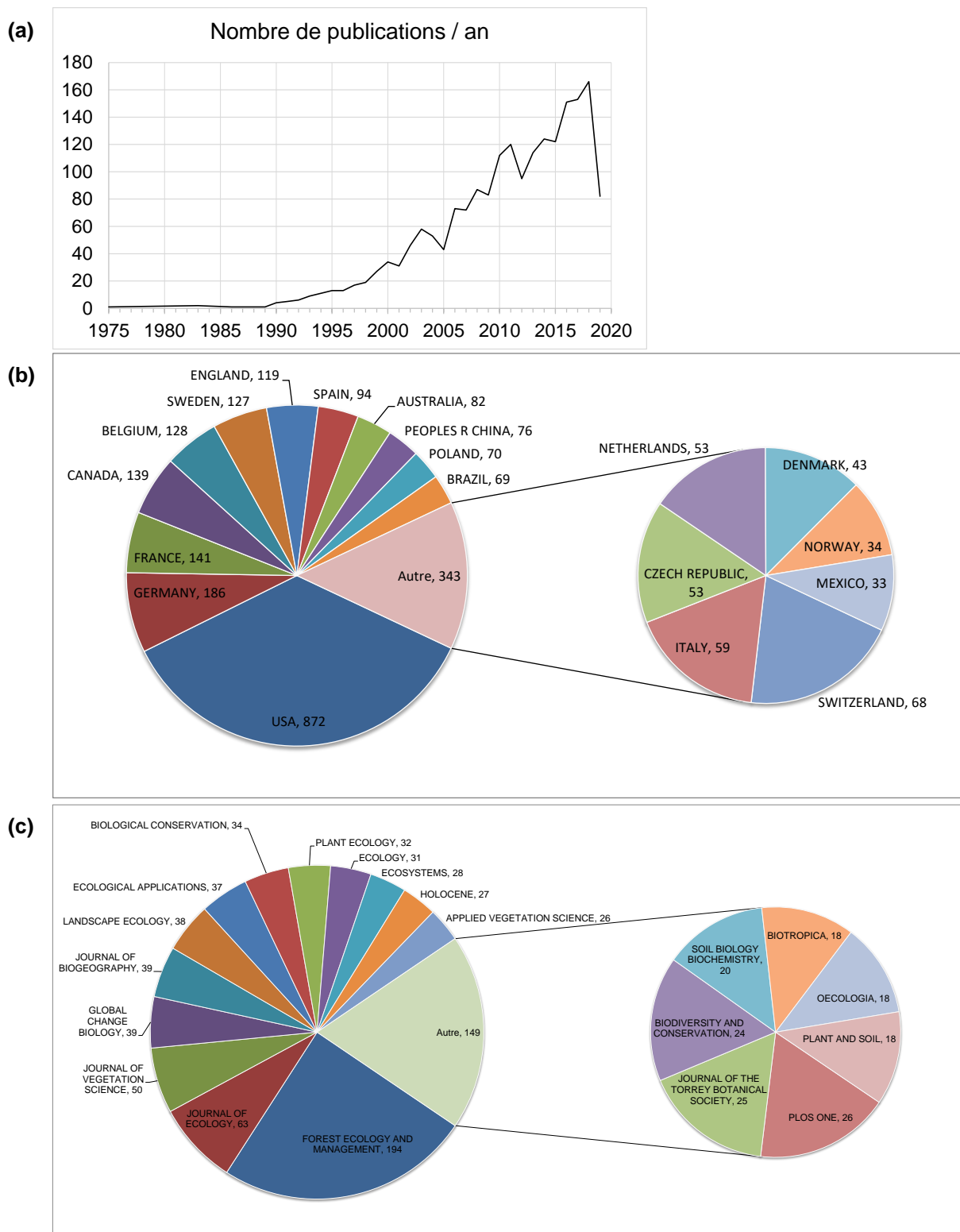


Figure 18. **(a)** Evolution du nombre d'articles scientifiques sur le thème de l'écologie historique et des legs des usages passés en forêt depuis 1975 (NB : l'année 2019 est incomplète). La recherche bibliométrique a été réalisée sous le WoS en juillet 2019 à partir de la combinaison des mots-clés suivants : $TS=(\text{"land use legac*" OR "landuse legac*" OR "land-use legac*" OR "past land use" OR "past land-use" OR "legacy effect*" OR "land-use history" OR "land use history" OR "landuse history" OR "historical ecology" OR "ecological history"})$ AND $TS=(\text{forest*})$, en restreignant aux documents de type *ARTICLE* et sur la période [1975-2019]. **(b)** Répartition géographique de ces publications. **(c)** Répartition par revue (restreinte aux 20 premières) de ces publications.

Tableau 2. Liste des 25 articles les plus cités traitant de l'écologie historique et les legs des usages passés en forêt [1975-2019] classés par nombre de citations (WoS, juillet 2019).

Rang	Nb cit.	Auteurs	Titre	Revue	Année
1	2435	Westerling, AL; Hidalgo, HG; Cayan, DR; Swetnam, TW	Warming and earlier spring increase western US forest wildfire activity	Science	2006
2	793	Swetnam, TW; Allen, CD; Betancourt, JL	Applied historical ecology: Using the past to manage for the future	Ecological Applications	1999
3	641	Foster, D; Swanson, F; Aber, J; Burke, I; Brokaw, N; Tilman, D; Knapp, A	The importance of land-use legacies to ecology and conservation	Bioscience	2003
4	630	Harding, JS; Benfield, EF; Bolstad, PV; Helfman, GS; Jones, EBD	Stream biodiversity: The ghost of land use past	PNAS	1998
5	464	Nowacki, GJ; Abrams, MD	The demise of fire and "Mesophication" of forests in the eastern United States	Bioscience	2008
6	434	Hermly, M; Honnay, O; Firbank, L; Grashof-Bokdam, C; Lawesson, JE	An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation	Biological Conservation	1999
7	432	Aber, JD; Goodale, CL; Ollinger, SV; Smith, ML; Magill, AH; Martin, ME; Hallett, RA; Stoddard, JL	Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northeastern forests?	Bioscience	2003
8	431	Gilliam, FS	The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems	Bioscience	2007
9	411	Dupouey, JL; Dambrine, E; Laffite, JD; Moares, C	Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity	Ecology	2002
10	406	Foster, DR	Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New-England, USA	Journal of Ecology	1992
11	371	Lindborg, R; Eriksson, O	Historical landscape connectivity affects present plant species diversity	Ecology	2004
12	370	Matlack, Gr	Plant-species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North-America	Ecology	1994
13	354	Matson, P; Lohse, KA; Hall, SJ	The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems	Ambio	2002
14	349	Caspersen, JP; Pacala, SW; Jenkins, JC; Hurtt, GC; Moorcroft, PR; Birdsey, RA	Contributions of land-use history to carbon accumulation in US forests	Science	2000
15	347	Keith, H; Mackey, BG; Lindenmayer, DB	Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests	PNAS	2009
16	316	Thomas, RQ; Canham, CD; Weathers, KC; Goodale, CL	Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US	Nature Geoscience	2010
17	290	Thornton, PE; Doney, SC; Lindsay, K; Moore, JK; Mahowald, N; Randerson, JT; Fung, I; Lamarque, JF; Feddema, JJ; Lee, YH	Carbon-nitrogen interactions regulate climate-carbon cycle feedbacks: results from an atmosphere-ocean general circulation model	Biogeosciences	2009
18	288	Compton, JE; Boone, RD	Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests	Ecology	2000
19	280	Magill, AH; Aber, JD; Hendricks, JJ; Bowden, RD; Melillo, JM; Steudler, PA	Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition	Ecological Applications	1997
20	268	Silver, WL; Ostertag, R; Lugo, AE	The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands	Restoration Ecology	2000
21	267	Hurtt, GC; Frolking, S; Fearon, MG; Moore, B; Shevliakova, E; Malyshev, S; Pacala, SW; Houghton, RA	The underpinnings of land-use history: three centuries of global gridded land-use transitions, wood-harvest activity, and resulting secondary lands	Global Change Biology	2006
22	257	Vellend, M; Verheyen, K; Jacquemyn, H; Kolb, A; Van Calster, H; Peterken, G; Hermly, M	Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation	Ecology	2006
23	246	Holl, KD; Aide, TM	When and where to actively restore ecosystems?	Forest Ecol Manage	2011
24	241	Lehman, N; Eisenhawer, A; Hansen, K; Mech, LD; Peterson, RO; Gogan, PJP; Wayne, RK	Introgression of Coyote mitochondrial-DNA into sympatric North-American Gray Wolf populations	Evolution	1991
25	236	Aide, TM; Zimmerman, JK; Herrera, L; Rosario, M; Serrano, M	Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto-Rico	Forest Ecol Manage	1995

3.3.2 Définitions

3.3.2.1 Ancienneté ou continuité forestière

Le terme "continuité forestière" correspond au maintien dans le temps de l'utilisation forestière du sol, indépendamment de la gestion forestière elle-même ^[509]¹⁷¹. La continuité de l'usage forestier est mesurée par le temps écoulé depuis la dernière conversion d'une terre agricole (champ cultivé, vignoble, prairie, pâturage ...) en forêt ^[497]. Cette durée de l'état forestier du sol est donc sans limite si la forêt n'a jamais subi de défrichement par la main de l'homme.

Un concept lié à la continuité de la forêt est celui de "forêt ancienne" et de "forêt récente" : les forêts anciennes sont caractérisées par l'absence de données historiques d'usage agricole (et non par l'absence de gestion forestière) depuis une date de référence, qui varie selon les pays et doit être précisée dans leur définition. Inversement, les forêts récentes sont des forêts apparues après cette date de référence. Le concept de forêt ancienne a été principalement développé en Europe et a été proposé sous cette forme en Grande-Bretagne il y a environ 40 ans par deux auteurs : Peterken ^[529] et Rackham ^[530]. Le terme "forêts anciennes" a été utilisé au lieu de forêts "primaires" ou de "vieilles" forêts ^[531], en raison de la très longue histoire de changement d'usage des terres et des usages forestiers dans les pays européens ^[532, 533] et le très faible pourcentage de "forêts primaires", c'est-à-dire qui n'ont jamais été exploitées ou modifiées à un moment donné dans l'histoire par des activités humaines ^[534].

3.3.2.2 Continuité forestière versus maturité forestière

La continuité de la forêt doit être différenciée de l'âge du peuplement forestier et des éléments de l'écosystème associés aux stades avancés du cycle sylvigénétique, tels que les vieux arbres, le bois mort et les dendro-microhabitats ^[535] (cf. § 3.2.2). La continuité et la maturité de la forêt recouvrent donc des notions différentes ^[536, 537]. Pourtant, ces deux gradients ont souvent été confondus, ce qui a brouillé le débat entre les responsables de la conservation, les parties prenantes et les chercheurs, mais également entre chercheurs eux-mêmes ^[537, 538]. Continuité et maturité partagent des processus écologiques communs ^[535, 536]. L'élimination des arbres entraîne une modification des conditions environnementales (cycles du sol et biogéochimiques), et la limitation de la dispersion des espèces après une perturbation locale peut expliquer les différences entre forêts anciennes et récentes ainsi que les différences entre peuplements jeunes et matures.

Les deux notions mettent l'accent sur les écosystèmes les moins perturbés par les activités humaines et font référence à l'identification des forêts les plus intactes ou naturelles dans les paysages touchés par l'homme. La confusion provient également du fait que les peuplements forestiers plus âgés que l'âge seuil utilisé pour définir une forêt ancienne sont impossibles à trouver dans les forêts récentes (Figure 19). Inversement, on trouve des peuplements forestiers jeunes et matures dans les forêts anciennes. Des travaux récents visent à comprendre l'effet respectif de l'âge de la forêt et de l'effet de l'âge du peuplement sur la biodiversité, montrant par exemple que l'influence de la maturité a globalement tendance à dépasser l'effet de la continuité pour plusieurs groupes taxonomiques ^[539, 540].

Les enjeux de conservation ne sont pas du même niveau pour ces deux types de forêts, car la superficie des peuplements matures est très inférieure à celle des forêts anciennes : par exemple, en France, les forêts contiennent environ 50% de forêts anciennes mais seulement 3% de peuplements matures ^[536].

¹⁷¹ Mais il serait plus précis d'employer le terme "continuité temporelle forestière", pour ne pas confondre avec la notion de "continuité spatiale" ^[528].

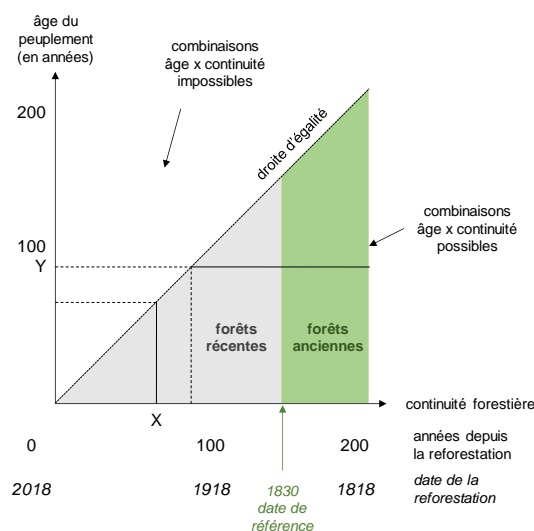


Figure 19. Illustration de la dépendance partielle entre continuité et maturité forestière. La zone des combinaisons possibles entre continuité et maturité est indiquée en grisé. Dans un peuplement d'âge Y (segment horizontal), la continuité forestière est au minimum de Y années et n'a pas de limite supérieure ; à l'inverse, pour une continuité donnée X (segment vertical), l'âge des peuplements rencontrés ne peut dépasser X années. Les combinaisons d'âge et de continuité situées au-dessus de la droite $Y=X$ n'existent pas. Tiré de Bergès et Dupouey [541].

3.3.3 Etude de la continuité forestière

3.3.3.1 Ampleur des changements des usages du sol et place de la forêt

Depuis des siècles, les paysages forestiers changent sous l'effet des changements globaux : artificialisation des terres, mise en jachère, changements climatiques, acidification et eutrophisation des sols, substitution d'essences forestières, intensification ou abandon des prélèvements de bois [542-545]. Les changements d'usage des sols entre la forêt et les autres usages conduisent à des phases de réduction et d'expansion successives de la surface forestière, associées à une fragmentation et une défragmentation des taches forestières [546]. Ces changements peuvent entraîner des réponses biotiques inédites et perturber les relations environnementales biotiques existantes [547], avec des conséquences potentiellement néfastes pour la conservation des espèces forestières les plus vulnérables aux perturbations à large échelle [38].

La tendance observée dans la plupart des pays industrialisés en Europe correspond à une très longue phase de déforestation qui a commencé à la période néolithique et s'est intensifiée à l'époque antique, médiévale et moderne, puis s'est arrêtée pendant la première Révolution Industrielle du 19^{ème} siècle, qui a fait basculer une société à dominante agraire et artisanale vers une société commerciale et industrielle [497, 544] (Figure 20). Pendant cette longue phase de déforestation, la surface forestière a diminué en raison des besoins agricoles ou pastoraux et était donc corrélée négativement à la population totale. Bien évidemment, la surface forestière a connu localement ou régionalement des fluctuations importantes, notamment en lien avec les épidémies, les famines et les guerres, avec en fond une réponse inverse à la pression démographique. La forêt a connu ensuite à partir du milieu du 19^{ème} siècle une phase d'expansion quasiment continue dans de nombreux pays européens [548], liée aux changements profonds des sociétés. Cette phase de rupture est appelée '*transition forestière*' et se caractérise par la perte de la corrélation négative entre niveau de population et surface forestière ; population et surface forestière ont augmenté à partir de là de manière conjointe. Les déterminants de la transition forestière sont liés au progrès technique de l'agriculture, à l'industrialisation et à l'exode rural, au passage du charbon de bois au charbon de terre [549, 550]. En Amérique du Nord, la déforestation à large échelle a commencé plus tard, au début du 19^{ème} siècle et le couvert forestier a progressivement diminué jusqu'à atteindre un minimum vers la fin du 19^{ème} - début du 20^{ème} siècle, après quoi le couvert forestier a progressé à nouveau pour atteindre son niveau actuel, entre 20 et 50%, voire 80% selon les régions [512, 551, 552].

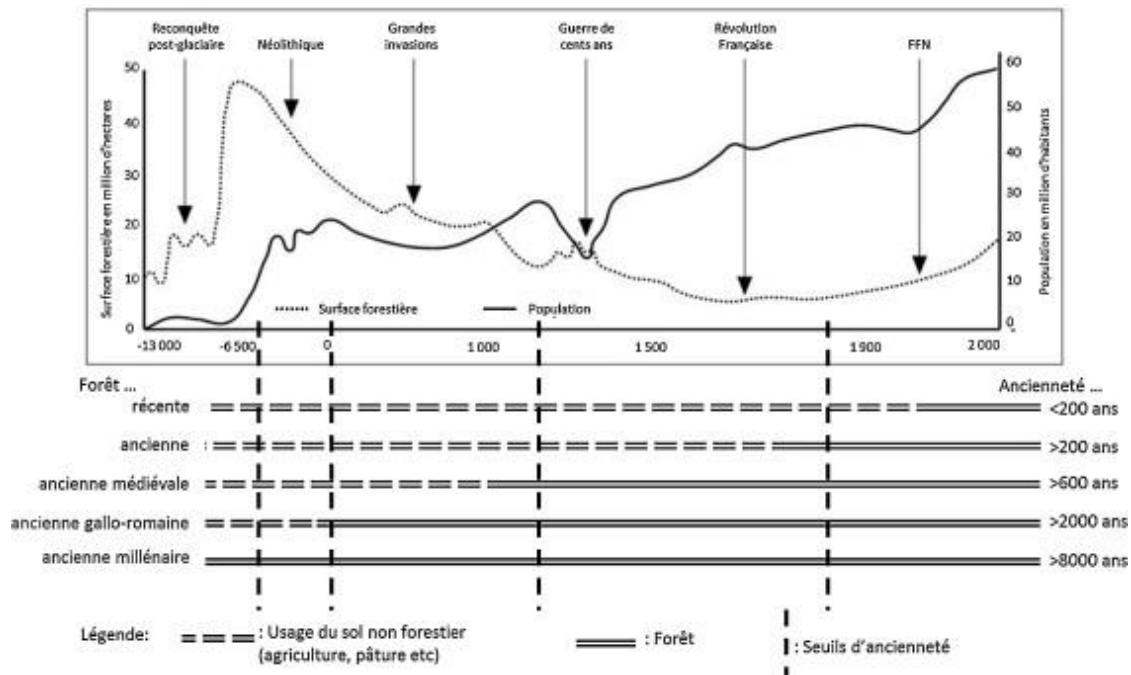


Figure 20. Evolutions estimées de la surface forestière et de la population depuis la dernière glaciation (-13 000 ans) en France. Au-dessous sont indiquées plusieurs trajectoires d'usage du sol (forêt ou non forêt) correspondant à des forêts à différente continuité temporelle ou ancienneté. Extrait de Cateau *et al.* [536].

3.3.3.2 Ancienneté et date de référence

Comme mentionné ci-dessus, l'ancienneté dépend d'une date de référence et n'a pas un caractère absolu : une forêt peut être présente de façon continue depuis 1830, mais être en culture au 18^{ème} siècle. Elle est alors ancienne si l'on prend comme référence 1830, mais récente si l'on utilise la date de 1700. Cela soulève de nombreuses questions, auxquelles les recherches actuelles n'ont pas encore répondu : l'une est la durée pendant laquelle l'héritage de l'agriculture ancienne est préservé lors de boisements ultérieurs. Si les traces disparaissent après un certain temps, il convient de prendre comme référence la distinction entre forêts anciennes et forêts récentes. La similarité de composition floristique des forêts anciennes et récentes augmente avec le temps [553, 554], mais le retour du site forestier récent vers un état de référence (la forêt ancienne) n'est qu'asymptotique, jamais complet, et les écosystèmes forestiers récents pourraient suivre de nouvelles trajectoires de succession [555]. Certaines modifications du sol peuvent persister pendant des centaines voire des milliers d'années [510, 556, 557], même après une assez courte phase de mise en culture [558] : c'est le cas des apports de phosphore en agriculture, dont on observe encore la trace dans les anciens champs gallo-romains retrouvés dans les forêts actuelles [557]. Un examen de profils de sol loessique sur 3 m de profondeur montre que le boisement d'anciennes terres arables cultivées et chaulées pendant deux à quatre siècles conserve un effet de mémoire alcaline pendant plus d'un millénaire [559]. Dans ce cas, les modifications de l'écosystème sont très probablement irréversibles [43].

3.3.3.3 Les sources cartographiques disponibles

En l'absence d'arguments écologiques précis pour choisir la date de référence, des considérations pratiques guident généralement ce choix. Dans de nombreux pays européens, c'est la date de la plus ancienne carte représentant la position des forêts avec précision qui a été choisie : l'ancienneté correspond globalement à un minimum de 150 à 400 ans, selon les pays et les cartes historiques disponibles [560]. Une liste de sources de cartes historiques nationales pour plusieurs pays européens est fournie dans le Tableau 3 [561]. En France, trois sources homogènes sont disponibles sur l'ensemble du pays : la carte de Cassini (échelle 1/86 500) est la référence la plus ancienne (1749-1790), le cadastre napoléonien (1/2 500, 1812-1850, Figure 21) et la carte Etat-major (1/40 000, 1818-1866, Figure 22).

Tableau 3. Liste des premières cartes d'occupation du sol dans les pays d'Europe. Tiré de Kaim *et al.* [561].

Pays	Nom de la carte	Echelle	Dates de publication	Commentaires
Autriche	The Second Military Survey	1:28800	1806-1869	Scanné : http://mapire.eu/en/ , partiellement disponible sous forme géoréférencée : http://www.arcanum.hu
Croatie	The Second Military Survey	1:28800	"	"
République tchèque	The Second Military Survey	1:28800	"	"
Hongrie	The Second Military Survey	1:28800	"	"
Italie (partie Nord)	The Second Military Survey	1:28800	"	"
Pologne (partie Sud)	The Second Military Survey	1:28800	"	"
Roumanie (partie Ouest)	The Second Military Survey	1:28800	"	"
Slovénie	The Second Military Survey	1:28800	"	"
Slovaquie	The Second Military Survey	1:28800	"	"
Finlande (partie Sud)	Novaya Topograficheskaya Karta Zapadnoy Rossii	1:84000	1883-1917	Partiellement disponible sous forme électronique - index disponible : http://easteurotopo.org/indices/s84/
Estonie	Novaya Topograficheskaya Karta Zapadnoy Rossii	1:84000	"	"
Lettonie	Novaya Topograficheskaya Karta Zapadnoy Rossii	1:84000	"	"
Lithuanie	Novaya Topograficheskaya Karta Zapadnoy Rossii	1:84000	"	"
Pologne (partie Est)	Novaya Topograficheskaya Karta Zapadnoy Rossii	1:84000	"	"
Belgique	Val der Maelen Map	1:20000	1846-1854	
Bulgarie	-	1:40000	1899-1905	
Chypre	-	1:63360	1878-1893	
Danemark	Hoje Målebordsblade	1:20000	1842-1899	Scanné et géoréférencé : http://download.kortforsyningen.dk/
Allemagne	Topographische Karten - Meßtischblätter Deutschland	1:25000	1870-1943	Scanné : http://www.deutschefotothek.de/db/apsisa.dll/ete?action!4viewPage&page!4kartenforum-sachsenmesstischblaetter.xml ou http://greif.uni-greifswald.de ; la carte couvre aussi l'ouest de la Pologne
Grande-Bretagne	Ordnance Survey Maps	1:10560	1843-1893	Scanné : http://www.british-history.ac.uk
Irlande	Ordnance Survey Maps	1:10560	1825-1846	Scanné et géoréférencé : http://maps.osi.ie/publicviewer/
Pays-bas	Topografische Militaire Kaart	1:50000	1850-1864	Scanné et géoréférencé : http://studenten.tudelft.nl/en/students/faculty-specific/architecture/facilities/tu-delfts-map-room/map-room-collection/digital-data/tmk-digital/
Portugal	Carta Corografica de Portugal ou Carta Geral do Reino	1:100000	1856-1904	
Suisse	-	1:100000	1845-1865	Scanné et géoréférencé : https://map.geo.admin.ch/?topic=swisstopo&X=190000.00&Y=660000.00&zoom=1&lang=fr&bgLayer=ch.swisstopo.pixelkarte-farbe&catalogNodes=1392&layers=ch.swisstopo.zeitreihen&time=1864&layers_timestamp=18641231



Figure 21. Extraits du cadastre napoléonien de Raulecourt (Meuse, 1825). A gauche, détail du tableau d'assemblage ; à droite, détail du plan parcellaire de la section A, 2^{ème} feuille. Source : Archives départementales de la Meuse, 138fi 118, archives numérisées en ligne : <http://archives.meuse.fr/search/home>. Extrait de Rochel *et al.* [562].

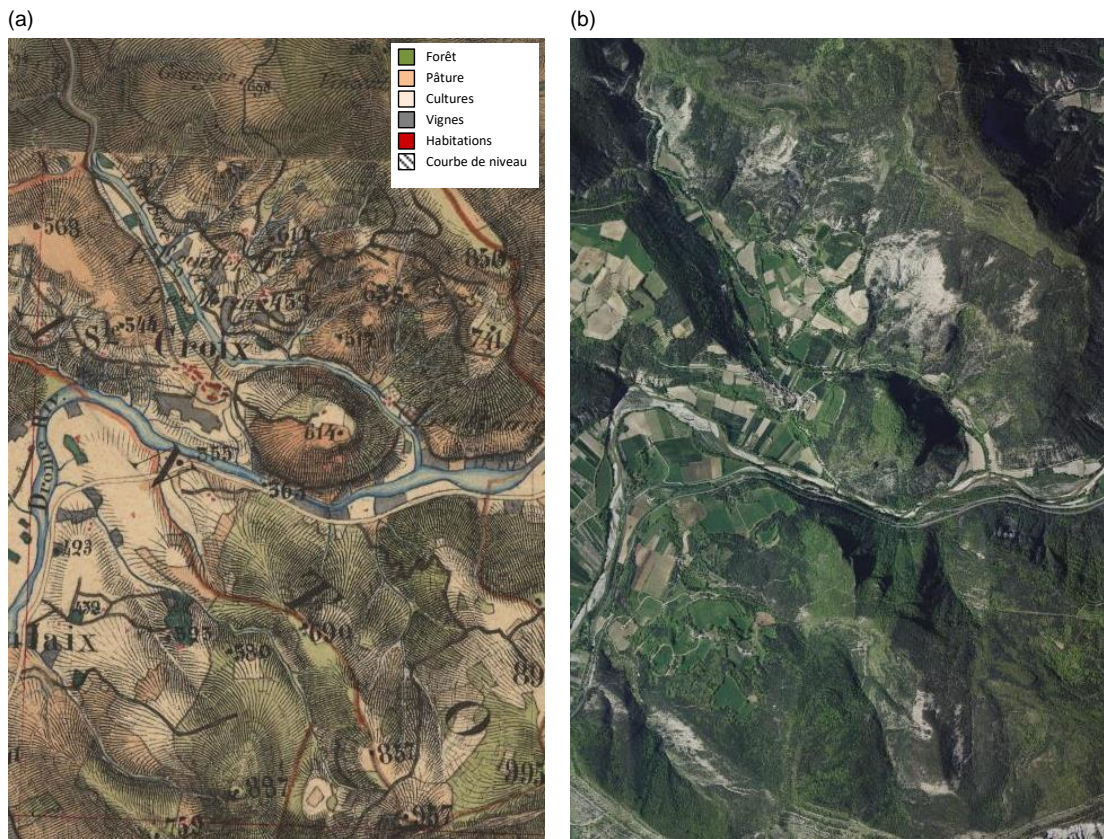


Figure 22. **(a)** Extrait de la carte d'État-major (1858) dans le secteur de Ste Croix du Mont (Drôme) avec représentation des différents anciens usages (forêt, pâturage, vignes, cultures, réseau hydrographique, habitations, voiries). **(b)** Extrait du Scan 25 sur la même zone (2015). Noter la dynamique de recolonisation forestière sur les versants.

Malheureusement, la carte de Cassini est inexacte et il manque beaucoup de petits bois [563]. Le cadastre est la source la plus précise disponible à l'échelle nationale et la plus appropriée pour les études locales, mais trop lourde pour être mise en œuvre à large échelle [562]. A l'échelle régionale ou nationale, la source la plus appropriée est la carte d'État-major pour plusieurs raisons : (a) la carte est précise¹⁷², (b) la carte est exhaustive en termes de représentation des parcelles forestières et (c) l'échelle de la carte est pertinente, c'est-à-dire assez petite pour être vectorisée dans un délai raisonnable. La vectorisation manuelle des parcelles forestières est généralement un processus long¹⁷³. Deux outils géomatiques (*Historical Map* et *HistmapR*) ont été développés pour numériser plus rapidement et de manière semi-automatique les anciens usages en fonction des couleurs de la carte, telles que définies par les bandes *RVB* de l'image raster [566, 567]. Leur précision reste à évaluer pour des études locales ou à échelle intermédiaire, car il est possible que la dégradation des couleurs sur certaines cartes anciennes limite sérieusement leur emploi [568].

3.3.3.4 État d'avancement de la carte des forêts anciennes en France

Un bilan fait mi-2019 indique que la vectorisation des usages forestiers sur la carte d'État-major est réalisée pour 47% de la France (Figure 23a). Une analyse plus détaillée montre que la proportion de forêts anciennes varie considérablement d'une région à l'autre (Figure 23b). Le sud de la France est actuellement très boisé, mais avec un faible pourcentage de forêt ancienne ; voir Corse (20) et Vaucluse (84). Inversement, le nord-est (54, 55, 57, 88) est également bien boisé à l'heure actuelle, mais présente une forte proportion de forêts anciennes. Enfin, certaines régions présentent aujourd'hui un couvert forestier très faible associé à une faible proportion de forêts anciennes, comme la Bretagne (22, 29, 56) ou le nord de la France (59, 62).

3.3.3.5 Dater le dernier minimum forestier

La plupart des pays européens ont connu un minimum forestier récent [548]. La date du minimum forestier est une référence particulièrement intéressante pour la recherche des forêts anciennes. En effet, une parcelle forestière existant à cette date a une plus forte probabilité d'être très ancienne, puisque les défrichements étaient plus importants que les boisements avant ce minimum.

En France, la transition forestière est particulièrement marquée, avec un couvert forestier qui a presque doublé depuis le 19^{ème} siècle. Les modalités spatiales et temporelles de cette reforestation sont en partie connues [528, 569] mais méritent encore d'être précisées. Par exemple, 1830 est proposée comme date pour le couvert forestier minimal français, mais cette proposition n'est pas assez étayée par les études historiques. Peu d'estimations de la couverture forestière pour la France sont disponibles dans la première moitié du 19^{ème} siècle, leur précision est faible et les valeurs parfois contradictoires [570]. Le seul chiffre fiable est le couvert forestier fourni par le cadastre (taux de boisement de 16,8%, hors Savoie, comté de Nice et Corse, à la date moyenne de 1830), ce qui ne permet pas de situer le minimum forestier. Comme le pic démographique de la campagne française est très proche de 1850 (Figure 24) et que les grands programmes publics de boisement n'avaient pas encore été engagés à cette date (Landes, Sologne, boisement RTM), nous pouvons émettre l'hypothèse que le minimum forestier se situe dans la seconde moitié du 19^{ème} siècle. L'écologie historique, en combinant données et méthodes écologiques (indicateurs de forêts anciennes) et historiques (cartes, démographie) constitue une approche pertinente pour aider à déterminer le dernier minimum forestier.

¹⁷² L'erreur de position est en moyenne d'environ 100 m et peut être divisée par un facteur deux ou trois (30 m) en utilisant un géoréférencement non affine et plusieurs centaines de points de référence par carte [564, 565].

¹⁷³ Pour réduire les erreurs de localisation, les bordures de forêt sont d'abord vectorisées, puis les couches vectorielles sont géoréférencées en sélectionnant des points de contrôle qui ne se sont pas déplacés entre la carte ancienne et la carte actuelle et en utilisant une transformation élastique [564].

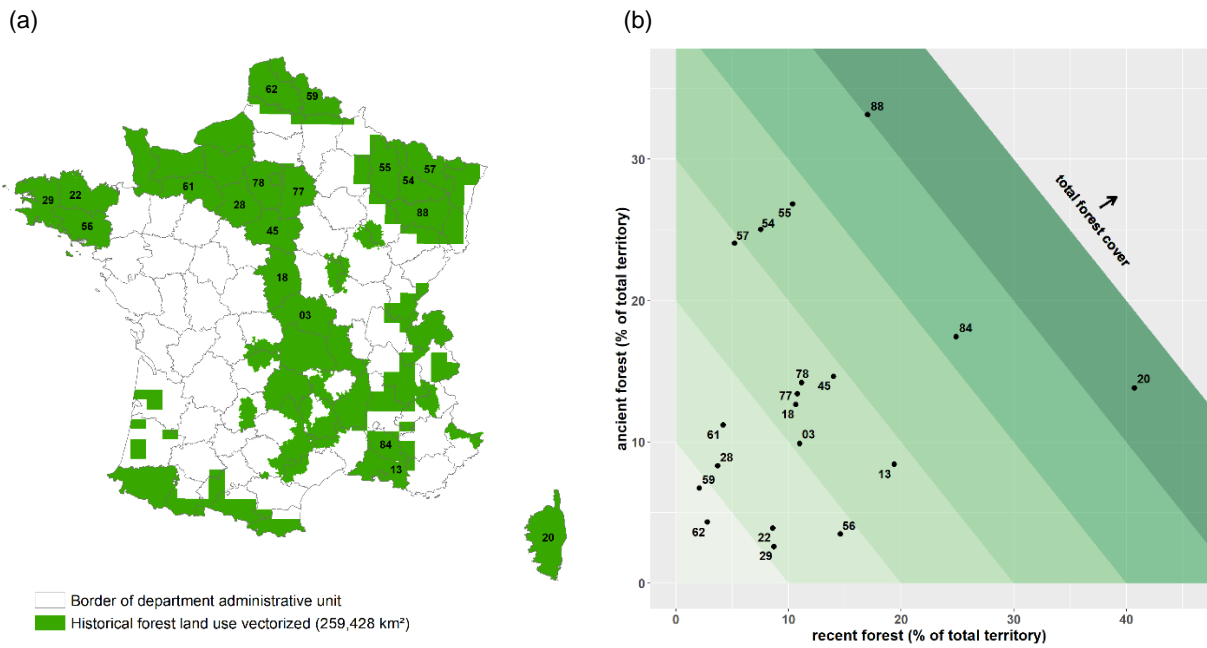


Figure 23. **(a)** État d'avancement de la vectorisation de l'utilisation historique des terres forestières (suivant la carte d'État-major 1818-1866) en France à mi-2019. La zone vectorisée englobe 47% du territoire métropolitain français. **(b)** Taux de couverture des forêts récentes (axe horizontal) et anciennes (axe vertical) dans plusieurs départements (unités administratives) de la France. Les pourcentages sont rapportés à la surface totale du territoire. Les bandes diagonales de teinte de plus en plus foncée représentent des valeurs croissantes du taux de boisement actuel (somme des pourcentages de forêt ancienne et récente). Voir (a) pour connaître l'emplacement du département, identifié par son numéro. Cf. <http://www.gip-ecofor.org/cartofora/> pour retrouver les références des études correspondantes. Extrait de Bergès et Dupouey [498].

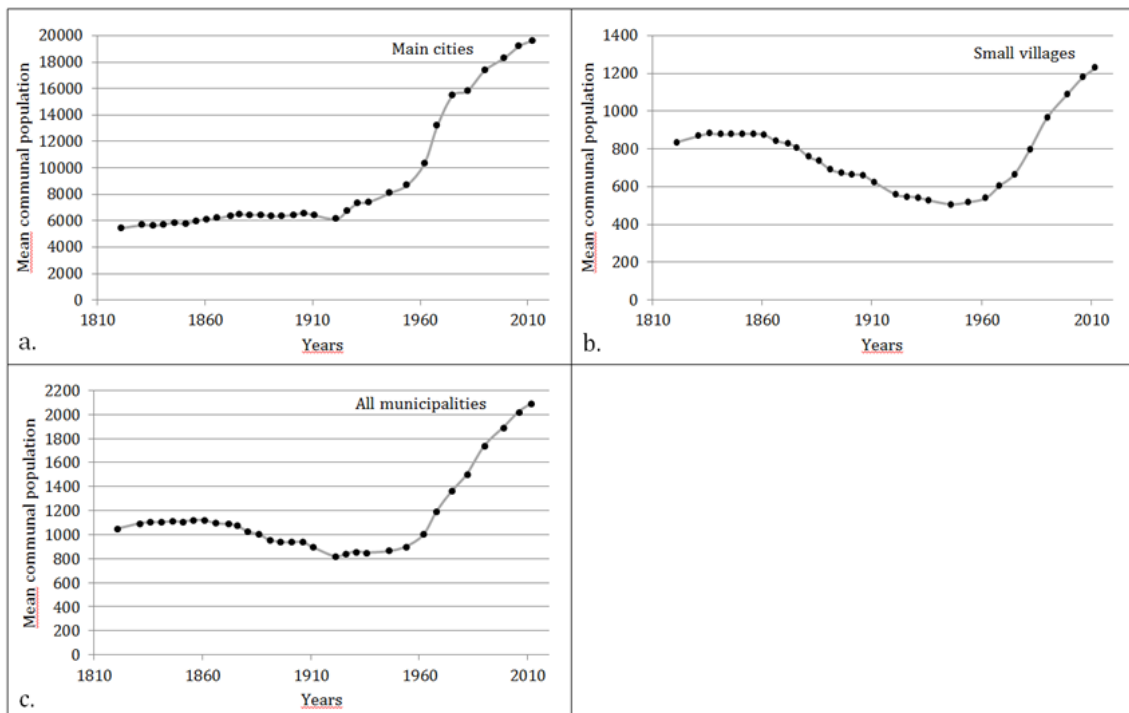


Figure 24. Evolution de la population moyenne entre 1821 et 2012 (a) des quatre grandes villes situées dans le périmètre du PNR Luberon (Apt, Cavaillon, Pertuis et Manosque), des petits villages (<5000 habitants) et (c) des 85 communes du PNR Luberon. Noter la différence d'évolution ville-campagne avec un pic de population en campagne situé entre 1836 et 1856, une baisse jusque vers 1946 puis une ré-augmentation rapide depuis cette date, alors que les villes n'ont cessé d'augmenter, avec une accélération à partir de 1936. Extrait d'Abadie *et al.* [571]

3.3.3.6 Remonter avant 1800

En remontant plus loin en arrière, de nouvelles questions se posent : existe-t-il des mouvements permanents de la limite entre forêt et autres milieux, ou au contraire des périodes de stabilité plus ou moins longues ? Quels sont les modalités spatiales de ces mouvements ? Existe-t-il d'autres minimums forestiers, antérieurs à la transition forestière, à un niveau de boisement encore plus bas ? À quelques exceptions près ^[530, 572], les recherches en écologie historique ne couvrent pas plus de 200 ans ^[46]. Plusieurs raisons expliquent cela : dans certaines régions du monde (Australie et Amérique du Nord), cette couverture est justifiée par le fait que la colonisation européenne a eu un fort impact sur les écosystèmes et qu'aucune source écrite systématique n'est disponible. Les données des 200 dernières années sont nombreuses, plutôt accessibles et compatibles avec les données écologiques. Il est plus difficile de travailler avec des sources antérieures à 1800 car (1) elles sont écrites dans des langues mortes, au cas par cas, sans suivre de procédure standardisée et (2) elles ont utilisé des mesures difficiles à traduire en unités du système international et difficiles à associer à un emplacement précis en raison de la mauvaise conservation des noms de lieux. En bref, elles sont difficiles à interpréter sans une connaissance approfondie du contexte historique ^[46]. Cependant, cela ne signifie pas que les données antérieures à 1800 n'existent pas, mais pour localiser, interpréter et transformer ces données pour les études écologiques, il faut s'associer à des historiens qui seuls possèdent les compétences requises.

En France, aucun reboisement majeur n'a été documenté au 18^{ème} siècle en dépit de la disponibilité de documents d'archives ^[573]. Le minimum forestier du 19^{ème} siècle est donc probablement la bonne référence sur les trois cents dernières années. Avant cette date, la théorie classique suggère des pulsations d'abandon à la périphérie des "finages" (territoire exploité par une communauté villageoise), en fonction des fluctuations économiques et des épisodes de guerre. Cependant, des observations archéologiques effectuées au cours des quinze dernières années montrent qu'il y a eu aussi des déplacements complets de territoires agricoles, avec de vastes zones cultivées dans l'Antiquité, puis abandonnées et jamais réoccupées à l'époque moderne ^[574, 575]. Le scanner laser aéroporté (Lidar) joue un rôle clé dans cette réflexion, car il permet de caractériser la continuité de la forêt sur de vastes superficies, lorsqu'on s'intéresse aux époques antiques ou médiévales ^[576] : un vaste système de parcelles anciennes a ainsi été découvert et cartographié dans des forêts considérées comme telles depuis très longtemps, ce qui remet en cause la continuité forestière sur des échelles de temps plus longues (400 à 2000 ans). À l'échelle locale, une analyse détaillée des sols peut fournir des informations sur de très anciennes utilisations des terres, comme cela a été démontré pour les foyers précolombiens en forêt tropicale ^[577] ou des terroirs médiévaux abandonnés par la suite ^[578].

Certains évoquent même la possibilité de minima forestiers antérieurs au 19^{ème} siècle, due à la forte pression des herbivores ^[579], avant l'utilisation du sol au Néolithique ou à l'époque romaine, en raison de la forte demande de bois et de terres agricoles. Malheureusement, cette dernière hypothèse ne peut être validée par les outils actuels de la paléoécologie ou de l'écologie historique. En particulier, la résolution temporelle et spatiale de la palynologie n'est pas assez précise pour reconstituer des taux absolus de couvert forestier ^[580].

3.3.4 Legs des usages passés sur la diversité spécifique et fonctionnelle des plantes de sous-bois

Une vaste littérature a été consacrée aux plantes vasculaires de sous-bois sensibles aux perturbations et indicatrices d'une longue continuité forestière, et à la succession floristique suite à l'abandon des usages agricoles ^[497]. Les recherches ont porté sur les différents niveaux de biodiversité floristique : génétique des populations ^[581-585], diversité phylogénétique ^[586], fonctionnement en métapopulation ^[78, 587], composition et diversité spécifiques des communautés ^[588-591] et composition et diversité fonctionnelles des communautés ^[592-594]. La littérature souligne que ces héritages agricoles peuvent persister pendant des siècles voire des millénaires après la reconstitution de la forêt ^[510, 556, 558, 595].

La dynamique des plantes après abandon cultural relève de la théorie de la succession écologique ^[254] et de la théorie des perturbations ^[206] (cf. § 3.1.2.3). Longtemps après la fermeture du couvert forestier, des

différences subsistent entre les forêts post-agricoles et les forêts anciennes dans la composition des communautés végétales de sous-bois ^[511]. La dynamique des communautés dans les forêts post-agricoles suit un schéma de divergence à court terme, conforme à l'évolution du couvert forestier, de la topographie et du sol, et de convergence à long terme induite par l'accumulation d'espèces forestières ^[554]. De ce fait, le concept de forêt ancienne pourrait être considéré simplement comme un stade avancé de la succession forestière, atteint seulement après une très longue période (plusieurs siècles), mais il diffère de la théorie des successions naturelles car initié par l'action de l'homme.

Le maintien à long terme de nombreuses plantes du sous-bois des forêts dépend de la continuité du couvert forestier dans le temps et dans l'espace. Dans les zones où la couverture forestière est faible et la fragmentation forestière élevée, les travaux de biologie de la conservation et d'écologie du paysage ont montré que la répartition des plantes forestières et la richesse en espèces des taches forestières dépendent de la superficie de la tache, de la qualité et de la diversité de ses habitats, de son histoire, et de son isolement par rapport aux autres taches ^[596-599].

3.3.4.1 Les plantes de forêts anciennes

Les espèces forestières anciennes (*ancient forest species, AFS*) sont par définition des espèces plus fréquentes dans les forêts anciennes que dans les forêts récentes ^[509]. Symétriquement, les espèces forestières dites récentes (*recent forest species, RFS*) sont celles qui sont plus fréquentes dans les forêts récentes. Cette distribution des espèces traduit la difficulté des *AFS* à coloniser les forêts récentes, en raison de leur faible capacité de dispersion et de leur faible taux de recrutement des *AFS*, liés aux changements des sols induits par les pratiques agricoles ^[552]. Les listes d'espèces forestières anciennes de différents pays européens et des États-Unis sont disponibles dans les sources indiquées dans le Tableau 4. La première tentative de liste globale à l'échelle européenne a été proposée par Hermy *et al.* ^[509] et comprenait 132 espèces à partir de 22 publications réparties dans 8 pays européens (Allemagne, Belgique, Danemark, Grande-Bretagne, Pays-Bas, Pologne, Suède et Tchéquie).

D'autres listes ont été établies, notamment celle de Dupouey *et al.* ^[600] pour la France métropolitaine (hors domaine méditerranéen). Une de nos études couvrant 8 millions d'hectares portant sur trois territoires (Nord-Pas-de-Calais, Lorraine et centre du Bassin parisien) a permis d'établir une liste robuste de 93 espèces, dont 59 sont classées comme espèces de forêts anciennes et 34 comme espèces préférant les forêts récentes ^[601] (*cf.* § 4.3.5). Des travaux ont par ailleurs été engagés pour établir des listes d'espèces régionales pour les écosystèmes méditerranéens, montagnards et alpins, très peu explorés jusqu'à présent : Massif central ^[602], zone méditerranéenne ^[603], Pyrénées ^[604] et Préalpes du Nord ^[605]. Enfin, une liste de 31 bryophytes indicatrices de forêts anciennes – un groupe taxonomique peu étudié sous l'angle de la continuité forestière – a été publiée pour le nord-ouest de l'Allemagne ^[606].

Ces listes ont l'avantage de la simplicité car les espèces sont classées en un, deux ou trois groupes (*AFS*, *RFS* ou espèces indifférentes). Mais la préférence pour la forêt ancienne n'est pas absolue, ce qui signifie qu'une *AFS* peut également être trouvée dans les forêts récentes, et inversement ^[497]. Le Tableau 5 synthétise les préférences pour la forêt ancienne ou récente de 251 espèces définies à partir des 3 principales sources bibliographiques. Ceci permet d'identifier 30 *AFS* qui sont présentes dans les trois listes et 68 qui sont rencontrées dans 2 des 3 listes. En revanche, 10 espèces sont notées comme *RFS* dans Bergès *et al.* ^[601] mais comme *AFS* par Hermy *et al.* ^[509] ou Dupouey *et al.* ^[600], ce qui souligne les contradictions entre ces différentes listes.

Une raison à ces différences de réponse à la continuité forestière entre études et régions est la magnitude des effets liés à la continuité, plus faibles que ceux liés aux principaux gradients écologiques qui déterminent la qualité de l'habitat pour les espèces végétales (bilans radiatif, hydrique et minéral). Dans les modèles de distribution d'espèce à large échelle, nous constatons que l'utilisation passée des terres n'explique qu'une part

faible¹⁷⁴ de la probabilité de présence des espèces par rapport aux autres variables environnementales (climat, topographie, type de sol et type de peuplement) [\[601\]](#). Cependant, sur des zones d'étude plus restreintes (climat et géomorphologie plus homogènes), l'utilisation passée des terres peut expliquer autant les variations de diversité floristique que les gradients environnementaux habituels (topographie, sol, type de peuplement) [\[553, 593, 607\]](#). Ainsi, aucune liste unique d'espèces de forêts anciennes ou récentes ne peut être établie à l'échelle nationale ou européenne, comme souligné par plusieurs auteurs [\[592, 593, 602, 608\]](#). Néanmoins, les 30 espèces indiquées comme *AFS* dans les trois listes du Tableau 5 pourraient constituer une sous-liste robuste d'espèces de forêts anciennes pour les forêts tempérées européennes (Encadré 1).

Tableau 4. Publications contenant des listes de plantes vasculaires de forêts anciennes par pays ou région. Compléments à partir d'Hermey [\[560\]](#).

Pays/Région	Référence(s)
Belgique	Honnay <i>et al.</i> [609]
Danemark	Petersen [610] ; Graae [611] , Graae <i>et al.</i> [612]
France	Dupouey <i>et al.</i> [600] ; Sciamma <i>et al.</i> [593] ; Bergès <i>et al.</i> [601] ; Malzieu et Renaux [602] ; Abadie <i>et al.</i> [603]
Allemagne	Wulf [588] ; Schmidt <i>et al.</i> [608]
Grande-Bretagne	Rackham [530] ; Peterken & Game [613]
Hongrie	Kelemen <i>et al.</i> [614]
Irlande	Perrin & Daly [615]
Italie	De Sanctis <i>et al.</i> [616]
Japon	Ito <i>et al.</i> [617]
Pologne	Dzwonko et Loster [618] ; Jakubowska-Gabara & Mitka, [619] ; Orczewska [620] , Matuszkiewicz <i>et al.</i> [621] ; Kowalska <i>et al.</i> 2017 [622]
Suède	Brunet & Von Oheimb [623]
États-Unis d'Amérique	Matlack [511]
Europe et NE des USA	Hermey <i>et al.</i> [509] ; Verheyen <i>et al.</i> [592] ; Hermey & Verheyen [497]

¹⁷⁴ La part de déviance expliquée par les prédicteurs stationnels (R^2 de Nagelkerke) pour les 181 espèces analysées s'élève en moyenne à 19,9% [5,1-53,8%], alors que la part expliquée par l'ancienneté (lorsque cette variable est significative) n'est en moyenne que de 1,4% [0,1%-6,7%] (*cf.* Table S10 de Bergès *et al.* [\[601\]](#)).

Tableau 5. Comparaison des listes de plantes de forêts anciennes (spermaphytes et bryophytes) selon trois sources différentes : la table comprend 251 espèces et inclut les 181 espèces analysées par Bergès *et al.* [601], les 132 espèces proposées par Hermy *et al.* [509] et les 105 espèces proposées par Dupouey *et al.* [600]. Pour Bergès *et al.* [601], la liste des espèces est plus large et indique le profil de réponse à la distance à la lisière externe de la forêt actuelle (*cf.* § 4.3.5, *cœur* = espèce de cœur de massif forestier ; *péri* = espèce de périphérie ; *indif* = espèce indifférente à la distance à la lisière) et le profil de réponse à la continuité forestière (*AFS* = espèce de forêt ancienne ; *RFS* = espèce de forêt récente ; *indif* = espèce indifférente à la continuité forestière). Pour les deux premières colonnes, lorsqu'aucune information n'est indiquée, cela signifie que la réponse de l'espèce n'a pas été testée. Les noms d'espèces suivent le référentiel taxonomique français *TAXREF version 12.0* (23/10/2018).

Espèce	Profil de réponse selon Bergès <i>et al.</i> [601]		AFS selon Hermy <i>et al.</i> [509]	AFS selon Dupouey <i>et al.</i> [600]
	Dist lis.	Cont. for.		
<i>SPERMAPHYTES</i>				
<i>Abies alba</i> Mill.	cœur	indif	-	-
<i>Acer campestre</i> L.	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Acer platanoides</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	indif	RFS	-	AFS
<i>Actea spicata</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	indif	indif	AFS	AFS
<i>Agrostis capillaris</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	indif	indif	-	-
<i>Ajuga reptans</i> L.	indif	indif	-	AFS
<i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara & Grande	indif	indif	-	-
<i>Allium ursinum</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	indif	RFS	-	-
<i>Anemone hepatica</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Anemone nemorosa</i> L.	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Angelica sylvestris</i> L.	cœur	indif	-	-
<i>Arum maculatum</i> L.	péri	indif	-	AFS
<i>Asarum europaeum</i> L.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Asperula odorata</i> (L.) Scop.	-	-	AFS	-
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	coeur	AFS	AFS	AFS
<i>Berberis vulgaris</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Betula pendula</i> Roth	coeur	indif	-	-
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	indif	indif	-	-
<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth	indif	indif	-	-
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. Beauv.	indif	RFS	-	-
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P. Beauv.	cœur	RFS	AFS	-
<i>Bromus benekenii</i> (Lange) Holub	-	-	AFS	AFS
<i>Bunias erucago</i> L.	-	-	AFS	-
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	indif	indif	-	AFS
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	cœur	AFS	-	-
<i>Campanula latifolia</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Campanula trachelium</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Cardamine glanduligera</i> O. Schwarz	-	-	AFS	-
<i>Cardamine pratensis</i> L.	indif	AFS	-	-
<i>Carex brizoides</i> L.	cœur	AFS	-	-
<i>Carex digitata</i> L.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Carex flacca</i> Schreb.	cœur	indif	-	-
<i>Carex leavigata</i> Sm.	-	-	AFS	-
<i>Carex pallescens</i> L.	cœur	indif	AFS	AFS
<i>Carex pendula</i> Huds.	cœur	indif	AFS	AFS
<i>Carex pilosa</i> Scop.	-	-	AFS	-

<i>Carex pilulifera</i> L.	cœur	AFS	-	-
<i>Carex remota</i> L.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Carex strigosa</i> Huds.	-	-	AFS	AFS
<i>Carex sylvatica</i> Huds.	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Carex umbrosa</i> Host	cœur	AFS	-	-
<i>Carpinus betulus</i> L.	cœur	AFS	-	-
<i>Castanea sativa</i> Mill.	péri	indif	-	-
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Circaea alpina</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Circaea lutetiana</i> L.	indif	indif	AFS	AFS
<i>Circaea x intermedia</i> Ehrh.	-	-	AFS	AFS
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	indif	indif	-	-
<i>Clematis vitalba</i> L.	péri	indif	AFS	-
<i>Conopodus majus</i> (Gouan) Loret	-	-	AFS	AFS
<i>Convallaria majalis</i> L.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Cornus mas</i> L.	indif	indif	AFS	-
<i>Cornus sanguinea</i> L.	péri	RFS	AFS	-
<i>Corydalis cava</i> (L.) Schweigg. & Körte	-	-	AFS	-
<i>Corydalis solida</i> (L.) Clairv.	-	-	AFS	-
<i>Corylus avellana</i> L.	péri	RFS	AFS	AFS
<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	péri	RFS	-	-
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	indif	indif	-	-
<i>Dactylis glomerata</i> L.	péri	indif	-	-
<i>Dactylis glomerata</i> subsp. lobata	-	-	AFS	-
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó	-	-	AFS	AFS
<i>Daphne laureola</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Daphne mezereum</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Dentaria bulbifera</i> (L.) Crantz	-	-	AFS	-
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	cœur	AFS	-	-
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	cœur	AFS	-	-
<i>Digitalis purpurea</i> L.	cœur	indif	-	-
<i>Dioscorea communis</i> (L.) Caddick & Wilkin	-	-	AFS	-
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	cœur	indif	AFS	-
<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray	cœur	indif	-	-
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	cœur	indif	AFS	AFS
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	-	-	AFS	AFS
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Epilobium montanum</i> L.	indif	indif	AFS	AFS
<i>Epipactis purpurata</i> Sm.	-	-	AFS	AFS
<i>Equisetum hyemale</i> L.	-	-	AFS	-
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Erica cinerea</i> L.	indif	RFS	-	-
<i>Euonymus europaeus</i> L.	péri	RFS	AFS	-
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	cœur	indif	-	-
<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Euphorbia dulcis</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Fagus sylvatica</i> L.	cœur	AFS	-	-
<i>Festuca altissima</i> All.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	indif	indif	AFS	AFS
<i>Festuca heterophylla</i> Lam.	cœur	indif	AFS	AFS
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	indif	RFS	-	-
<i>Fragaria vesca</i> L.	indif	RFS	-	AFS
<i>Frangula alnus</i> Mill.	cœur	indif	-	-
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	péri	RFS	-	-

<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker Gawl.	-	-	AFS	AFS
<i>Gagea spathacea</i> (Hayne) Salisb.	-	-	AFS	AFS
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Galium aparine</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	cœur	AFS	-	AFS
<i>Galium saxatile</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Galium sylvaticum</i> L.	cœur	indif	-	-
<i>Geranium robertianum</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Geum rivale</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Geum urbanum</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Glechoma hederacea</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	-	-	AFS	AFS
<i>Hedera helix</i> L.	péri	indif	-	-
<i>Helleborus viridis</i> L.	-	-	AFS	-
<i>Heracleum sphondylium</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Hieracium fuscocinereum</i> Norrl.	-	-	AFS	-
<i>Hieracium sabaudum</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Holcus lanatus</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Holcus mollis</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Hordelymus europaeus</i> (L.) Hartz	-	-	AFS	AFS
<i>Hyacinthoides non-scripta</i> (L.) Chouard ex Rothm.	péri	AFS	AFS	AFS
<i>Hypericum hirsutum</i> L.	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Hypericum montanum</i> L.	-	-	AFS	-
<i>Hypericum perforatum</i> L.	cœur	AFS	-	-
<i>Hypericum pulchrum</i> L.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Ilex aquifolium</i> L.	indif	indif	AFS	-
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	cœur	indif	-	-
<i>Isopyrum thalictroides</i> L.	-	-	AFS	-
<i>Juncus conglomeratus</i> L.	cœur	AFS	-	-
<i>Lamium galeobdolon</i> (L.) L.	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Larix decidua</i> Mill.	indif	indif	-	-
<i>Larix x marschlinii</i> Coaz	cœur	indif	-	-
<i>Lathraea squamaria</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Lathyrus linifolius</i> var. <i>montanus</i> (Bernh.) Bässler	-	-	AFS	AFS
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	-	-	AFS	AFS
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Lilium martagon</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.	péri	RFS	AFS	AFS
<i>Lonicera periclymenum</i> L.	indif	AFS	AFS	-
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	indif	RFS	AFS	-
<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.	cœur	AFS	-	-
<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy & Wilmott	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Luzula sylvatica</i> (Huds.) Gaudin	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Lysimachia nemorum</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	-	-	AFS	AFS
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	indif	indif	AFS	-
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Melampyrum pratense</i> L.	indif	indif	AFS	AFS
<i>Melica nutans</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Melica uniflora</i> Retz.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Melittis mellissophyllum</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Mercurialis perennis</i> L.	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Mespilus germanica</i> L.	indif	indif	AFS	-
<i>Milium effusum</i> L.	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	indif	indif	-	-

<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	cœur	AFS	-	-
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.	indif	indif	-	-
<i>Narcissus pseudonarcissus</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	indif	indif	AFS	AFS
<i>Orchis mascula</i> (L.) L.	-	-	AFS	AFS
<i>Oxalis acetosella</i> L.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Paris quadrifolia</i> L.	indif	indif	AFS	AFS
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt	-	-	AFS	-
<i>Phyteuma spicatum</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	péri	RFS	-	-
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière	indif	indif	-	-
<i>Pinus nigra</i> Arnold subsp. <i>laricio</i> Maire	indif	RFS	-	-
<i>Pinus sylvestris</i> L.	indif	RFS	-	-
<i>Platanthera chlorantha</i> (Custer) Rchb.	-	-	AFS	AFS
<i>Poa chaixii</i> Vill.	cœur	AFS	-	-
<i>Poa nemoralis</i> L.	péri	indif	AFS	AFS
<i>Poa trivialis</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	péri	AFS	AFS	AFS
<i>Polystichum aculeatum</i> (L.) Roth	-	-	AFS	AFS
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	indif	indif	-	-
<i>Populus tremula</i> L.	cœur	AFS	-	-
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räsch.	indif	AFS	-	-
<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke	indif	indif	AFS	AFS
<i>Prenanthes purpurea</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Primula elatior</i> (L.) Hill	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Primula vulgaris</i> Huds.	-	-	AFS	AFS
<i>Prunus avium</i> (L.) L.	péri	RFS	-	-
<i>Prunus spinosa</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	indif	AFS	-	-
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	-	-	AFS	AFS
<i>Pulmonaria officinalis</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Pyrus communis</i> L.	indif	RFS	AFS	-
<i>Pyrus communis</i> subsp. <i>pyraster</i> (L.) Ehrh.	-	-	-	AFS
<i>Quercus petraea</i> Liebl.	indif	AFS	-	-
<i>Quercus robur</i> L.	péri	indif	-	-
<i>Quercus rubra</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Ranunculus ficaria</i> L.	péri	indif	-	-
<i>Ranunculus lanuginosus</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Rhamnus carthartica</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Ribes alpinum</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Ribes rubrum</i> L.	indif	RFS	-	-
<i>Ribes uva-crispa</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Rosa arvensis</i> Huds.	indif	indif	-	-
<i>Rosa canina</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Rubus caesius</i> L.	indif	RFS	-	-
<i>Rubus fruticosus</i> L.	péri	AFS	-	-
<i>Rubus idaeus</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Rumex sanguineus</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	indif	indif	AFS	-
<i>Salix caprea</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Sambucus nigra</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Sambucus racemosa</i> L.	péri	indif	-	-
<i>Sanicula europaea</i> L.	-	-	AFS	AFS

<i>Scrophularia nodosa</i> L.	indif	indif	AFS	AFS
<i>Senecio hercynicus</i> Herborg	indif	indif	-	-
<i>Senecio ovatus</i> (G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.) Willd.	indif	indif	-	-
<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv.	indif	indif	-	-
<i>Solidago virgaurea</i> L.	indif	indif	-	AFS
<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz	cœur	indif	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	indif	indif	-	-
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Stachys sylvatica</i> L.	péri	indif	AFS	-
<i>Stellaria holostea</i> L.	indif	AFS	AFS	-
<i>Stellaria nemorum</i> L.	-	-	AFS	-
<i>Succisa pratensis</i> Moench	-	-	-	AFS
<i>Symphytum tuberosum</i> L.	-	-	AFS	-
<i>Teucrium scorodonia</i> L.	cœur	indif	-	-
<i>Tilia cordata</i> Mill.	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	indif	indif	AFS	-
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	-	-	AFS	-
<i>Ulmus minor</i> Mill.	péri	RFS	AFS	-
<i>Urtica dioica</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	cœur	AFS	AFS	AFS
<i>Veronica montana</i> L.	-	-	AFS	AFS
<i>Veronica officinalis</i> L.	cœur	AFS	-	-
<i>Viburnum lantana</i> L.	péri	RFS	-	-
<i>Viburnum opulus</i> L.	péri	indif	AFS	-
<i>Vicia sepium</i> L.	indif	AFS	-	AFS
<i>Vinca minor</i> L.	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Viola mirabilis</i> L.	-	-	AFS	-
<i>Viola reichenbachiana</i> Jord. ex Boreau	indif	AFS	AFS	AFS
<i>Viola riviniana</i> Rchb.	indif	indif	-	AFS

BRYOPHYTES

<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.	coeur	AFS	-	-
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	indif	indif	-	-
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	cœur	AFS	-	-
<i>Eurhynchium striatum</i> (Schreb. ex Hedw.) Schimp.	indif	indif	-	-
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	indif	indif	-	-
<i>Leucobryum glaucum</i> (Hedw.) Angstr.	cœur	AFS	-	-
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	indif	indif	-	-
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	cœur	indif	-	-
<i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L. Sm.	cœur	AFS	-	-
<i>Rhytidiadelphus loreus</i> (Hedw.) Warnst.	indif	indif	-	-
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	indif	indif	-	-
<i>Scleropodium purum</i> (Hedw.) Limpr.	cœur	indif	-	-
<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw.) Schimp.	cœur	AFS	-	-

Encadré 1. Proposition d'une liste courte et robuste de 30 espèces de forêts anciennes de plaine.

<i>Acer campestre</i> L.	<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy & Wilmott
<i>Anemone nemorosa</i> L.	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.
<i>Asarum europaeum</i> L.	<i>Luzula sylvatica</i> (Huds.) Gaudin
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	<i>Melica uniflora</i> Retz.
<i>Carex digitata</i> L.	<i>Mercurialis perennis</i> L.
<i>Carex remota</i> L.	<i>Milium effusum</i> L.
<i>Carex sylvatica</i> Huds.	<i>Oxalis acetosella</i> L.
<i>Convallaria majalis</i> L.	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.
<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	<i>Primula elatior</i> (L.) Hill
<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn
<i>Festuca altissima</i> All.	<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz
<i>Hyacinthoides non-scripta</i> (L.) Chouard ex Rothm.	<i>Tilia cordata</i> Mill.
<i>Hypericum hirsutum</i> L.	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.
<i>Hypericum pulchrum</i> L.	<i>Vinca minor</i> L.
<i>Lamium galeobdolon</i> (L.) L.	<i>Viola reichenbachiana</i> Jord. ex Boreau

3.3.4.2 Une guilde d'espèces spécialistes forestières

Une synthèse des travaux effectués permet de dresser un profil biologique et écologique détaillé des AFS. Les AFS répondent au compromis théorique entre capacité de dispersion d'un côté et longévité et capacité de recrutement de l'autre [624]. Un pourcentage plus élevé d'hémicryptophytes (*Melica uniflora* Retz, *Milium effusum* L., *Oxalis acetosella* L.) et parfois de géophytes (*Anemone nemorosa* L., *Convallaria majalis* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm, *Stellaria holostea* L.) est rencontré dans les AFS, alors que les RFS sont plus fréquemment des phanérophytes (*Prunus spinosa* L., *Ribes rubrum* L., *Ribes uva-crispa* L., *Sambucus nigra* L., *Viburnum lantana* L.) et parfois des chaméphytes (*Erica cinerea* L., *Hedera helix* L., *Rubus caesius* L.) [509, 593, 601]. En forêt tempérée, la plus grande richesse en espèces arbustives observée dans les forêts récentes peut être la conséquence de la colonisation d'anciennes terres agricoles : ces espèces sont les legs des premiers stades de succession riches en chaméphytes et nanophanérophytes.

Concernant les stratégies de Grime, la stratégie de tolérance au stress (type S) est plus courante chez les AFS, tandis que la stratégie rudérale (type R) est plus fréquente dans les RFS [509, 553, 625].

Le lien entre masse ou longueur des graines et continuité forestière varie selon les études : certains auteurs ont montré que les AFS ont en moyenne des graines plus lourdes [592, 594] alors que d'autres ont détecté la tendance inverse [593, 601]. Une telle incohérence concernant la masse de la graine pourrait s'expliquer par la fréquence plus élevée parmi les RFS d'espèces produisant des baies ou des drupes dispersées par des oiseaux [593]. Une plus grande vitesse terminale de la graine a été détectée pour les AFS [594]. De plus, les AFS ont plus souvent des modes de dispersion à courte distance, notamment par barochorie et myrmécochorie [509, 593, 601], alors que la dispersion par les animaux (épi- et endozoochore), en particulier chez les ongulés, est rencontrée plus fréquemment chez les RFS [511, 589, 623]. Cependant, d'autres études n'ont pas mis en évidence de lien clair entre mode de dispersion et capacité de colonisation [594, 626].

Les AFS affichent une dynamique de recolonisation lente car elles ont une faible fécondité, un âge plus élevé de première reproduction, une croissance plus souvent clonale, demandent des conditions de germination particulières et ne forment pas de banque de graines persistantes dans le sol [592, 627]. Ce profil limite le recrutement lorsque des perturbations ouvrent la canopée et créent des conditions favorables à la germination des graines et à la reproduction des plantes [497].

À ces différences liées aux performances écologiques, à la régénération, à la persistance et à la dispersion s'ajoutent des différences marquées pour des traits liés aux besoins en ressources (nutriments, lumière) : les *AFS* sont souvent plus sciaphiles, plus acidiphiles, et moins exigeantes en azote que les *RFS* ^[509, 553, 593].

Même si la combinaison précise de traits de vie expliquant la réponse des espèces à la continuité forestière a été peu abordée ¹⁷⁵, le profil écologique des *AFS* indique qu'elles sont très sensibles à la perte et à la fragmentation de l'habitat et forment donc un groupe d'espèces vulnérables ^[497]. Le taux moyen de colonisation des *AFS* dans les forêts récentes serait particulièrement faible : moins de 2,5 m par an selon différents auteurs ^[511, 623, 628, 629].

Cependant, ce taux de colonisation des *AFS* reste sujet à débat. Brunet *et al.* ^[630] ont cherché à dépasser les limites méthodologiques des études précédentes et ont souligné que le taux de colonisation de la moitié des plantes analysées était en moyenne dix fois plus élevé (de 3 à 11,5 m.an⁻¹) que généralement indiqué. De plus, des événements rares de dispersion à longue distance peuvent expliquer ces taux de colonisation plus élevés que prévu ^[631]. Cependant, Matlack ^[632], par une approche de modélisation de la dynamique de colonisation dans une région presque entièrement défrichée entre 1650 et 1750, arrive à la conclusion que, même si des dispersions extrêmes peuvent influencer la répartition continentale des espèces forestières à une échelle millénaire, la dispersion moyenne domine la distribution des plantes à une échelle séculaire. Le risque est élevé que les espèces à faible capacité de colonisation déclinent dans les zones présentant un turn-over rapide des habitats forestiers ^[632]. Par ailleurs, une autre approche de modélisation a indiqué que les *AFS* avaient un faible taux de renouvellement, dans lequel une capacité de colonisation limitée était associée à une faible propension à l'extinction ^[306], et pouvaient présenter un potentiel de colonisation plus important ^[587]. Quoi qu'il en soit, évaluer le taux de colonisation des plantes et sa variabilité restent un défi majeur en écologie ^[633].

3.3.4.3 Limitation par la dispersion et le recrutement

Ces héritages des usages passés sur les communautés biotiques s'expliquent par deux mécanismes qui fonctionnent comme des goulots d'étranglement au cours du processus de colonisation : (a) la limitation par la dispersion, à la fois dans le temps et dans l'espace, et (b) la limitation par le recrutement (Figure 25 et § 3.1.2.2). Il en résulte une limitation par la dispersion lorsque les semences n'arrivent pas dans les forêts post-agricoles, en raison de leur faible capacité de dispersion ou du manque de sources de semences ^[634]. La limitation par l'établissement intervient lorsque des individus arrivent sur un site sans parvenir à s'établir ni survivre ^[635].

La déforestation à des fins agricoles a supprimé les espèces présentes dans le sous-étage et la banque de semences du sol, mais a également modifié les conditions du site et les interactions biotiques (compétition, mutualisme, herbivorie ou prédation). Les usages agricoles antérieurs en Europe et en Amérique du Nord ont laissé des traces sur les caractéristiques physico-chimiques des sols forestiers. Les sols forestiers récents ont généralement un pH, des niveaux de nutriments et de phosphore et une nitrification plus élevés, un rapport C/N et une porosité inférieurs à ceux des sols forestiers anciens, mais ces tendances varient selon les études et les paramètres du sol ^[513, 572, 593, 628, 636]. Dans l'ensemble, les legs agricoles sur les propriétés chimiques des sols forestiers récents sont liés à deux processus : (1) enrichissement en phosphore et en cations basiques en raison de l'amendement et de la fertilisation (chaux et fumier) ^[513] et (2) nitrification plus élevée et lessivage des nitrates dans les forêts récentes ^[637]. De plus, les propriétés chimiques du sol changent lentement avec la succession forestière en cours, avec l'acidification du sol et la perte de cations basiques causée par la redistribution des éléments nutritifs du sol vers la biomasse ^[497].

¹⁷⁵ Mais voir Verheyen ^[592] pour une approche par groupes émergents et Kimberley *et al.* ^[594] qui ont détecté les syndromes de traits des *AFS* par arbre de classification.

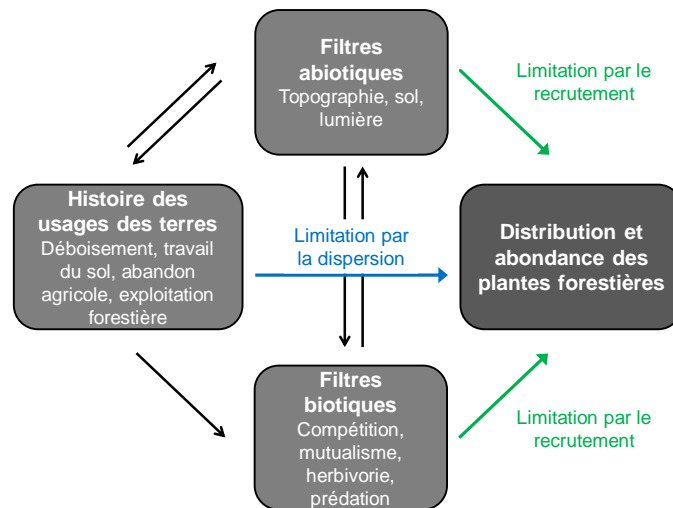


Figure 25. Diagramme conceptuel illustrant les effets directs et indirects de l'histoire des usages des terres sur la distribution et l'abondance des espèces de forêt ancienne. Le déboisement détruit ou fragmente les communautés de sous-bois forestiers, l'abandon agricole crée de nouveaux habitats non occupés, dont la colonisation est contrôlée par les capacités de dispersion de espèces. Le passé agricole peut aussi conduire à une limitation par le recrutement des populations de plantes en raison des modifications persistantes de l'environnement biotique et abiotique. Tiré de Bergès et Dupouey [54].

Les capacités de dispersion et d'établissement limitent la vitesse de recolonisation des espèces forestières après abandon agricole ou pastoral, mais l'importance des différents processus reste débattue. De nombreuses études concluent que la dispersion seule est limitante [634, 638-640] ; un nombre plus limité de travaux ont trouvé des preuves de la limitation par le recrutement uniquement [641, 642] et d'autres concluent que la dispersion et les filtres environnementaux jouent tous les deux un rôle [643, 644], mais avec un rôle un peu plus important de la dispersion pour certains [645].

L'hypothèse de la limitation par le recrutement a été examinée en comparant la performance de plusieurs espèces en forêt ancienne et en forêt récente ou par une expérience de semis de graines d'espèces en forêt récente. Ces expériences d'introduction donnent des réponses à court terme [638, 646], mais il faudrait davantage d'expériences de longue durée pour confirmer cette tendance [560]. Même après 45 ans de transplantation, Van der Veken *et al.* [647] ont observé un faible taux de propagation de *Hyacinthoides non scripta* dans les forêts récentes et ont conclu que la mise en place de populations viables prenait beaucoup de temps. A ce titre, la prédation des semences après dispersion des plantes forestières dans les forêts récentes pourrait jouer un rôle majeur en réduisant le succès de la restauration [648].

En conclusion, la colonisation des forêts récentes est aujourd'hui considérée comme un processus en trois étapes dans lequel la disponibilité limitée de semences est suivie d'un faible succès de recrutement et d'une persistance variable [560, 649]. De plus, il semble assez vain de chercher à hiérarchiser les processus, car leur importance relative dépend du contexte [554, 640]. Les legs des usages passés résultent d'une combinaison complexe de paramètres : pool d'espèces régional, niveau de fragmentation de la forêt, date du reboisement et ampleur des différences biophysiques entre forêts anciennes et récentes.

3.4 Ecologie du paysage

Dans cette partie, nous synthétisons les connaissances sur la réponse de la biodiversité à la fragmentation (§ 3.4.1) et sur la réponse des traits de vie des communautés floristique à la connectivité paysagère (§ 3.4.2). Nous poursuivons en présentant plusieurs hypothèses ou concepts qui font débat en écologie du paysage : l'hypothèse de la quantité d'habitat (§ 3.4.3), l'hypothèse alternative de l'hétérogénéité du paysage (§ 3.4.4) et la notion d'échelle d'influence du paysage (§ 3.4.5).

Nous abordons aussi en détail la question de la création de lisières entre taches d'habitats et la matrice environnante, qui est l'un des effets directs importants de la fragmentation des habitats. La partie suivante est ainsi consacrée à la portée et à la magnitude des effets lisière en milieu forêt (§ 3.4.6), puis la dernière partie du chapitre s'intéresse à l'impact fragmentant des infrastructures routières sur la biodiversité forestière, avec un focus sur les routes forestières (§ 3.4.7).

3.4.1 Impact de la fragmentation sur la biodiversité

Au cours des années, de nombreux tests empiriques, reposant sur des approches observationnelles ou des expérimentations manipulatives, ont été proposés pour évaluer si les théories liées à la fragmentation s'appliquaient dans le monde réel et pour fournir des recommandations pour la gestion et la conservation de la biodiversité dans paysages fragmentés ^[66]. De nombreux débats ont eu lieu et se poursuivent encore aujourd'hui sur la taille et la distribution des fragments, sur le rôle relatif de la quantité d'habitat et de l'isolement des fragments, sur le rôle de la connectivité et sur l'intérêt des corridors comme solution possible pour compenser les effets de la fragmentation sur la biodiversité ^[54, 650-655].

Les différentes théories présentées (*ETIB*, métapopulation, métacommunauté) ont apporté beaucoup à la connaissance de l'impact de la fragmentation sur les espèces et les communautés, en proposant des modèles sous-jacents de plus en plus réalistes, mais elles n'intègrent pas tous les processus qui entrent en jeu.

Malgré son apport indéniable, l'application de l'*ETIB* aux paysages terrestres fragmentés dans les études observationnelles a apporté des résultats contrastés. Certains facteurs, difficiles à contrôler mais potentiellement confondants, n'ont pas été pris en compte dans la théorie d'origine, comme les effets lisière, la libération de la compétition dans les fragments, l'échelle spatiale et temporelle des fragments et des taxons dans les expérimentations, les différences de réponses entre espèces ou encore le rôle des corridors ^[66, 656, 657]. De plus, même si les études observationnelles ont apporté des enseignements importants ^[277, 658], elles ont des limites car la plupart du temps il manque un témoin, des réplicats, un processus de randomisation et un état initial avant fragmentation ^[659]. Pour pallier les limites des approches observationnelles, plusieurs expérimentations manipulatives ont émergé à partir de la fin des années 1970 dans le but de mieux isoler les effets de la fragmentation, de la perte et de la dégradation des habitats ^[276, 660-663].

Haddad *et al.* ^[65] proposent une synthèse des résultats acquis par ces expérimentations manipulatives de fragmentation couvrant plusieurs biomes et reposant sur des suivis de biodiversité allant jusqu'à 35 ans (Figure 26) : ils concluent que la fragmentation des habitats réduit la biodiversité de 13 à 75% et porte préjudice aux fonctions clés des écosystèmes en diminuant la biomasse et en altérant les cycles des nutriments (Figure 27). Les effets sont plus importants dans les fragments les plus petits et les plus isolés, et ils s'amplifient avec le temps (Figure 28).

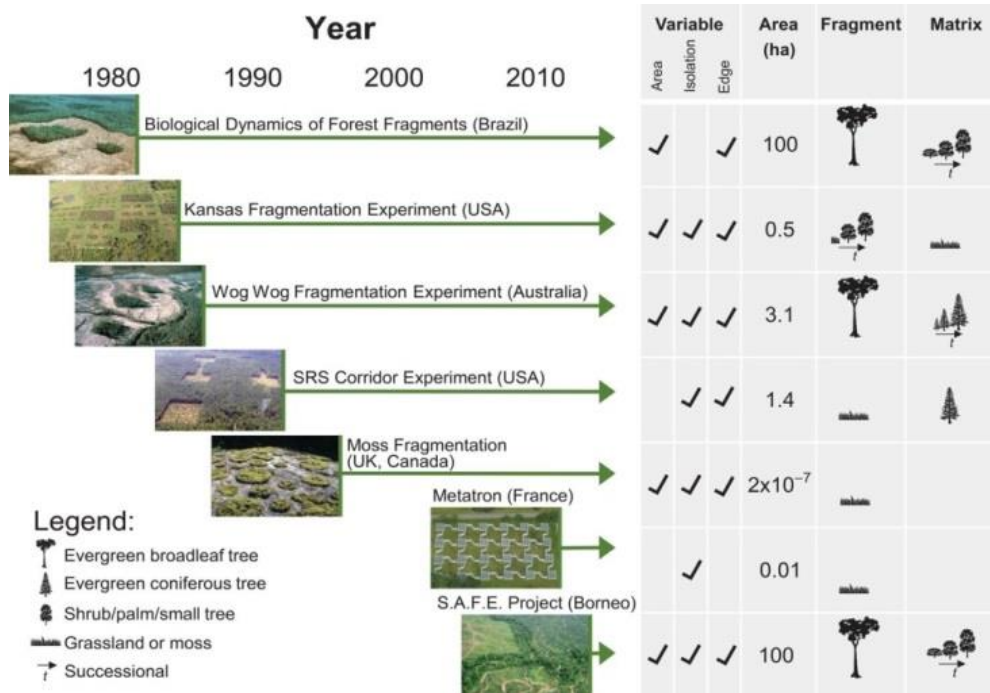


Figure 26. Présentation synthétique des sept expérimentations manipulatives de fragmentation à travers le monde. Toutes les expériences ont été menées en continu depuis le moment indiqué par le début de la flèche associée (à l'exception de l'expérience "Moss fragmentation", qui contient une série d'études sur près de deux décennies). Les variables étudiées dans chaque expérience sont cochées. La valeur de surface indique celle du plus grand fragment de l'expérimentation. Les symboles sous "Fragment" et "Matrice" indiquent la communauté dominante et sa hauteur relative, avec le cas de la succession représenté par des arbres de taille croissante. Tiré de Haddad *et al.* [65].

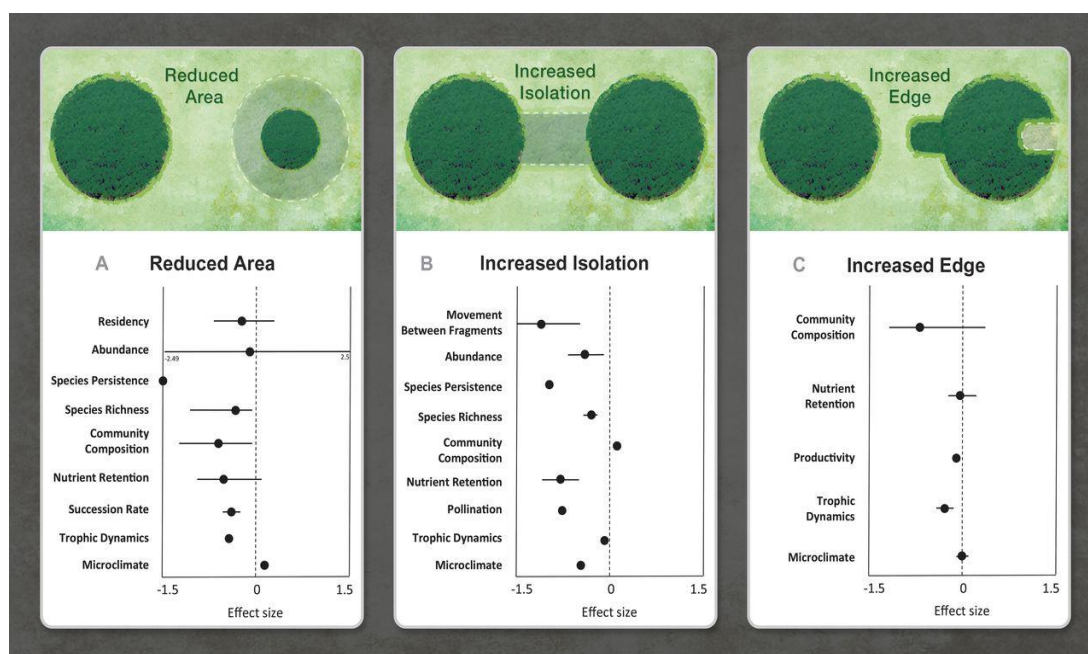


Figure 27. Bilan des effets de la fragmentation. (A à C) Pour chaque traitement de fragmentation [réduction de la surface dans le BDFFP, Wog Wog, Kansas (A) ; isolement accru dans le SRS et le Moss (B) ; augmentation de la part de lisière dans toutes les expériences (C)], sont résumées les principales conclusions pour les processus écologiques à tous les niveaux d'organisation. Chaque point représente, pour un processus écologique donné, la taille moyenne de l'effet [calculée sous la forme du rapport de réponse logarithmique ou *log response ratio* : $\log(\text{moyenne dans un traitement plus fragmenté} / \text{moyenne dans un traitement non ou moins fragmenté})$]. Les tailles d'effet sont statistiques, de sorte que des valeurs négatives ou positives pourraient représenter une fonction de dégradation. Les barres horizontales représentent la plage de valeurs lorsqu'un point est représenté par plusieurs études. Tiré de Haddad *et al.* [65].

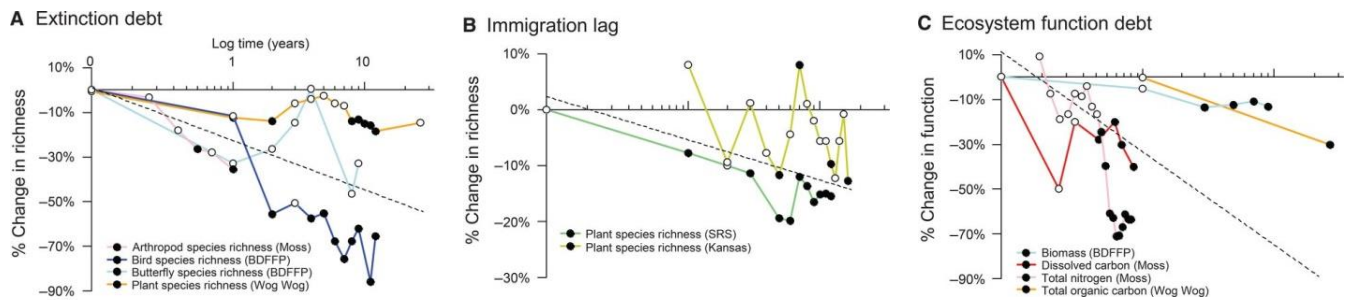


Figure 28. Effets retards de la fragmentation sur la dégradation des écosystèmes. (A) La dette d'extinction représente une perte décalée d'espèces due à la fragmentation. (B) Le crédit d'immigration représente les différences de richesse des espèces causées par une plus petite surface de fragments ou un isolement accru lors de la succession végétale dans ces fragments. (C) La dette de fonctionnement des écosystèmes représente les changements décalés du fonctionnement des écosystèmes dus à la réduction de la taille des fragments ou à un isolement accru. Le pourcentage de perte est calculé comme un changement proportionnel dans les traitements fragmentés [par exemple : (nombre d'espèces dans le fragment - nombre d'espèces dans le contrôle) / (nombre d'espèces dans le contrôle) × 100]. Les comparaisons concernent des fragments et des témoins qui ont la même surface avant et après la fragmentation, des fragments par rapport aux témoins non fragmentés, ou des petits fragments par rapport aux grands fragments. Les symboles remplis indiquent les moments où les effets de la fragmentation sont devenus significatifs, tels que déterminé par les études initiales. Les pentes moyennes (lignes pointillées) ont été estimées à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes. Les pentes moyennes (moyenne et erreur-type) sont les suivantes : (A) -0,22935 (0,07529) ; (B) -0,06519 (0,03495) ; (C) -0,38568 (0,16010). Tiré de Haddad *et al.* [65].

3.4.2 Réponse fonctionnelle des communautés floristiques à la connectivité paysagère

Pour les plantes, la connectivité influence leur distribution spatiale au sein des paysages fragmentés à travers le processus de dispersion, alors que pour les animaux, l'ensemble des types de déplacements sont concernés (quotidiens, saisonniers et de dispersion) [77].

Pour la plupart des plantes, la dispersion implique le transfert de propagules (graines, spores, bulbes et autres fragments de plantes) et/ou de pollen par l'intermédiaire de vecteurs biotiques et abiotiques [664]. Par conséquent, la connectivité fonctionnelle des plantes peut changer non seulement à la suite d'une modification de la structure du paysage, mais aussi en raison de changements dans le type, le comportement ou l'abondance des vecteurs de dispersion, ou dans la capacité des plantes à utiliser ces vecteurs. De plus, pour que la connectivité fonctionnelle soit réalisée, la dispersion des propagules et du pollen doit être réelle ; cela signifie que les graines doivent non seulement arriver (après la dispersion des graines) ou être produites (après la dispersion du pollen), mais qu'elles doivent également entraîner l'établissement d'une nouvelle plante adulte [665]. D'un point de vue génétique, les individus qui en résultent doivent également se reproduire pour que leurs gènes soient intégrés dans la population. Par conséquent, la connectivité fonctionnelle des plantes dépend à la fois des processus dans les taches d'habitat source et puits et dans la matrice, et des caractéristiques et du comportement des vecteurs de dispersion des propagules et du pollen (Figure 29) [664].

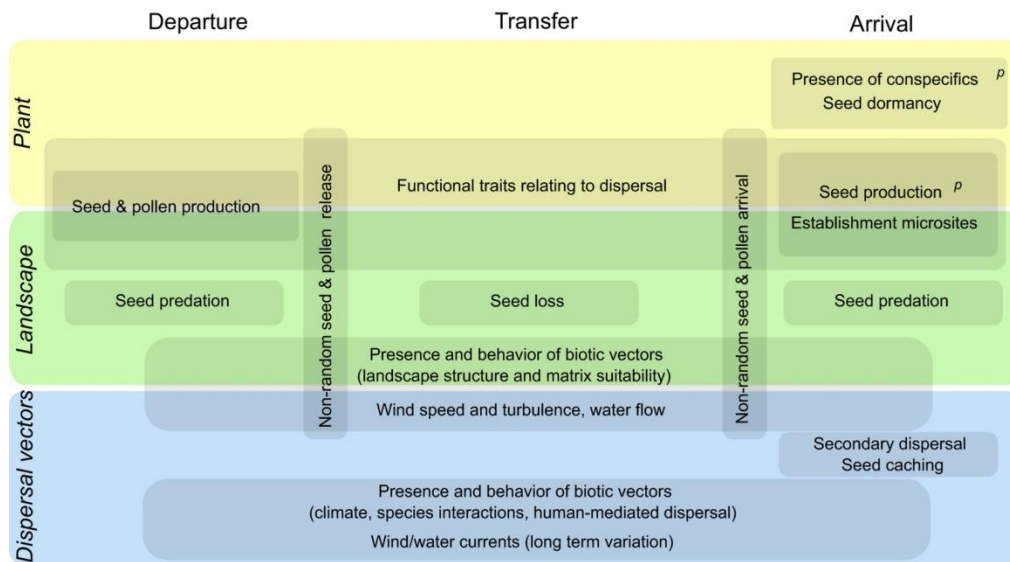


Figure 29. Les facteurs paysagers peuvent être des déterminants importants de la connectivité fonctionnelle des plantes, mais leur influence s'étend bien au-delà des structures de connexion dans le paysage. L'influence du paysage est toujours modulée par l'espèce végétale ou le vecteur de dispersion, tandis que les fluctuations ou les changements dans le transfert des disperseurs de semences et de pollen ainsi que les changements climatiques à long terme peuvent modifier la connectivité fonctionnelle sans changement associé dans la structure du paysage. Les caractéristiques fonctionnelles des espèces végétales étudiées déterminent la probabilité de dispersion par différents vecteurs, ainsi que l'établissement ou la dormance éventuelle des graines. La plupart des facteurs sont communs entre la connectivité fonctionnelle par la dispersion des graines et la pollinisation, même si l'efficacité de la pollinisation dépend aussi de la présence de congénères et de la production de graines après pollinisation (indiquée par p). Tiré d'Auffret *et al.* [664].

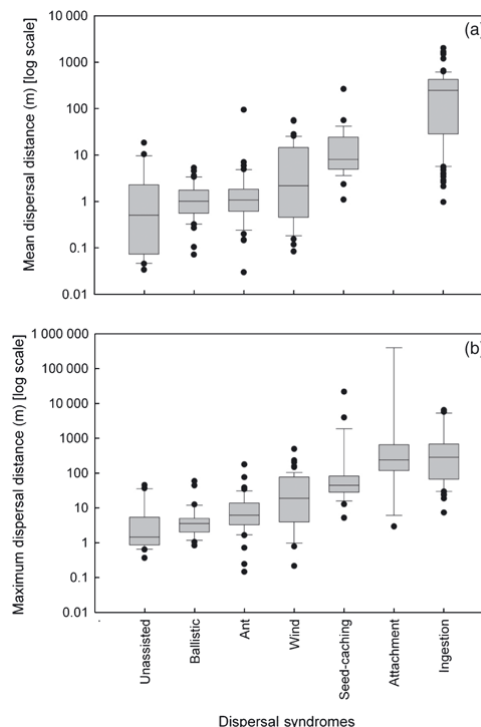


Figure 30. Relations entre (a) la distance moyenne de dispersion ($n=302$) ou (b) la distance maximale de dispersion ($n=317$) et les modes de dispersion : sans assistance, balistique, dispersion par les fourmis, par le vent, ensemencement, fixation et ingestion. Représentation par boîte à moustaches : les moustaches représentent les 10^{ème} et 90^{ème} percentiles, tandis que la case grise représente les 25^{ème}, 50^{ème} (médiane) et 75^{ème} percentiles. Les transports par l'eau (moyenne et maximum) et par la fixation sur les animaux (moyenne) ont été exclus en raison de la faible taille de l'échantillon. Tiré de Thomson *et al.* [666].

La capacité des plantes à se disperser au sein de paysages fragmentées dépend en grande partie de leur mode de dispersion et de la fréquence d'événements de dispersion à longue distance [77, 667]. Les meilleurs modèles prédictifs de la distance de dispersion de 576 plantes incluent le mode de dispersion, la forme biologique (arbre, arbustes, herbacée) et la vélocité terminale^{176, 177} [667]. Des prédictions un peu moins bonnes mais de qualité suffisante sont possibles à partir du mode de dispersion, de la forme biologique et de données taxonomiques et peuvent s'appliquer à toutes les espèces. Parmi les prédicteurs, le poids des graines n'est pas retenu dans les modèles, comme pour d'autres études [666], en raison de la corrélation entre poids de la graine et taille de la plante [669]. Les distances de dispersion maximale augmentent en moyenne dans l'ordre suivant selon Tamme *et al.* [667] : vent (sans mécanismes spéciaux) (1,1 m), balistique (3,6 m), fourmis (6,5 m), vent (avec mécanismes spéciaux) (47,6 m), animaux (196 m). De plus, les distances de dispersion maximale augmentent des plantes herbacées (5,2 m) aux arbustes (24,4 m) et aux arbres (215 m). L'ordre obtenu par Thomson *et al.* [666] est similaire, mais les classes diffèrent légèrement (Figure 30) : plusieurs sous-classes sont considérées pour la zoochorie, avec l'ordre croissant suivant : dyszoochorie, épizoochorie et endozoochorie. Cette hiérarchie des modes de dispersion en termes de distance de dispersion moyenne ou maximale est globalement retrouvée dans différents travaux qui abordent cette question [670-673].

Parmi les modes de dispersion, la dispersion par l'homme et ses activités est encore assez peu étudiée en écologie fonctionnelle, alors qu'elle vient s'ajouter aux changements d'usage du sol et à ses conséquences sur la fragmentation des habitats. En effet, l'homme, ses activités et les déplacements associés (*cf.* § 3.4.7) constituent un autre vecteur de dispersion biotique (*hémérochorie*), capable de disperser les graines jusqu'à de très longues distances [674-678]. Les graines peuvent s'attacher à des vêtements, des véhicules de transport, des engins agricoles ou forestiers ou des marchandises [679-685], et la dispersion qui s'ensuit à différentes échelles est déterminée par le paysage et les modèles de mouvement [686]. De plus, les humains peuvent modifier les modèles de connectivité fonctionnelle par le transport d'autres disperseurs biotiques, comme le bétail qui peut disperser des graines entre des taches d'habitat isolées, sans que cela n'entraîne de changements dans la connectivité structurelle [687-692]. Dans le même temps, l'homme peut aussi avoir un effet positif volontaire sur la biodiversité, par des actions de restauration (restauration d'habitats par plantation), des actions dédiées au bien-être humain (migration assistée de plantes utiles à l'homme), ou par des modifications directes ou indirectes de la dispersion des espèces : création de corridors, de taches relais, de nouveaux habitats, ou bien (ré)introduction de vecteurs de dispersion indigènes ou exotiques [678]. Bullock et Pufal [678] proposent ainsi de reconsidérer la question de la dispersion par l'homme et de la généraliser en deux grandes catégories de dispersion : la dispersion par l'homme en tant que vecteur (*human-vector dispersal*) et la dispersion altérée par l'homme (*human-altered dispersal*), c'est-à-dire les changements indirects sur les patrons de dispersion des espèces induits par la dégradation des écosystèmes par l'homme. D'ailleurs, l'hémérochorie est reconnue dans la dispersion des plantes exotiques [680, 681], et son interférence avec les autres processus de dispersion dans les écosystèmes mériterait des recherches plus approfondies [678].

Au-delà du mode de dispersion, la capacité de dispersion des espèces dépend d'une association de traits qui déterminent leur capacité à produire un grand nombre de disperseurs (nombre de graines, capacité de multiplication végétative) et sur de longues distances (poids ou volume des graines, vélocité terminale, temps de rétention dans l'intestin des animaux) [664, 668, 693, 694]. Une hypothèse est donc que les traits associés à une faible capacité de dispersion sont plus sensibles aux effets de la fragmentation entre taches d'habitats.

De manière générale, seules les approches expérimentales mettent en évidence un effet positif des corridors sur les communautés végétales : l'expérimentation de la *Savannah River Site* montre ainsi après 18 ans de suivis une augmentation de la richesse de 14% pour les taches connectées par rapport aux taches non connectées [695] (*cf.* § 3.5.3.1). En revanche, aucune tendance claire n'est détectée sur l'effet positif des corridors sur la diversité floristique dans les approches corrélatives [77].

¹⁷⁶ La vélocité terminale d'une graine est la vitesse de chute de la graine dans l'air stable [668].

¹⁷⁷ Les modèles incluant la vélocité maximale ne s'appliquent qu'à un sous-jeu de 247 espèces (données disponibles).

Dans les paysages fragmentés, les fragments d'habitats deviennent plus hétérogènes, ce qui conduit à une divergence des communautés locales ^[696]. De plus, la limitation par la dispersion peut conduire aussi à accroître cette divergence entre les communautés locales à l'échelle des métacommunautés, et donc réduire leur similarité ^[696]. Cette hypothèse d'une plus grande similarité des communautés floristiques lorsque la connectivité paysagère est meilleure a été démontré dans plusieurs travaux de recherche ^[697, 698].

La fragmentation des habitats diminue en théorie la richesse des espèces au sein des communautés locales, car elle agit comme un filtre écologique fort, en sélectionnant les espèces qui sont capables de se disperser et de survivre dans des taches isolées ^[699]. On peut faire l'hypothèse que les espèces spécialistes devraient être plus affectées par la perte de connectivité que les espèces généralistes, car les corridors seraient pour les spécialistes des habitats de moindre qualité que les habitats environnants. Les communautés végétales dans des taches isolées pourraient donc contenir plus d'espèces généralistes que d'espèces spécialistes par rapport à celles des taches connectées. Cette hypothèse est confirmée dans les communautés de prairie, les espèces spécialisées diminuant davantage que les espèces généralistes en réponse à la perte de connectivité structurelle ^[700-702] ou uniquement à la perte de connectivité fonctionnelle ^[703]. Ainsi, différents types de corridors écologiques peuvent interagir dans un paysage. Par exemple, les corridors de prairie entre taches forestières pourraient renforcer l'effet des corridors boisés entre taches forestières connectées, mais uniquement pour les espèces forestières généralistes. Ces interactions entre types de corridors peuvent aller de la complémentarité potentielle pour les espèces généralistes à l'antagonisme potentiel pour les espèces spécialisées, où un type de corridor écologique est favorable, tandis que l'autre constitue une barrière ^[72]. Ainsi, il est intéressant d'analyser la complémentarité entre différents types de corridors écologiques dans les études sur la réponse des communautés végétales à la connectivité paysagère ^[704].

L'analyse de la réponse des communautés de plantes à la connectivité au travers de leur composition fonctionnelle permet de synthétiser et de comprendre les réponses individuelles hétérogènes des espèces afin de fournir une explication fonctionnelle du rôle du paysage et de la connectivité sur l'assemblage des communautés, par le biais des groupes émergents ou par l'analyse de la réponse de chaque trait ^[705]. Une synthèse des travaux sur la question dans différents types de milieux (forêts, prairies, landes, bords de routes, fossés, voir Table 1 dans ^[72]) souligne que les plantes répondent à la connectivité paysagère au travers des traits de vie associés à la dispersion ^[71, 78, 697, 700, 702, 706-709]. Une autre synthèse sur le sujet souligne que les traits fonctionnels liés à la persistance des espèces mériteraient d'être mieux étudiés ^[710].

Un autre volet de l'écologie fonctionnelle s'intéresse à la structure fonctionnelle des traits de vie au sein des communautés. Les hypothèses prédisent que les filtres environnementaux conduisent à une convergence des traits de vie adaptés aux caractéristiques environnementales ^[711]. De plus, deux hypothèses opposées prédisent le rôle des filtres biotiques sur la variabilité des traits de vie au sein des communautés : une divergence des traits par le processus de différenciation de niche ^[712] ou une convergence des traits par le processus d'exclusion compétitive¹⁷⁸ ^[713]. La transposition de ces théories à l'échelle paysagère ouvre des perspectives de recherche intéressantes pour comprendre la réponse des traits de vie des plantes à la fragmentation du paysage ^[72]. En réponse à une réduction de la connectivité, il pourrait y avoir un filtre des communautés floristiques à l'échelle paysagère vers des syndromes de traits permettant une dispersion élevée, à savoir une faible diversité fonctionnelle et des valeurs de traits moyens qui convergent vers une production de graines élevée et des traits permettant une dispersion à longue distance ^[72]. L'utilisation d'indices de connectivité fonctionnelle (comme les modèles de fonction d'incidence *IFM* ou les indices issus de la théorie des graphes comme l'indice *PC*), qui intègrent la distance de dispersion des espèces, devraient être généralisés dans les travaux sur les plantes, en particulier à l'échelle de la communauté ^[72]. Ce point sera développé dans le projet scientifique (*cf.* § 5.3.2).

¹⁷⁸ Exclusion des espèces les moins compétitives.

3.4.3 Hypothèse de la quantité d'habitat et test de cette hypothèse

3.4.3.1 Définition

L'hypothèse de la quantité d'habitat (*habitat amount hypothesis, HAH*) proposée par Fahrig ^[655] prédit que la richesse des espèces dans un site d'échantillonnage est indépendante de la taille de la tache dans laquelle le site d'échantillonnage est situé (sa "tache locale"), sauf si la taille de cette tache contribue à la quantité d'habitat dans le paysage local du site échantillonné. Autrement dit, l'hypothèse remplace deux variables prédictives, la taille de la tache et son isolement, par une seule variable prédictive, la quantité d'habitat à l'échelle du "paysage local" du site d'échantillonnage ¹⁷⁹ (Figure 31). Selon cette hypothèse, les processus de colonisation-extinction opèrent à l'échelle du site échantillonné et il n'est pas nécessaire d'évaluer les dynamiques colonisation-extinction au niveau de la tache d'habitat ^[655].

Plusieurs précautions doivent être prises pour tester l'hypothèse *HAH* : (1) l'habitat doit être défini de manière appropriée pour l'espèce ou le groupe d'espèce analysé, avec les limites et approximations que cela soulève dès lors qu'on applique l'hypothèse *HAH* à la richesse spécifique ^[655] ; (2) il est préférable d'estimer la quantité d'habitat à une échelle spatiale qui soit celle de l'échelle d'influence du paysage ou *scale of effect* ^[714, 715], en lien avec les capacités de déplacement des espèces étudiées ¹⁸⁰ (cf. § 3.4.5) ; (3) l'hypothèse *HAH* considère le paysage comme une structure binaire habitat/ non habitat, mais cela ne veut pas dire que le rôle de la matrice sur la richesse spécifique est écarté. L'hypothèse *HAH* considère simplement que la relation entre richesse spécifique et quantité d'habitat est primordiale, et que l'effet de la qualité de la matrice est secondaire ^[655, 716].

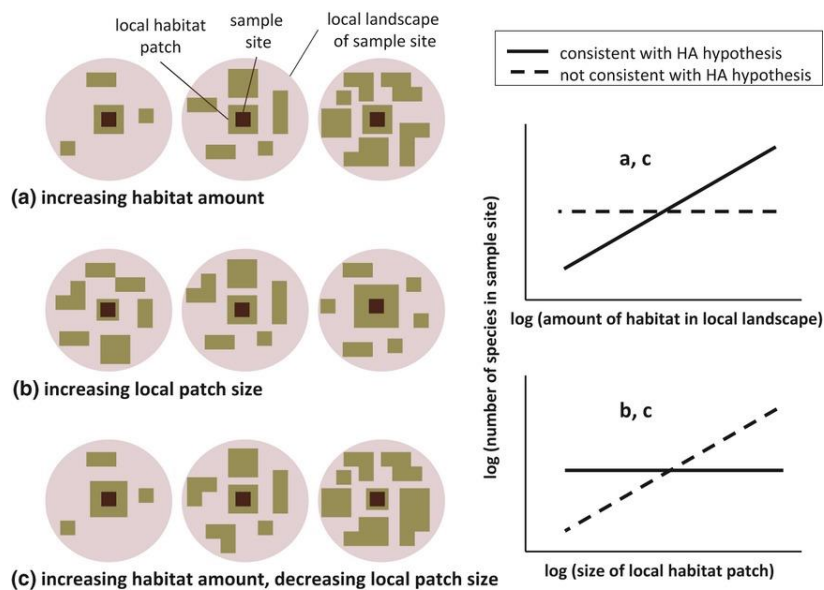


Figure 31. Prévisions de l'hypothèse de la quantité d'habitat (*HAH*). Cette hypothèse prédit que la richesse spécifique dans un site d'échantillonnage donné (carrés noirs centraux) augmente avec la quantité d'habitat dans le paysage local [scénarios (a) et (c) ; illustrés sur le graphique du haut à droite]. En outre, si la quantité d'habitat dans le paysage local reste constante, la richesse spécifique dans le site d'échantillonnage devrait être indépendante de la taille de la tache d'habitat contenant le site d'échantillonnage (la tache locale) [scénario (b), illustré sur le graphique du bas], et la richesse spécifique dans le site d'échantillonnage devrait augmenter avec la quantité d'habitat dans le paysage local, même si la taille de la tache locale diminue [scénario (c), illustré dans le graphe du haut]. A noter qu'il n'y a pas de prévision pour la taille de la tache locale dans le scénario (a) ou pour la quantité d'habitat dans le scénario (b), car ces deux indices ne varient pas dans ces scénarios. Le scénario (c) fait varier à la fois la taille de la tache locale et la quantité d'habitat. Extrait de Fahrig ^[655].

¹⁷⁹ A condition que la richesse spécifique soit mesurée sur des placettes de surface fixe et non sur l'ensemble de la tache.

¹⁸⁰ Des travaux de modélisation suggèrent que l'échelle d'influence du paysage (*scale of effect*) opère à 4 à 9 fois la distance de dispersion médiane et que des cas de mouvements plus complexes peuvent conduire à des échelles d'influence plus faibles ^[715].

3.4.3.2 Comment tester l'hypothèse de la quantité d'habitat ?

Pour tester cette hypothèse, Fahrig ^[655] propose de comparer la pente de la courbe richesse spécifique en fonction de la quantité d'habitat ajustée sur un jeu de taches de taille différente avec la pente de la même relation ajustée sur un ensemble de relevés à surface fixe mais contenu dans une région d'habitat continu (Figure 32). Si l'effet de la taille de la tache est lié à l'effet "aire d'échantillonnée", il n'y aura pas de différence de pente entre les deux courbes ; une pente plus forte pour les taches sera conforme à l'effet "île" et contraire à l'hypothèse de la quantité d'habitat. En terme statistique, cela signifie que l'interaction entre la taille de la tache et la quantité d'habitat dans le paysage sera significative et négative.

Une autre façon de comparer l'hypothèse de la tache d'habitat à l'hypothèse *HAH* consiste à comparer les courbes cumulées nombre d'espèces=f(surface d'habitat) en ajoutant les taches dans un ordre croissant ou décroissant de taille de tache ^[655] (Figure 33A). L'hypothèse *HAH* prévoit des courbes similaires quel que soit l'ordre d'accumulation des taches, tandis qu'un effet négatif de la fragmentation implique plus d'espèces dans une seule grande tache que dans plusieurs petites taches de même surface totale (c'est-à-dire une seule grande est mieux que plusieurs petites). *A contrario*, une plus grande richesse dans plusieurs petites taches que dans une seule grande traduit un effet positif de la fragmentation. L'ensemble des situations renvoie au débat *SLOSS* (*single large or several small*, cf. § 3.5.1).

Une autre manière encore de tester l'hypothèse *HAH*, peut-être plus aisée à mettre en pratique lorsque l'on dispose de placettes d'inventaire à surface fixe¹⁸¹, est de tester l'hypothèse selon laquelle l'effet de l'isolement d'une tache sur la richesse spécifique est lié à l'effet de l'aire échantillonnée (plutôt qu'à la distance entre taches) en appliquant un plan pseudo-expérimental ou une expérimentation mensurative au sens d'Hurlbert ^[111] ¹⁸², dans lequel les sites échantillonnés sont sélectionnés de telle façon que la distance entre tache focale et taches voisines et la quantité d'habitat à l'échelle du paysage varient indépendamment entre sites ^[655, 717, 718] (Figure 33B). Dans ce cas, mettre en évidence un effet plus fort de la quantité d'habitat que celui de la distance de la tache aux plus proches voisins confirme l'hypothèse *HAH*.

Deux autres prédictions peuvent être testées par voie expérimentale (ou quasi-expérimentale), mais ces deux dernières prédictions sont nettement plus compliquées à mettre en œuvre sur le terrain que les deux cas précédents¹⁸³.

Enfin, une façon indirecte de tester l'hypothèse *HAH* est de tester les prédictions présentées ci-dessus pour chacune des espèces prises individuellement, en utilisant le même type de plan d'échantillonnage, mais où la réponse est l'occurrence des espèces et non la richesse spécifique ^[655, 719].

Une difficulté majeure pour tester l'hypothèse *HAH* consiste à trouver de bons jeux de données pour que les conditions soient comparables entre jeux de données : groupes d'espèces, effort d'échantillonnage par surface, taille de la zone d'étude, taches créées depuis assez de temps pour bénéficier d'un effet "île" ^[655].

¹⁸¹ C'est le cas dans la plupart des grosses bases de données (Ign, CBN, STOC, LPO) que nous avons eu l'occasion d'analyser ou que nous pourrions analyser.

¹⁸² 'Expérimental' parce que le but ultime est de contrôler les facteurs potentiellement confondants et de sélectionner des unités d'étude statistiquement indépendantes qui se rapprochent d'un échantillon équilibré pour tous les facteurs du paysage (c'est-à-dire les traitements), et "pseudo" parce qu'aucune manipulation réelle n'est effectuée. A distinguer du plan d'expérience ou expérimentation manipulative qui contrôle les niveaux des modalités.

¹⁸³ Un premier cas consiste à créer (ou sélectionner) un ensemble de fenêtres paysagères contenant toutes la même quantité totale d'habitat à l'échelle du paysage autour des placettes échantillonnées, mais tout en faisant varier la taille des taches locales contenant les placettes échantillonnées. Dans ce cas, l'hypothèse *HAH* prévoit que l'augmentation de la taille de la tache locale n'a pas d'effet sur la richesse spécifique des sites échantillonnés (cas b, Figure 24). *A contrario*, un effet positif de la taille de la tache locale sur la richesse spécifique est conforme à l'effet "île". Un second cas consiste à créer ou sélectionner un ensemble de paysages de telle manière à obtenir une corrélation négative entre la taille des taches locales et la quantité d'habitat à l'échelle du paysage autour des sites échantillonnés. Dans ce cas, l'hypothèse *HAH* prévoit un effet positif de la quantité d'habitat à l'échelle du paysage sur la richesse spécifique, même si la taille de la tache locale diminue (cas c, Figure 24). *A contrario*, l'absence d'effet de la quantité d'habitat (si la puissance statistique est suffisante) est incompatible avec l'hypothèse *HAH*.

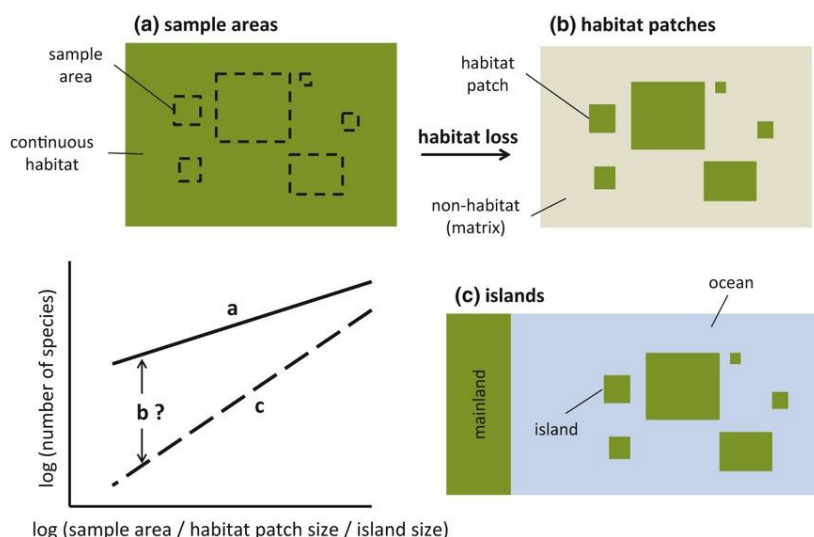


Figure 32. Comparaison de la courbe aire-espèce pour (a) des aires échantillonnées dans un habitat continu, (b) des taches d'habitat et (c) des îles. L'hypothèse *HAH* considère que la richesse spécifique augmente avec l'augmentation de l'aire échantillonnée dans un habitat continu, en raison de l'effet "aire échantillonnée" (passive sampling). La courbe aire-espèce est plus marquée pour les îles que pour des aires échantillonnées dans un habitat continu, en raison de l'effet "île". L'effet "aire échantillonnée" seul prédit que la courbe aire-espèce pour les taches d'habitat est plus basse mais de même pente que la relation aire-espèce pour les aires échantillonnées dans un habitat continu. En revanche, l'effet "île" prédit que la pente de la courbe aire-espèce est plus forte pour les taches d'habitat que pour les aires échantillonnées dans un habitat continu. Extrait de Fahrig [655].

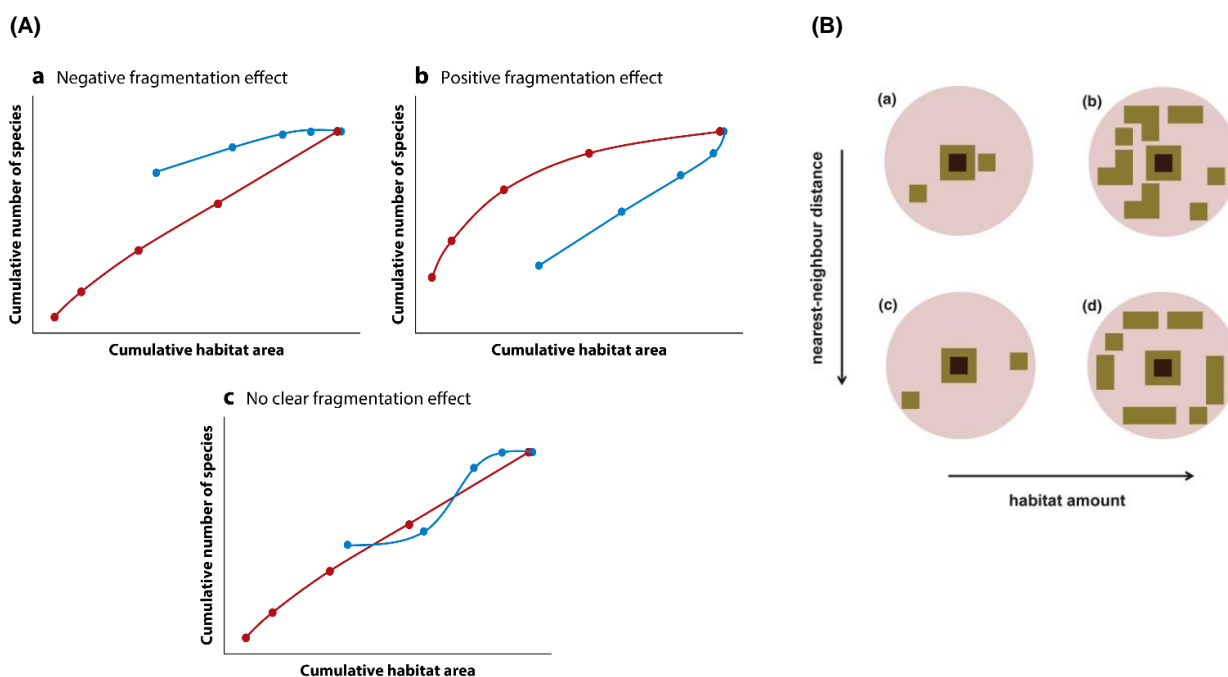


Figure 33. **(A)** Analyse de type *SLOSS* (une seule grande tache ou plusieurs petites). Le nombre d'espèces est cumulé sur plusieurs taches, de la plus grande à la plus petite (en bleu) ou de la plus petite à la plus grande (rouge). (a) Lorsque la courbe de la plus grande à la plus petite est supérieure à la courbe de la plus petite à la plus grande, la fragmentation a un effet négatif sur la richesse spécifique. (b) Lorsque l'inverse est vrai, la fragmentation a un effet positif sur la richesse spécifique. (c) Lorsque les lignes coïncident ou se croisent, aucun effet clair de la fragmentation sur la richesse spécifique n'est observé, ce qui est conforme à l'hypothèse de la quantité d'habitat. Tiré de Fahrig [278]. **(B)** Plan d'échantillonnage pour estimer les effets indépendants de la quantité d'habitat et de la distance au plus proche voisin sur la richesse spécifique dans un site d'échantillonnage (carrés noirs). Sous réserve que l'échelle locale du paysage est appropriée (cercles roses), l'hypothèse de la quantité d'habitat *HAH* prédit que l'effet de la quantité d'habitat (*a vs b*, ou *c vs d*) est beaucoup plus fort que l'effet de la distance au plus proche voisin (*a contre c*, ou *b contre d*). Extrait de Fahrig [655].

Si l'hypothèse *HAA* est validée de façon générale, cela remet en question le concept de tache d'habitat et a trois implications majeures : (1) il n'est pas nécessaire de faire la distinction entre les effets de l'habitat au niveau tache et au niveau du paysage, contrairement à ce qui est pratiqué [720] ; (2) il est inutile de distinguer la taille de la tache et son degré d'isolement ; (3) l'effet de la fragmentation *sensu stricto* a peu ou pas d'effet sur la richesse spécifique des sites étudiés.

3.4.3.3 Débat autour de l'hypothèse de la quantité d'habitat et de la fragmentation *sensu stricto*

Alors qu'il existe un consensus autour du fait que la quantité d'habitat a un effet positif sur la richesse et l'abondance des espèces, un débat scientifique s'est installé d'une part sur l'importance relative de la quantité d'habitat et de sa configuration spatiale sur la biodiversité et d'autre part sur le sens de l'effet de la fragmentation *sensu stricto* [65, 655, 721-726].

Ainsi, plusieurs travaux de recherche ont testé l'hypothèse *HAA* depuis l'article de Fahrig et certains confirment l'hypothèse [719, 727-730] tandis que d'autres la rejettent [276, 731, 732] ou ne la confirment que partiellement [733], ou encore émettent des conclusions différentes selon la façon de tester l'hypothèse [734].

Fahrig [278] propose une revue systématique et ne trouve aucun effet de la fragmentation *sensu stricto* dans 70% des études. Lorsque les réponses¹⁸⁴ sont significatives, l'effet de la fragmentation est positif dans 76% des études et négatif dans seulement 24% des cas. Cependant, cette revue systématique a été fortement critiquée, notamment en raison de l'omission de certains résultats allant dans le sens d'un effet négatif de la fragmentation [735]. Par exemple, sur la base d'une méta-analyse des expérimentations manipulatives sur la fragmentation (171 variables de réponse provenant de 41 articles), Haddad *et al.* [65] concluent que les corridors ont 4,7 fois plus d'effets positifs que d'effets négatifs, fournissant ainsi des preuves expérimentales solides des effets négatifs d'au moins une composante de la fragmentation des habitats. De même, la méta-analyse de Gilbert-Norton *et al.* [736] portant sur l'effet des corridors indique des effets très similaires à partir d'études observationnelles à large échelle.

Après ces articles, une première méta-analyse des études¹⁸⁵ ayant testé de façon explicite l'*HAA* conclut à une faible corrélation positive de $0,158 \pm 0,173$ (intervalle de confiance à 95%) entre la richesse spécifique et la taille ou la connectivité de la tache, une fois pris en compte l'effet de la quantité d'habitat dans le paysage [725]. Les résultats de cette méta-analyse confirment donc l'*HAA* en raison du faible effet de la fragmentation une fois pris en compte l'effet de la quantité d'habitat dans le paysage, mais ne confirme pas le deuxième résultat de la revue de Fahrig [278], puisque la taille d'effet positive indique en moyenne un effet négatif de la fragmentation.

Une méta-analyse récente¹⁸⁶ [719] utilisant la base de données *BioFrag* [737] confirme en revanche complètement les prédictions de l'hypothèse *HAA*. L'effet de la quantité d'habitat à l'échelle du paysage a été mesuré sur des buffers de rayon variant de 200 à 6000 m (soit une surface allant de 13 à 11309 ha). Tout d'abord, la richesse spécifique dans des relevés de surface fixe est liée plus fortement (et positivement) à la quantité d'habitat autour de la tache qu'à la taille de la tache ou à son degré d'isolement ; la taille d'effet de la quantité d'habitat est positive dans 91% des cas, celle liée à la taille de la tache est positive dans 73% des cas, et celle de l'isolement de la tache est négative dans 82% des cas. Ensuite, une comparaison de modèles souligne que la quantité d'habitat prédit mieux la richesse spécifique que la combinaison de la taille de la tache et de son isolement. Une autre comparaison de modèles indique que la fragmentation *per se* sur la richesse spécifique n'a pas d'effet significatif dans 85% des cas, une fois tenu compte de la quantité d'habitat dans le paysage. Dans les rares cas où la fragmentation *per se* a un rôle significatif, son effet est positif.

¹⁸⁴ Abondance/fréquence d'espèces individuelles, richesse/abondance de groupes d'espèces, succès de mouvement ou de démographie d'espèces individuelles, qualité de l'eau.

¹⁸⁵ 7 études retenues et 13 tests utilisés, ce qui est assez peu au final.

¹⁸⁶ L'étude porte sur 5675 espèces issues de 8 groupes taxonomiques (plantes, champignons, gastéropodes, insectes, amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères), 554 taches d'habitat forestier et 35 études réparties dans les différents continents.

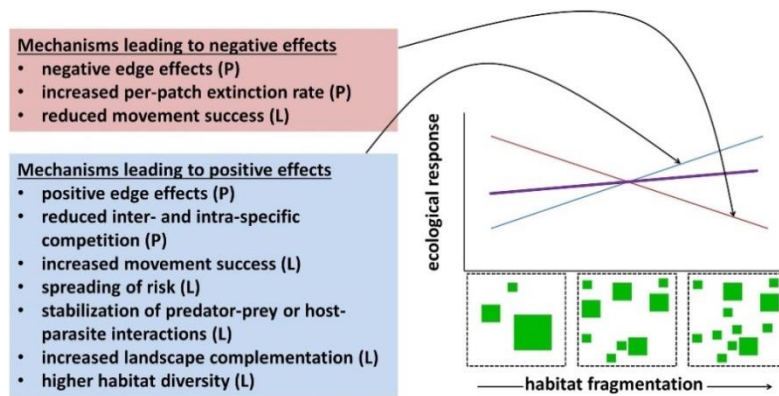


Figure 34. Liste (non exhaustive) des mécanismes, fonctionnant à la fois à l'échelle de la tache (P) et du paysage (L) qui peuvent sous-tendre les effets à l'échelle du paysage de la fragmentation *sensu stricto* sur l'occurrence, l'abondance ou la richesse des espèces. Certains de ces mécanismes permettent de prédire des effets négatifs de la fragmentation (en rouge), tandis que d'autres permettraient de prédire des effets positifs de la fragmentation (en bleu). L'effet global observé est faible et plus souvent positif que négatif (en violet). Tiré de Fahrig *et al.* [738].

Enfin, les effets de la taille des taches et de leur isolement n'augmentent pas avec la diminution de la quantité d'habitat dans le paysage, ce qui confirme une dernière hypothèse implicite de l'*HAH* (mais non formulée dans Fahrig [655]), et se traduit par l'absence d'interaction entre quantité d'habitat et taille, isolement ou densité des taches.

Les effets positifs de la fragmentation sur la biodiversité mis en évidence par Fahrig [278] ou Watling *et al.* [719] peuvent être expliqués par différents mécanismes sous-jacents : une plus grande diversité en habitats, des effets lisière positifs, une compétition intra- et inter-spécifique réduite, une répartition du risque d'extinction, une meilleure complémentarité du paysage¹⁸⁷, des relations prédateurs-proies ou hôtes-parasites plus stables et un meilleur succès de mouvement entre taches [278]. A ces mécanismes, s'ajoutent la qualité et l'hétérogénéité de la matrice en dehors de l'habitat considéré : la qualité de la matrice paysagère peut moduler l'influence de la configuration spatiale des taches d'habitat et induire des réponses négatives ou positives à la fragmentation [278, 716, 740-742].

Les différents mécanismes à l'œuvre à l'échelle de la tache et à l'échelle du paysage se combinent pour produire selon le cas un effet cumulé positif, négatif ou neutre de la fragmentation à l'échelle du paysage, et cet effet global peut varier en fonction du contexte [738] (Figure 34).

L'hypothèse *HAH* pourrait s'avérer valide plutôt pour de petites échelles spatiales et lorsque la quantité totale d'habitat est élevée, car les modélisations et des études observationnelles ont démontré les conséquences démographiques négatives de la fragmentation quand il y a peu d'habitat dans de grands paysages, en accord avec l'hypothèse du seuil de fragmentation (*fragmentation threshold hypothesis*) [653, 723, 743].

Toutefois, l'un des principaux problèmes rencontrés en écologie du paysage est que, dans la plupart des cas de modifications paysagères liées aux activités humaines, les changements de quantité d'habitat et de configuration à l'échelle du paysage se produisent simultanément, et non indépendamment [272, 660, 723, 744]. Par exemple, si une route est aménagée à travers une forêt, la forêt est fragmentée en plusieurs petites taches, mais une partie de l'habitat est aussi perdu en raison de l'emprise de la route et de l'exploitation forestière adjacente. Par conséquent, la recherche appliquée en écologie du paysage a toujours été confrontée aux concepts de perte et de fragmentation de l'habitat. Les chercheurs ont donc tendance à utiliser une terminologie très variable et à regrouper les effets combinés des deux processus sous le terme général mais imprécis de "fragmentation de l'habitat" [54, 272]. D'ailleurs, une synthèse des articles testant les effets de la fragmentation depuis 2003 montre qu'une très large majorité d'études continue de traiter la perte d'habitat et sa fragmentation comme un seul et même processus [724].

¹⁸⁷ C'est-à-dire un accès facilité pour les espèces à différents types d'habitats par le fait qu'ils s'entrecroisent [739].

Un point clé de la définition de la fragmentation de l'habitat est que la configuration de l'habitat résulte des changements spatiaux et temporels de la perte d'habitat, c'est-à-dire qu'il est possible que la perte d'habitat se produise sans fragmentation, mais qu'il n'est pas possible que la fragmentation se produise sans perte d'habitat [660]. Cette dépendance est très clairement confirmée par la forte corrélation entre les mesures quantitatives de fragmentation et le degré de perte d'habitat à l'échelle du paysage (cf. figure 3 de Fahrig [54]). Lorsqu'on cherche à tester statistiquement l'effet de la perte et de la fragmentation *per se* de l'habitat sur une réponse biologique, la corrélation entre ces deux paramètres implique une superposition entre la variance attribuable à la perte d'habitat et la variance attribuable à la fragmentation *per se* de l'habitat, un problème bien connu en statistique [745]. Les études ont donc soit ignoré la corrélation entre la fragmentation de l'habitat et la perte d'habitat à l'échelle du paysage, soit fait des déductions inappropriées au niveau du paysage à partir de données à l'échelle des taches. Ces études ont donc implicitement attribué la part de variance commune à l'effet de la fragmentation de l'habitat.

C'est dans l'idée de corriger les défauts de cette approche que Fahrig [54] souligne l'importance de distinguer la perte d'habitat de la fragmentation de l'habitat *sensu stricto*, et cette distinction a changé le paradigme dominant dans l'étude des effets de la fragmentation de l'habitat sur la biodiversité. Mais l'approche de Fahrig [54], qui préconise d'extraire ou de contrôler d'abord la variance attribuable à la perte d'habitat avant d'interpréter la variance restante attribuable à la fragmentation de l'habitat, ne permet pas de fournir une discrimination "indépendante" de la perte et de la fragmentation de l'habitat et ne diffère que dans le sens du biais d'analyse par rapport aux démarches antérieures [746, 747]. Une première solution au problème consiste à réaliser une décomposition de la variance expliquée par les deux paramètres en trois composantes : (a) une part de variance propre attribuable à l'effet quantité d'habitat, (b) une part propre attribuable à l'effet configuration *per se* et (c) une part de variance conjointe attribuable aux deux variables. Watling *et al.* [719] notent par comparaison de modèles¹⁸⁸ que la part propre expliquée par la fragmentation, une fois pris en compte l'effet de la quantité d'habitat dans le paysage est nulle dans la plupart des études analysés.

Dans la mesure où il est difficile de stratifier proprement l'échantillonnage pour un grand nombre de variables paysagères [724], il peut être plus raisonnable de considérer l'interdépendance des effets du paysage sur un ensemble d'espèces interdépendantes [660]. Une solution au problème de l'interdépendance entre variables paysagères est l'analyse de pistes (ou modèles à équation structurelle [748]) pour décomposer proprement les liens de causalité entre les différentes variables, et fournir des estimateurs non biaisés des effets directs, indirects et totaux [749] (Figure 35).

Très récemment, Saura [750] a remis en question la façon dont l'*HAAH* a été interprété et peut être réellement testé. En partant du principe que l'*HAAH* est vérifiée, l'auteur a appliqué les prédictions de l'*HAAH* à tous les taches d'habitat dans des paysages qui ont la même quantité d'habitat mais qui diffèrent par la configuration de l'habitat. L'analyse montre que l'*HAAH* implique en fait des effets négatifs de la fragmentation de l'habitat, et d'autres changements de configuration spatiale, sur la richesse spécifique dans tous ou de nombreux sites d'habitat dans le paysage, et que ces effets de configuration de l'habitat sont distincts de ceux de la quantité d'habitat dans le paysage. Il montre aussi que, contrairement aux interprétations actuelles, l'*HAAH* est compatible avec une pente plus forte de la relation aire-espèce pour un habitat fragmenté que pour un habitat continu, et avec une richesse spécifique plus élevée pour une seule grande tache que pour plusieurs petites taches de même superficie totale ($SL > SS$). L'interprétation erronée de l'*HAAH* est due au fait que l'on a confondu et négligé les différences entre les échelles spatiales concernées : le site d'habitat individuel sur lequel l'*HAAH* fournit des prédictions, le paysage local autour du site individuel et au-dessus les paysages ou régions (avec plusieurs sites d'habitat et différents paysages locaux) qui doivent être analysés et gérés [750].

En réaction, Fahrig [751] a émis des objections au papier de Saura selon lequel l'*HAAH* prédit des effets négatifs de la fragmentation *per se* sur la densité en espèce à l'échelle d'une région et soutient que (1) l'*HAAH*

¹⁸⁸ Deux modèles sont comparés entre eux par *AICc* (et avec un modèle nul) : un modèle incluant la quantité d'habitat et un modèle incluant la quantité d'habitat et la densité de taches.

est compatible avec une relation aire-espèce plus forte ou moins forte pour un habitat fragmenté que pour un habitat continu, et (2) l'*HAA* est également compatible avec l'un ou l'autre des résultats du débat *SLOSS*.

Dans sa réponse, Saura [752] n'est pas en accord avec ces objections et soutient à nouveau que l'*HAA* prédit que la richesse spécifique sur un site est la plus élevée au sein d'une région lorsque tout l'habitat se trouve dans une tache unique et compacte. Tout écart par rapport à ce cas de fragmentation nulle, ainsi que toute augmentation supplémentaire du nombre, de l'isolement, de l'allongement ou de la perforation des taches en tant que telles, aura toujours des effets négatifs sur la richesse en espèces au niveau du site, selon l'*HAA*.

Pour conclure, l'interprétation *sensu stricto* de l'hypothèse *HAA* est probablement une simplification des processus qui entrent en jeu et passe à côté de conditions spécifiques et dépendantes du contexte [725]. Tout comme la théorie neutre des métacommunautés de Hubbell [280] a inversé la charge de la preuve sur les écologues pour démontrer les effets environnementaux sur la structure des communautés dans un contexte de processus neutres, l'hypothèse *HAA* doit certainement être considérée désormais comme une base de référence concernant les effets de la perte d'habitat, à laquelle les effets de la configuration de l'habitat doivent être confrontés pour jauger leur importance [725]. Le test de l'hypothèse *HAA* sera abordé dans mon projet de recherche (cf. § 5.3.2).

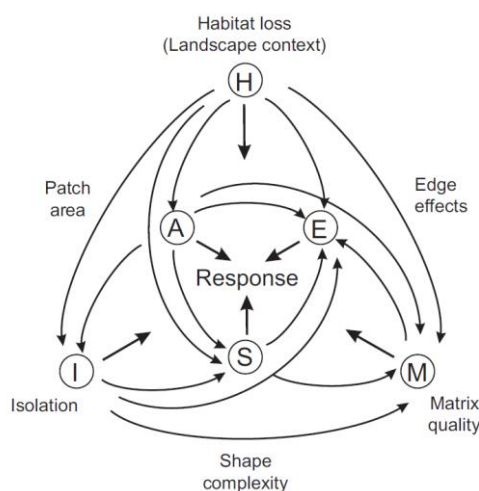


Figure 35. Modèle conceptuel hiérarchique des chemins de causalité directs et indirects par lesquels la quantité et la configuration spatiale de l'habitat peuvent affecter une variable de réponse. Ce modèle découle de la définition de la "fragmentation de l'habitat" comme un processus par lequel la perte d'habitat conduit à un plus grand nombre de petites taches d'une superficie totale plus faible, isolées les unes des autres par une matrice de non-habitat. Les variables situées à l'extérieur de la figure, perte d'habitat (H), qualité de la matrice (M) et isolement (I), sont des mesures de la quantité et de la qualité de l'habitat dans le paysage entourant une ou plusieurs taches, chacune d'entre elles ayant des attributs au niveau de la tache, à savoir la superficie de la tache (A), la complexité de sa forme (S) et sa lisière (E). Les flèches qui indiquent la direction de l'inférence causale sont hypothétiques et seulement indicatives, car la direction de la causalité peut varier pour une variable de réponse donnée, à un endroit ou un moment donné. Tiré de Didham *et al.* [660].

3.4.4 Relation hétérogénéité-diversité à l'échelle du paysage

Une autre hypothèse pour comprendre et analyser l'influence du paysage sur la biodiversité est la relation supposée positive entre richesse spécifique et hétérogénéité à l'échelle du paysage, c'est-à-dire la diversité de structure et de composition des différents types d'habitat à l'échelle du paysage [68]. L'hypothèse selon laquelle l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales favorise la richesse spécifique est un paradigme fondamental en écologie [357, 753] ¹⁸⁹. Cette hypothèse fournit une explication majeure de la coexistence des espèces [754, 755] et est souvent invoquée comme l'explication principale des gradients spatiaux de richesse

¹⁸⁹ Qui n'est pas spécifique à l'écologie du paysage, contrairement à ce que laisse entendre Fahrig *et al.* [68].

spécifique [756-758]. Au fil des ans, cette hypothèse est devenue un élément clé de la théorie écologique [61, 754, 755, 759, 760] et les résultats appuyant ce lien positif entre hétérogénéité et richesse spécifique se sont accumulés pour de nombreux groupes d'organismes, dans de nombreux contextes écologiques et à des échelles spatiales très variées, allant de quelques centimètres à une échelle planétaire [357, 758, 761-765].

Cette hypothèse a été abordée plus tardivement en écologie du paysage car cette discipline est restée dominée longtemps par le paradigme d'une composition binaire du paysage en habitat-matrice. Cette vision binaire est issue à l'origine de l'application directe du contexte "îles-mer" de la théorie d'équilibre de la biogéographie des îles aux paysages terrestres [657]. Mais la matrice paysagère n'est pas équivalente à l'océan de la biogéographie des îles et de nombreuses études ont montré que les espèces perçoivent le paysage d'une manière plus complexe et utilisent les ressources de différents types d'écosystèmes [740, 766, 767]. Ceci implique de considérer le paysage non pas selon une approche binaire "habitat-matrice" mais selon une vision plus englobante d'hétérogénéité [68].

Deux niveaux d'hétérogénéité paysagère peuvent être considérés : une hétérogénéité structurale, où les différents usages du sol sont distingués par leurs caractéristiques physiques, sans faire référence à une espèce ou un groupe d'espèces en particulier, et une hétérogénéité fonctionnelle, où les différents types d'usage du sol sont identifiés sur la base des dépendances aux ressources pour l'espèce ou le groupe d'espèces (cf. Box 1 de Fahrig *et al.* [68]) et qui se rapproche de la manière dont on code la résistance du paysage au mouvement de l'espèce (cf. démarche développée au § 3.5.3.4). Cette distinction entre hétérogénéité structurale et fonctionnelle est en général compliquée à mettre en œuvre et nécessite de tenir compte d'éléments difficiles ou impossibles à voir sur le terrain ou par télédétection mais pertinente pour la réponse des espèces, comme par exemple les pratiques de gestion (forestières ou agricoles).

De plus, deux composantes de l'hétérogénéité peuvent être explorées à partir de cartes des types de couvert fonctionnels (Figure 36) : (1) un gradient d'hétérogénéité de composition, apprécié par le nombre de types de couvert à l'échelle de la fenêtre paysagère, ou de diversité des types d'habitat lorsque l'on veut tenir compte de la proportion des types d'habitat, comme par exemple l'indice $SHDI = \text{Shannon Heterogeneity Diversity Index}$ [730] ; (2) un gradient d'hétérogénéité de configuration, qui traduit la manière dont les taches d'habitats sont arrangées spatialement dans la fenêtre paysagère¹⁹⁰, et qui se mesure par différents indices (par exemple : taille moyenne de la tache, densité de lisière, degré de dominance du paysage par les grandes taches, interspersions/juxtaposition¹⁹¹, variabilité de la forme de tache, cf. Cushman *et al.* [768]).

Ces deux gradients d'hétérogénéité peuvent être analysés de manière indépendante : sur la Figure 36, les deux paysages (b) et (d) ont la même hétérogénéité de configuration mais le paysage (d) a une hétérogénéité de composition plus élevée que le paysage (c). Symétriquement, les deux paysages (c) et (d) ont la même hétérogénéité de composition mais le paysage (d) a une hétérogénéité de configuration plus forte que le paysage (c) du fait d'une taille moyenne de tache plus petite. Dans les paysages naturels, les deux composantes de l'hétérogénéité paysagère sont souvent corrélées négativement. Si l'on veut décomposer proprement les parts respectives de ces deux composantes de l'hétérogénéité paysagère, il est nécessaire d'élaborer un plan d'échantillonnage quasi-expérimental pour réduire ou supprimer la corrélation entre ces deux composantes dans le jeu de données [68, 718, 769]¹⁹². En appliquant ce type de plan d'échantillonnage, Dufлот *et al.* [769] montrent ainsi dans des paysages bocagers de Bretagne que la composition et la configuration du paysage ont une influence sur les communautés de carabes (richesse gamma et composition spécifique), tandis que seule la composition du paysage a un effet sur les communautés de plantes.

¹⁹⁰ Toutes les taches sont considérées, indépendamment du type de couvert de chaque tache.

¹⁹¹ Degré de mélange des types de taches [768].

¹⁹² Pasher *et al.* [718] conseillent pour améliorer l'inférence des études sur les effets relatifs des variables paysagères d'éviter les erreurs classiques en statistique en sélectionnant les paysages à étudier de façon : (1) qu'ils représentent le plus large éventail possible des deux variables d'hétérogénéité, (2) qu'ils ne soient pas spatialement autocorrélés (3) que les deux variables d'hétérogénéité soient les moins corrélées possible.

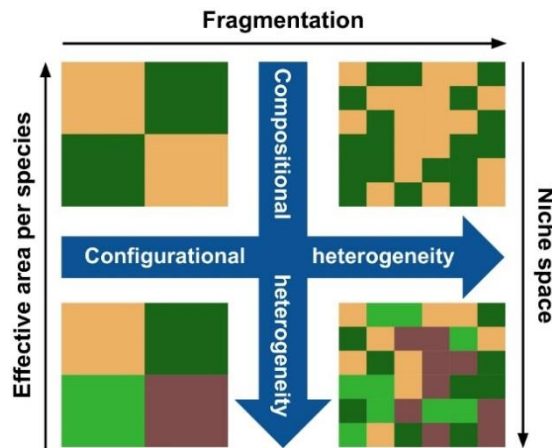


Figure 36. Illustration des deux axes de l'hétérogénéité paysagère : hétérogénéité de composition et de configuration. Chaque grand carré est un paysage et les différentes couleurs représentent différents types d'habitat au sein des paysages. L'hétérogénéité de composition augmente avec le nombre et/ou la régularité des types d'habitat. L'hétérogénéité de configuration augmente avec la complexité croissante des patrons spatiaux des taches d'habitat. Extrait de Ben-Hur et Kadmon [765].

Si la notion de relation positive entre hétérogénéité et diversité a été validée en théorie et en pratique, des modèles récents [770-773] et des études observationnelles [356, 774-778] ont montré que l'effet de l'hétérogénéité environnementale sur la richesse spécifique peut être plus complexe et conduire à des relations hétérogénéité-diversité négatives ou unimodales (*i.e.* courbe en cloche).

Le fait que les deux composantes sont souvent intrinsèquement corrélées et de façon négative dans des paysages naturels a été proposé comme une explication plausible d'une relation unimodale entre hétérogénéité et diversité formalisée par l'hypothèse de l'hétérogénéité intermédiaire (*intermediate heterogeneity hypothesis – IHH*) [68, 779, 780]. Selon cette hypothèse, une augmentation modérée de l'hétérogénéité augmente la richesse (comme le prédit la théorie classique de la niche, *i.e.* une colonisation réussie d'un plus grand nombre d'espèces ayant des exigences écologiques différentes), mais une augmentation supplémentaire entraîne une fragmentation trop forte des habitats, et conduit à la perte de certaines espèces et *in fine* à une diminution de la richesse [68, 765, 776].

Plus précisément, une augmentation de l'hétérogénéité de composition augmente l'espace de niche (nombre d'habitats dans la Figure 36), mais réduit également la surface effective disponible par espèce (*cf.* le compromis aire-hétérogénéité [356]). Une augmentation de l'hétérogénéité de configuration implique aussi une augmentation de la fragmentation des habitats, conduisant à des effets négatifs en raison d'effets lisière négatifs, une taille de tache devenant insuffisante pour les besoins des espèces, et une perte de connectivité. Ceci peut réduire la probabilité que les individus dispersés localement atteignent des conditions d'habitat appropriées [781], et par conséquent augmenter le risque d'extinction et *in fine* conduire à une baisse de la richesse spécifique lorsque l'hétérogénéité devient très élevée [765].

Mais à l'inverse, d'autres mécanismes écologiques ou les mêmes mécanismes peuvent aussi expliquer un effet positif de la fragmentation des habitats, en lien avec l'hétérogénéité du paysage (*cf.* ci-dessus § 3.4.3.3) [67, 278].

Un autre élément de complexité est le fait que les traits des espèces, en particulier la largeur de niche et la capacité de dispersion, modulent la réponse de la diversité à l'hétérogénéité environnementale [772, 782]. Ces deux traits affectent le mode d'action de l'hétérogénéité environnementale : le premier en influençant les réponses à l'hétérogénéité de composition et le second en influençant les réponses à l'hétérogénéité de configuration. On peut faire l'hypothèse que les espèces généralistes vont bénéficier d'une augmentation de l'hétérogénéité, alors que les espèces spécialistes vont être impactées négativement. On peut donc faire l'hypothèse que la variation de ces traits influence la forme fonctionnelle des relations hétérogénéité-diversité [772].

Ben-Hur et Kadmon [765] ont récemment proposé un modèle conceptuel complet qui intègre les différents mécanismes précédemment proposés pouvant affecter la forme de la relation hétérogénéité-diversité : hétérogénéité de composition, hétérogénéité de configuration (exprimée par le degré de fragmentation), largeur de la niche et capacité de dispersion des espèces. Traduisant le cadre conceptuel proposé en un modèle de dynamique des communautés explicites et utilisant ce modèle pour générer des prévisions concernant la manière dont les propriétés paysagères interagissent avec les caractéristiques des espèces pour déterminer la forme de la relation hétérogénéité-diversité, les auteurs montrent que, malgré la grande complexité des nombreuses interactions, les relations hétérogénéité-diversité prévues sont globalement simples, allant de relation positive à unimodale de manière cohérente et prévisible [765].

La relation hétérogénéité-diversité est abordée dans notre bilan (§ 4.3.2) et dans le projet (§ 5.3.2).

3.4.5 Echelle d'influence du paysage

Les relations entre une réponse biologique et les variables environnementales dépendent de l'échelle spatiale (ou de l'étendue spatiale) à laquelle les variables environnementales sont mesurées [783, 784]. Cette échelle spatiale peut influencer : (1) la force de l'effet et son niveau de significativité ; (2) l'importance relative des différentes variables environnementales sur la réponse biologique et (3) la direction de l'effet [782, 785, 786]. Par exemple, l'environnement peut influencer les grands organismes à une échelle spatiale plus large que les petits [787] et différentes variables environnementales peuvent influencer une espèce donnée à différentes échelles [785, 788-792]. Comprendre les effets du paysage sur les organismes et les processus suppose d'identifier l'échelle spatiale la plus pertinente d'effet des variables environnementales paysagères [76, 715, 782].

L'échelle à laquelle les caractéristiques du paysage (comme la quantité d'habitat) prédisent le mieux les réponses biologiques (fécondité, occurrence, abondance ou diversité génétique) est qualifiée d'échelle d'influence du paysage ou *landscape scale of effect* [715, 793] ; elle peut être qualifiée aussi d'échelle d'influence fonctionnelle lorsqu'elle est associée à des traits de vie comme la distance de dispersion ou la taille du domaine vital [715, 782]. D'autres termes ont été utilisés dans la littérature pour désigner la notion d'échelle d'influence du paysage : étendue locale [794], échelle caractéristique [785], échelle intrinsèque [795], étendue spatiale [796] ou *focus* [797].

Malgré l'importance reconnue des analyses multi-échelles de sélection des habitats (*multi-scale habitat selection*), une large majorité des articles publiés en écologie n'abordent pas la question des échelles multiples spatiales (ou temporelles) [798]¹⁹³.

Dans la mesure où cette échelle est difficile à prédire *a priori*, une méthode courante pour estimer l'échelle appropriée consiste à mesurer les caractéristiques du paysage à plusieurs échelles spatiales emboîtées puis à déterminer quelle échelle paysagère explique le mieux la réponse de l'espèce au contexte paysager [782, 785, 793, 799-801] (Figure 37B). La gamme d'échelles paysagères à couvrir dépend du contexte de l'étude, mais il faut s'assurer que cette gamme d'échelles paysagères est susceptible d'inclure l'échelle réelle de l'effet [782]. Une recommandation tirée de simulations suggère que les échelles paysagères testées devraient aller d'une valeur inférieure au domaine vital de l'espèce jusqu'à 4 à 9 fois la distance de dispersion médiane de l'espèce [715].

Cependant, il ne faut pas oublier que multiplier les échelles d'analyse des effets du paysage conduit à augmenter le risque d'erreur de *type I*¹⁹⁴, à savoir détecter par hasard un effet significatif à une échelle paysagère [782]. Il est donc essentiel d'adapter l'échantillonnage au nombre d'échelles paysagères testées pour ne pas tomber dans cet écueil statistique [802].

¹⁹³ Cette revue a analysé plus de 800 articles et constate que la recherche de l'échelle d'influence est réalisée dans < 5% des articles de modélisation de la sélection des habitats et dans < 25% des articles qui traitent de l'analyse "multi-échelle" des habitats au sens large.

¹⁹⁴ Rejet de l'hypothèse nulle alors que l'hypothèse nulle est vraie.

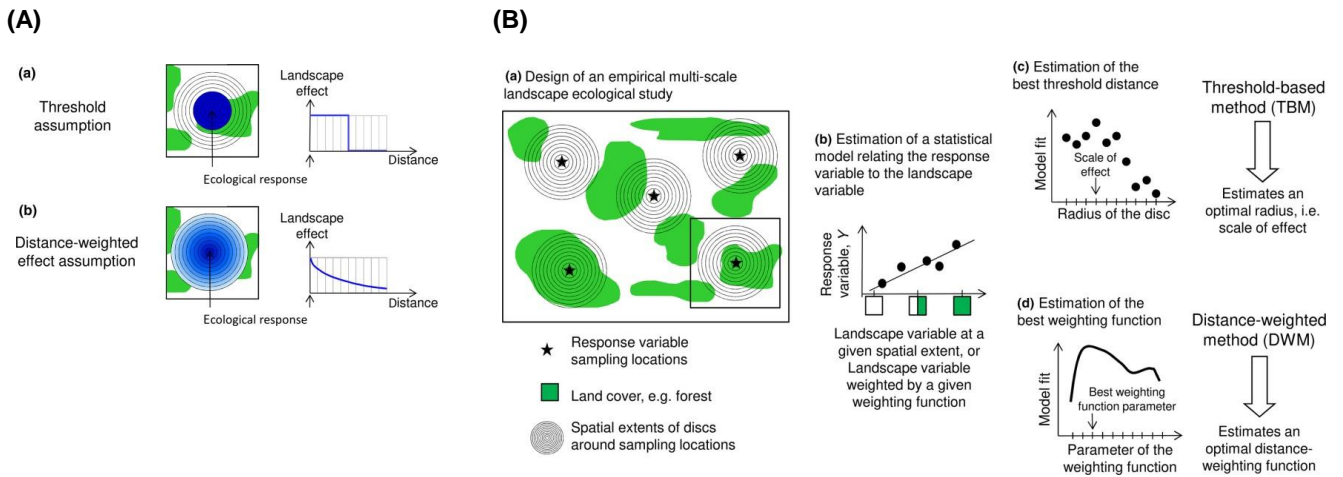


Figure 37. **(A)** Illustration des deux manières d'aborder l'effet du paysage sur la réponse écologique. (a) La variable paysagère est calculée dans un disque, avec l'hypothèse implicite que l'effet de la variable paysagère par unité de surface est constant jusqu'à une distance seuil donnée, puis tombe à zéro au-delà de cette distance. (b) L'effet de la variable paysagère par unité de surface diminue avec la distance du site où la réponse est mesurée. **(B)** Calcul de la distance seuil pour la méthode basée sur le seuil (TBM), ou de la meilleure fonction de pondération pour la méthode pondérée par la distance (DWM), d'un effet d'une variable paysagère sur une variable de réponse. (a) Une variable de réponse Y est mesurée à plusieurs endroits dans la zone d'étude (étoiles noires). La variable paysagère (pourcentage de couverture des zones vertes, par exemple la forêt) autour des sites échantillonnés est calculée pour des disques d'étendue spatiale variable autour de chaque site échantillonné. (b) La relation entre la variable de réponse et la variable paysagère est estimée séparément pour chaque étendue spatiale (pour la méthode TBM) ou pour chaque fonction de pondération (pour la méthode DWM). (c) La meilleure distance seuil (TBM) ou (d) la meilleure fonction de pondération (DWM) est identifiée comme (c) le rayon (TBM) ou (d) la fonction (DWM) où l'ajustement du modèle est le meilleur, apprécié selon un critère spécifique (R^2 ou AIC par exemple). Tiré de Miguet *et al.* [70].

La méthode la plus utilisée est basée sur une distance seuil (*threshold-based method, TBM*) et considère que l'effet d'une unité de surface du paysage a un poids uniforme jusqu'à une distance seuil au-delà de laquelle le poids tombe à zéro (Figure 37A-a). Cependant, il est plus probable que l'effet du paysage environnant diminue avec l'augmentation de la distance par rapport au point de réponse biologique. Une autre méthode a été proposée qui pondère les variables paysagères par une fonction décroissante de la distance (*distance-weighted method, DWM*) [70] (Figure 37A-b), et qui généralise les approches développées précédemment [803, 804]. La fonction de pondération est liée à la forme du noyau de dispersion de l'espèce étudiée ou au patron spatial d'utilisation du domaine vital de l'organisme, ou aux deux à la fois. En effet, l'étendue du paysage considérée est souvent justifiée par la distance de dispersion et par la taille du domaine vital [793]. Mais d'autres paramètres peuvent influencer la forme de la fonction de pondération, comme le type de réponse biologique, la nature de la métrique paysagère ou la structure spatiale de la métrique paysagère [782].

Cette approche *DWM* reprend en partie (mais sans le citer) l'indice de connectivité de Moilanen et Hanski [292] inclus dans le modèle de fonction d'incidence (*IFM*). La connectivité d'une tache dans le paysage est modélisée en fonction de la taille des taches voisines et de la distance de ces taches voisines à la tache focale, selon la formule suivante [293] :

$$\text{Équation 1} \quad S = \sum_{j \neq i}^n p_j \exp(-\alpha d_{ij}) A_j^b$$

avec p_j égale à 1 si la tache j est occupée et à 0 si la tache est vide, n est le nombre de taches dans le paysage, d_{ij} est la distance entre les taches i et j et α est un paramètre qui détermine la migration en fonction de la distance ($1/\alpha$ est la distance de migration moyenne), A_j est la taille de la tache j qui affecte le taux de migration vers la tache focale i , b est un exposant qui permet d'adapter la taille des taches à la taille attendue de la population.

La fonction de pondération par la distance qui est proposée dans l'approche *DWM* est toujours une fonction décroissante mais elle peut suivre différentes formes : exponentielle négative, gaussienne ou fonction puissance exponentielle [70] (Figure 37B). Dans la pratique néanmoins, la variable paysage doit être discrétisée

en pixels ou en anneaux avant de calculer la variable paysage pondérée en fonction de la distance pour pouvoir être calculée [70].

Dans un test comparatif des deux méthodes (*TBM* et *DWM*) appliquées à 4 espèces, Miguet *et al.* [70] montrent que dans 3 cas sur 4, l'utilisation d'une fonction puissance exponentielle donne de meilleurs résultats¹⁹⁵, mais les écarts de qualité de prédiction entre les deux méthodes (*TBM* et *DWM*) restent toutefois assez mineurs [70]. D'autres comparaisons restent nécessaires pour valider l'intérêt d'appliquer la méthode de pondération par la distance (par rapport à la méthode à pondération uniforme) et ses conditions d'application (type de réponse biologique, type de variables paysagères).

Plusieurs hypothèses ont été formulées pour prédire la réponse des espèces à l'échelle paysagère [782]. Une première série d'hypothèses est fonction des traits de vie des espèces [782, 805].

Une première hypothèse est que l'échelle d'influence du paysage est plus grande pour les espèces à large domaine vital, dans la mesure où les espèces à large domaine vital (plus mobiles) interagissent avec des conditions environnementales au cours de leur cycle de vie sur une étendue plus grande que les espèces à domaine vital plus réduit (peu mobiles). Une seconde hypothèse est que l'échelle d'influence augmente avec la distance de dispersion moyenne (ou médiane, ou maximale) de l'espèce, selon l'idée que des espèces qui se dispersent à plus longue distance reçoivent des individus immigrants qui interagissent avec des conditions environnementales sur une étendue spatiale plus grande que les espèces à faible capacité de dispersion. Ces hypothèses peuvent être déclinées pour différents traits de vie qui sont liés à la mobilité de l'espèce (distance de dispersion ou domaine vital). Une troisième hypothèse est que l'échelle d'influence est plus grande pour les espèces de grande taille, parce que les espèces de grande taille ont tendance à être plus mobile [787, 806-808]. D'autres prédictions du même type sont proposées pour les traits de vie liées à la capacité de vol, à la position dans les chaînes trophiques, au statut de migrateur ou de sédentaire, mais ces prédictions ne s'appliquent pas aux plantes [801]. Une autre hypothèse est que l'échelle d'influence est plus grande ou plus petite pour les espèces spécialistes que pour les généralistes, selon que l'on prédit que les capacités de dispersion sont plus ou moins élevées pour les espèces généralistes, avec des relations attendues différentes pour les oiseaux et les invertébrés [782, 809]. Deux dernières hypothèses liées aux traits de vie sont d'une part que l'échelle d'influence est plus petite pour les populations à haute densité¹⁹⁶ [693] et pour les espèces à taux de reproduction élevée¹⁹⁷.

Une seconde série d'hypothèses reposent sur le fait que l'échelle d'influence du paysage peut dépendre du type de variable paysagère considérée et du type de réponse biologique mesurée [785].

Une première hypothèse est que l'échelle d'influence du paysage est plus petite pour des variables paysagères qui vont influencer le succès de reproduction que pour les variables qui vont influencer le succès de dispersion, dans la mesure où les déplacements journaliers ou saisonniers des espèces se réalisent sur des étendues paysagères plus petites que les mouvements de dispersion [782]. Si cette hypothèse est vérifiée, on devrait s'attendre à ce que les effets de la fragmentation de l'habitat soient plus forts que les effets de la quantité d'habitat. La quantité d'habitat devrait influencer plus fortement le succès de la dispersion, car une quantité élevée d'habitat devrait réduire la mortalité due à la dispersion et ensuite augmenter le succès de la dispersion. En revanche, la fragmentation *per se* de l'habitat, c'est-à-dire la configuration de l'habitat pour une

¹⁹⁵ Dans le dernier cas, la méthode *TBM* est meilleure que la méthode *DWM*.

¹⁹⁶ Une première explication est que les populations à forte densité, la capacité de charge est rapidement satisfaite par les dispersants des environs immédiats, de sorte que les dispersants à plus longue distance n'immigrent pas et n'ont donc que peu d'influence sur la dynamique des populations, ce qui se traduit par un effet à plus petite échelle. Deuxième explication : lorsque la croissance de la population dépend de la densité, la contribution démographique des immigrants aux populations à forte densité sera proportionnellement faible par rapport à celle des populations à faible densité. Par conséquent, la taille de la population cible ne sera que faiblement influencée par les individus arrivant de loin. En revanche, les populations qui sont loin de leur capacité de charge sont susceptibles d'être particulièrement sensibles à la dispersion à longue distance [782].

¹⁹⁷ Une espèce ayant un taux de reproduction plus élevé devrait avoir une échelle d'influence paysagère plus grande car les espèces ayant cette caractéristique sont susceptibles d'être plus proches de la capacité de charge que les espèces ayant un taux de reproduction plus faible [782].

quantité d'habitat donnée, devrait principalement influencer la disponibilité des ressources d'alimentation et de reproduction¹⁹⁸. En effet, la fragmentation détermine la taille de la tache d'habitat, et donc les proportions relatives d'habitat de cœur et de lisière dans le domaine vital d'une espèce [810].

Une seconde hypothèse est que l'échelle d'influence est plus faible pour les variables paysagères qui influencent plus fortement la réponse biologique d'un stade de vie moins mobile que pour les variables paysagères qui affectent plus fortement un stade de vie plus mobile.

Une troisième hypothèse concerne le type de réponse biologique mesurée [782, 811]. L'échelle d'influence du paysage varie selon la réponse biologique et devrait augmenter selon l'ordre suivant : fécondité, abondance, occurrence, diversité génétique, en cohérence avec l'hypothèse que l'échelle d'influence du paysage est plus large pour les processus biologiques qui se produisent à des pas de temps plus longs (relation positive entre échelle temporelle et échelle spatiale) [801, 812]. Une méta-analyse testant spécifiquement cette hypothèse indique que l'échelle d'influence pour une variable environnementale donnée varie bien selon le type de réponse dans 70% des 145 cas identifiés dans l'étude, mais les échelles d'influence n'augmentent pas dans l'ordre prévu par l'hypothèse [813]. Ce résultat pourrait être lié en partie au fait que certaines études n'incluent pas une gamme d'échelles assez large dans leurs analyses pour estimer correctement l'échelle d'influence du paysage.

De manière générale, Miguët *et al.* [782] soulignent qu'il y a peu de résultats empiriques apportés pour confirmer ou infirmer la plupart des hypothèses formulées sur les facteurs de prédiction de l'échelle d'influence du paysage sur les espèces et les communautés¹⁹⁹. En revanche, plusieurs facteurs peuvent jouer sur la précision de l'échelle d'influence, qui pour certains ne sont pas des problèmes spécifiques à l'écologie du paysage [745, 802] : (1) l'étendue et le nombre d'échelle paysagère testées [793] ; (2) la variabilité entre échelles des variables paysagères, avec le problème de la diminution de la variance des métriques paysagères avec l'augmentation de l'échelle paysagère [718, 783] ; (3) la corrélation entre échelles et entre variables paysagères [717, 747, 801] ; (4) la résolution spatiale et thématique des données²⁰⁰, avec le problème de l'unité surfacique modifiable ou *modifiable areal unit problem*²⁰¹ [795], et (5) le type de modèle statistique [814-816].

En conclusion, déterminer les échelles d'influence du paysage sur la biodiversité reste un sujet important de recherche pour raisonner les échelles d'action pour la gestion et la conservation [207, 797, 817, 818]. La question de l'échelle d'influence du paysage est abordée dans le bilan (§ 4.3.3) et le projet (§ 5.3.2.2 et 5.2.2).

3.4.6 Effet lisière

L'*ETIB* a été facilement étendue aux fragments d'habitat terrestre (effets spatiaux de la taille et de l'isolement de la tache), mais cette transposition a fait émerger de nouvelles questions propres aux îles d'habitat terrestre [66, 819]. Une de ces questions est l'effet lisière, c'est-à-dire le gradient spatial biotique et abiotique observé aux frontières entre les fragments d'habitat et la matrice environnante [820, 821] ou depuis le bord des routes vers l'habitat résiduel adjacent [822] (*cf.* § 3.4.7). En effet, un effet direct et spécifique de la fragmentation des habitats en milieu terrestre est l'augmentation de la longueur de lisières entre taches d'habitats résiduels et la matrice environnante. Une abondante littérature a caractérisé ces effets lisière (Figure 38A) et plusieurs synthèses en ont défini – ou redéfini – le cadre conceptuel, avec de nombreux exemples dans les écosystèmes forestiers [821, 823-825].

¹⁹⁸ Ce point de vue est assez discutable car la configuration de l'habitat peut aussi grandement influencer le succès de la dispersion.

¹⁹⁹ Sur les 14 hypothèses proposées, seules 9 ont été testées empiriquement et 5 ont été en partie confirmées.

²⁰⁰ La résolution spatiale correspond à la taille de pixel de la carte ; la résolution thématique correspond à la finesse des classes de couverture du sol de la carte.

²⁰¹ Ce problème est lié au fait que des erreurs de mesure plus élevées à une petite échelle lorsque la résolution spatiale des données est grossière peuvent conduire à des relations entre la variable paysagère et la réponse biologique plus faibles à petite échelle qu'à large échelle. Ceci peut conduire à déplacer artificiellement l'échelle d'influence du paysage vers des valeurs plus élevées. Il est donc possible que les changements de relations entre échelle d'analyse du paysage soient liés au grain de quantification des variables paysagères [797].

Quatre mécanismes fondamentaux expliquent les réactions des espèces aux lisières, chacun d'entre eux ayant été largement décrit dans la littérature sur les lisières [821]. Deux de ces mécanismes sont propres aux lisières : (1) des flux écologiques de matière, d'énergie et d'organismes entre habitats adjacents et (2) un accès à des ressources complémentaires réparties entre habitats adjacents. Les deux autres mécanismes sont des processus écologiques fondamentaux, non spécifiques aux lisières, mais qui amplifient les différences écologiques entre les zones de lisière et les zones d'intérieur : (3) une distribution des ressources pour une espèce réparties sur un gradient causé par une autre espèce en réaction à l'un ou l'autre des deux premiers mécanismes de lisière et (4) de nouvelles interactions entre espèces dues à une communauté d'organismes modifiée à la lisière.

Plus précisément, les flux biotiques et abiotiques (organismes, énergie, eau et nutriments) sont modifiés autour de ces zones de transition où l'habitat [forestier] et la matrice environnante interagissent, ce qui entraîne des changements dans les conditions environnementales : changements de microclimat²⁰², de litière, recyclage des nutriments, taux de décomposition, modification de la dispersion des graines et du pollen et des interactions entre les espèces [821, 823, 826, 827]. Ces changements induisent en cascade des modifications sur d'autres composantes de l'écosystème, comme la densité des jeunes arbres, le couvert du sous-étage, la hauteur des arbustes, la composition de la communauté et l'abondance des espèces exotiques [820, 821, 828-831]. Les lisières forestières sont en particulier soumises à des dépôts de composés chimiques atmosphériques ou à des écoulements latéraux en eau depuis les terres agricoles voisines [832, 833]. Il en résulte une augmentation des dépôts d'ammonium, de nitrates et de sulfates potentiellement acidifiants et eutrophisants à la périphérie des massifs forestiers [833]. La modification du gradient climatique et les apports chimiques, combinés à des perturbations plus fréquentes à la lisière [834], induisent des différences entre la lisière et l'intérieur des forêts vis-à-vis des propriétés des horizons de surface du sol et de la composition des communautés de plantes de sous-bois [835, 836]. Par rapport à l'intérieur des forêts, les lisières forestières présentent souvent une plus grande richesse floristique [837, 838] et une richesse ou un recouvrement arbustif plus élevé [835, 839]. En outre, des espèces compétitives et exotiques peuvent remplacer à la lisière forestière les espèces plus tolérantes au stress [840, 841].

Ries et Sisk [842] ont proposé un modèle basé sur les ressources (Figure 38B), mais qui s'applique uniquement aux espèces animales. Ce modèle est basé sur les trois premiers mécanismes présentés ci-dessus (flux écologiques, accès, distribution des ressources) et utilise ces concepts de base pour proposer des prédictions qualitatives de l'abondance des espèces en fonction de la distance à la lisière. Le modèle prévoit que les espèces situées à côté d'un habitat de moindre qualité sans ressources complémentaires (ressources qui ne se trouvent pas déjà dans leur habitat privilégié) déclinent près des lisières, bien que les individus puissent "déborder" dans l'habitat adjacent (cas *a*, appelé "réaction transitoire" aux lisières. Dans le cas où la qualité de l'habitat est égale dans les habitats adjacents, aucune réaction à la lisière n'est attendue ("réaction neutre", cas *c*). Par ailleurs, lorsque les espèces se trouvent dans des habitats adjacents qui contiennent chacun des ressources essentielles, mais complémentaires (c'est-à-dire divisées entre les habitats adjacents), le modèle prédit que les espèces ont une plus forte densité à la lisière, de sorte qu'une réponse positive à la lisière est attendue des deux côtés de la lisière (cas *b* et *d*). Un dernier cas correspond à des ressources concentrées au niveau de la lisière, où le modèle prédit aussi une plus forte densité à la lisière (cas *e*).

Une extension de ce modèle conceptuel a été proposée par Villaseñor *et al.* [843] qui se basent sur la magnitude des différences de qualité des habitats. En complément, Ewers et Didham [829] ont développé un ensemble de prédictions de la réponse des traits des espèces à différentes composantes de la fragmentation, dont l'accroissement de la quantité de lisière dans le paysage.

²⁰² Augmentation de la pénétration du vent et dessiccation, augmentation des radiations, des températures maximales (avec un impact plus prononcé dans les zones arides), une variabilité annuelle et journalière accrue et une baisse de l'humidité.

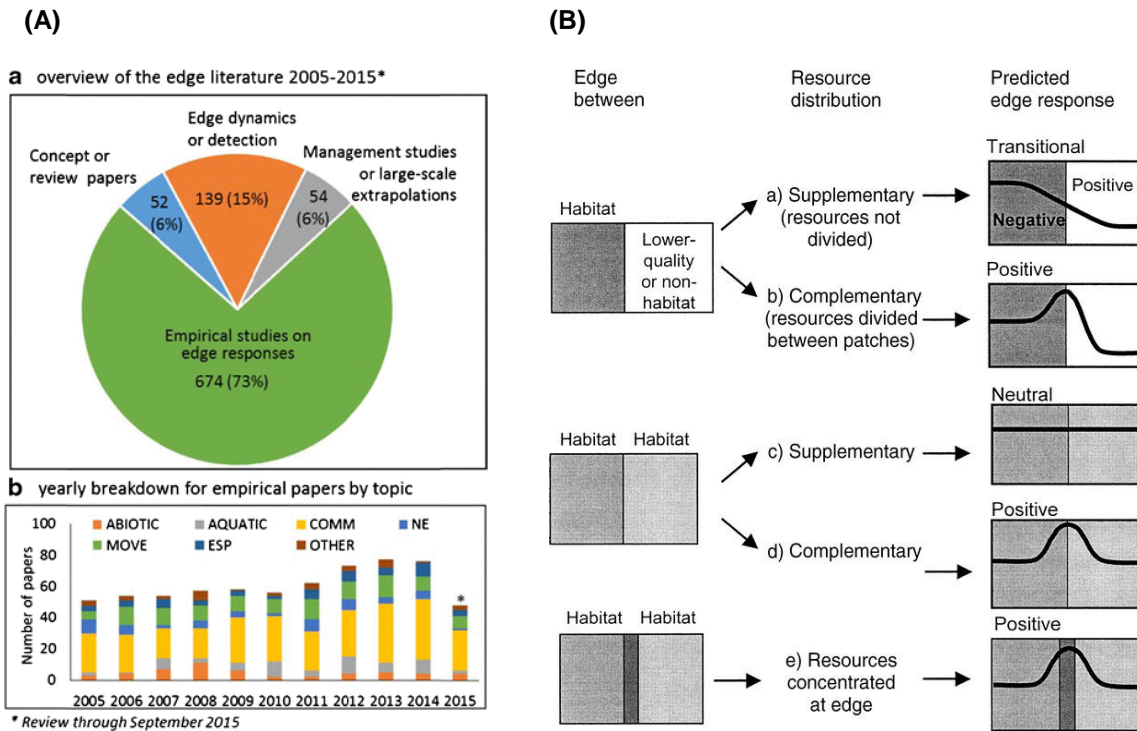


Figure 38. **(A)** Aperçu de la quantité et des types d'études axées sur les lisières des habitats à l'échelle des taches (et non de larges écotones) entre 2005 et 2015 (voir l'article pour les méthodes de recherche). Les 919 articles analysés ont été classés par grande catégorie d'études (a) et par sujet et par an pour les études observationnelles sur les lisières (b). Les sujets comprennent des études sur les réponses abiotiques à la lisière (ABIOTIC), les systèmes aquatiques (AQUATIC), les communautés d'organismes terrestres (COMM), les ennemis naturels (NE), les mouvements (MOVE), les services écosystémiques et autres processus écologiques (ESP) et les autres sujet (AUTRES, réponses d'une seule espèce, interactions multitrophiques et évolution). Extrait de Ries *et al.* [825]. **(B)** Modèle prédictif de l'effet lisière basé sur les ressources. Ce modèle général prédit les changements dans l'abondance des populations près des lisières de l'habitat en fonction de la distribution des ressources. Lorsque les ressources sont concentrées dans une tache et que celles de la tache de moindre qualité ne sont pas complémentaires, une réponse de type "transitoire" à la lisière est prédite (a). Cependant, lorsque les ressources dans la zone de qualité inférieure sont complémentaires (*i.e.* différentes), le fait d'être à la lisière permet un accès accru et une réponse positive est prédite dans les deux zones (b). Lorsque la disponibilité des ressources est relativement égale entre les taches, une réponse neutre est prédite lorsque les ressources ne sont pas complémentaires (c) et une réponse positive lorsque les ressources sont complémentaires (d). Lorsque les ressources sont concentrées en périphérie des taches, une réponse positive à la lisière est prédite (e). Extrait de Ries et Sisk [842].

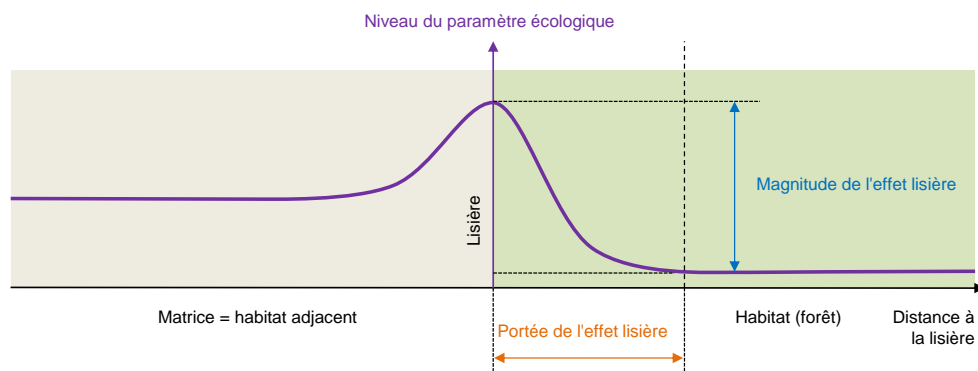


Figure 39. Illustration des deux composantes de l'effet lisière : portée et magnitude d'effet lisière. La portée se rapporte à l'emprise spatiale de l'effet lisière et est quantifié par une valeur de distance depuis la lisière de l'habitat cible [forestier]. La magnitude se rapporte à l'amplitude de variation du phénomène mesuré selon un ou plusieurs paramètres écologiques en référence à une position le long du gradient (lisière ou cœur de l'habitat). La variation du paramètre écologique en fonction de la distance à la lisière peut prendre des formes variées (symétrique, dissymétrique, linéaire, en cloche, exponentielle). Ici, nous avons opté pour un phénomène dissymétrique avec une courbe en cloche, avec un maximum au niveau de la lisière.

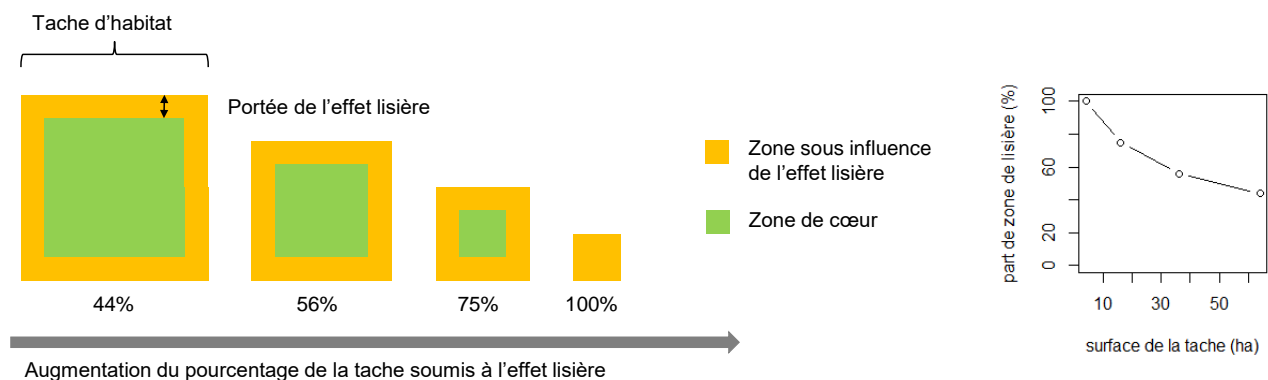


Figure 40. Evolution de la part de la tache d'habitat soumise à l'effet lisière en fonction de la surface totale de la tache d'habitat.

L'effet "lisière" se caractérise par deux composantes principales (Figure 39) : (1) la profondeur de l'effet lisière (*depth of edge effect, DEI*), c'est-à-dire la distance entre la lisière et l'intérieur de l'habitat cible où l'influence de la lisière est tangible et (2) la magnitude de l'effet lisière (*MEI, magnitude of edge effect*), qui se définit comme l'amplitude de variation des facteurs écologiques influencés par l'effet lisière, relativement au niveau atteint à l'intérieur de la tache [825, 844]. Selon les variables considérées (biotiques ou abiotiques), la portée d'effet lisière en forêt peut s'étendre sur quelques mètres seulement et jusqu'à plusieurs centaines de mètres [823, 828, 838-840, 845].

La quantification du *MEI* détermine la force de l'effet lisière et cette métrique nécessite d'identifier *a priori* des zones exemptes d'effet lisière. Comme le maximum et le minimum des facteurs écologiques se produisent dans les deux parties intérieures des zones adjacentes, Ewers et Didham [273] proposent de quantifier le *MEI* comme la différence entre les valeurs maximales et minimales dans un modèle logistique non linéaire et peut être déterminée à partir de la première dérivée partielle du modèle par rapport à la distance. Cependant, l'interprétation nécessite de la prudence car le *MEI* peut refléter des différences de qualité au sein de l'habitat plutôt que des différences de qualité entre la lisière et l'intérieur. Une mesure standardisée du *MEI* (variant entre -1 et 1) a été proposée pour standardiser les réponses moyennes à la lisière et à l'intérieur [828]. Cette manière de quantifier le *MEI* permet d'interpréter clairement les différences entre écosystèmes ou entre variables de réponse [825].

Les effets lisière sont variables dans l'espace et le temps [825] et peuvent être influencés par plusieurs paramètres : la taille de la tache, le contexte paysager, l'âge, la structure, la géométrie, la topographie et l'orientation de la lisière, le type de matrice adjacente et la synergie entre lisières multiples [273, 823, 842, 846-849].

La profondeur de l'effet lisière est une propriété fonctionnelle qui définit la zone de lisière des taches d'habitat et la zone de cœur, non soumise à l'effet lisière [850]. Dans la mesure où l'effet lisière est principalement déterminé par des influences extérieures à la tache d'habitat, on considère généralement que la zone de lisière correspond à une bande tampon de largeur fixe depuis la lisière vers l'intérieur de la tache d'habitat [851]. Cette prévision conduit à réduire de plus en plus la part relative de la zone de cœur lorsque la taille de la tache diminue, jusqu'à atteindre une part nulle lorsque la zone de lisière couvre l'ensemble de la tache (Figure 40) [851, 852].

La taille de la tache est donc un paramètre particulièrement important, car taille de la tache et distance à la lisière dans le paysage sont en général corrélées, dans la mesure où la proportion de l'habitat de lisière dans une tache augmente lorsque la taille de la tache diminue [852]. Des synergies entre l'effet lisière et l'effet de la taille de tache ont été mises en évidence [853], mais rarement étudiées chez les plantes [838, 839, 841]. Dans nos travaux sur les effets lisière (*cf.* § 4.3.4), nous avons émis l'hypothèse que l'effet de la taille de la tache pouvait moduler les effets lisière [854].

Utiliser la zone de cœur des taches à la place de la taille de la tache permet de rendre plus fonctionnelle les métriques paysagères ^[55]. La zone de cœur peut être un bon prédicteur de la présence/abondance des espèces qui sont sensibles à la taille de l'habitat ^[855]. Un lien peut être fait avec la définition de la quantité d'habitat à l'échelle du paysage où il est plus pertinent de retenir la zone de cœur des taches d'habitat forestier comme habitat spécifique pour les espèces d'intérieur forestier et les zones de lisière pour les espèces qui préfèrent les lisières forestières (*cf.* les précautions à prendre pour définir l'habitat lorsqu'on veut tester l'HAH ^[655]).

Les effets induits par plusieurs lisières (c'est-à-dire la convergence d'habitats multiples ou la forme concave des lisières) peuvent rendre les effets lisière observés différents de ceux attendus avec une seule lisière droite. Cette question des effets lisière multiples ^[856] ou des interactions entre effets lisière ^[854] est encore assez peu étudiée ^[825]. Pourtant, les effets lisière multiples peuvent influencer une part significative du paysage, par exemple jusqu'à 60% lorsque la portée d'effet lisière s'étend sur 120 m au sein d'un massif forestier ^[857].

La réponse des espèces aux lisières affecte leur abondance et leur persistance dans un paysage ^[858], une baisse d'abondance pouvant indiquer qu'une espèce est exposée à un risque accru d'extinction locale ^[859]. Une analyse sur un jeu de données de 22 paysages distribués dans 7 biomes et portant sur la distribution de 1673 espèces de vertébrés²⁰³ montre que 85% des espèces voient leur abondance modifiée positivement ou négativement par les lisières forestières ^[274]. Les espèces de cœur forestier les plus susceptibles d'être répertoriées comme menacées par l'UICN atteignent leur pic d'abondance à plus de 200-400 m de la lisière forestière. Les amphibiens de petite taille, les grands reptiles et les mammifères non volants de taille moyenne subissent une réduction plus importante de leur habitat que les autres espèces de cœur forestier. Une autre étude sur les amphibiens et les reptiles en zone tropicale indique que l'effet lisière médian sur les espèces forestières s'étend jusqu'à 250 m à l'intérieur de la forêt, ce qui signifie que les taches de forêt tropicale d'un diamètre moyen inférieur à 500 m (soit une superficie d'environ 78 ha) ne conviennent pas à la moitié des espèces dépendantes de la forêt et analysées dans l'étude ^[859]. Ces résultats mettent en évidence la capacité des lisières forestières à restructurer les communautés écologiques à très large échelle ^[274, 859].

Pfeifer *et al.* ^[274] ont proposé un nouvel indice d'influence de la lisière (*edge influence, I*) censées dépasser les limites méthodologiques habituelles d'évaluation de la fragmentation (pluralité des métriques interdépendantes, non prise en compte des effets des lisières multiples et du contraste entre taches et matrice, réponse des espèces difficiles à interpréter). Cette métrique *I* tient compte de l'influence de l'ensemble des lisières, de la forme des lisières et des fragments, des contrastes entre habitat et matrice, de la taille et de la configuration spatiale des fragments, le tout dans une fenêtre paysagère d'une taille donnée (typiquement rayon d'1 km). *I* est défini au niveau d'un point focal de la façon suivante (et sous réserve de disposer d'une carte du taux de couvert arboré en continu de 0 à 100% avec une résolution donnée *reso*) :

$$I = \max(SD, |LC - FC|) \times \text{signe}(LC - FC)$$

- Avec :
- FC* : le taux de couvert forestier au niveau du point ;
 - SD* : l'écart-type de *FC* dans une fenêtre paysagère de rayon *R* (par ex. 1 km) ;
 - LC* : couvert forestier moyen dans la fenêtre paysagère considérée ;
 - LC* et *SD* sont calculées en utilisant un filtre gaussien en 2D avec $\sigma = R / (2 \times \text{reso})$;

I est donc le maximum entre l'écart-type de *FC* (une mesure de l'hétérogénéité du couvert dans un rayon paysager *R*) et l'écart ponctuel dans un rayon *R* (une mesure de l'hétérogénéité du point), avec le signe de l'écart ponctuel. *I* varie de 0 (aucune lisière dans un rayon de 1 km) à 100 (un pixel entouré par un habitat différent sur 1 km dans toutes les directions). Le signe de *I* est déterminé par l'hétérogénéité ponctuelle (*LC-FC*) : l'habitat forestier près de la matrice a un indice *I* négatif et l'habitat de la matrice près de la forêt a un indice *I* positif. L'indice peut être calculé avec le logiciel *BioFrag* ^[860].

²⁰³ 103 amphibiens, 146 reptiles, 1158 oiseaux et 266 mammifères. Données issues du projet *BIOFRAG* ^[737].

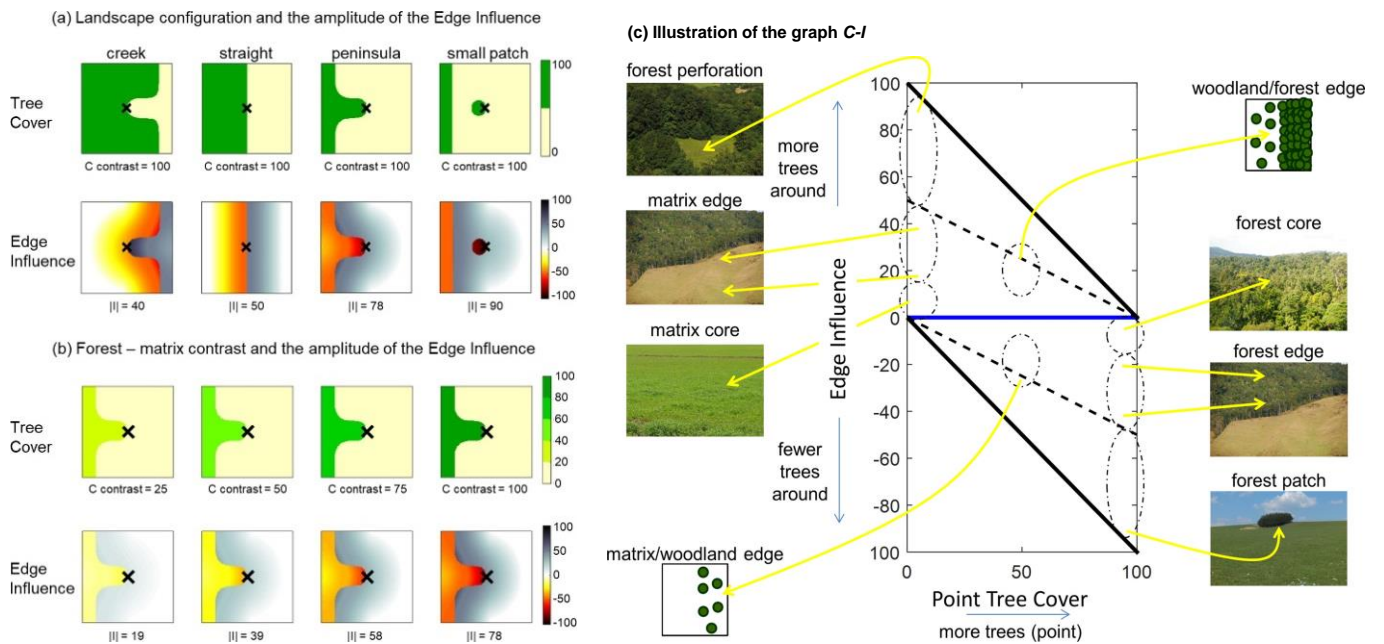


Figure 41. **(a)** Configuration du paysage et amplitude de I . En haut, quatre exemples de configurations du paysage comprenant des habitats forestiers denses (vert) et une matrice (crème). De gauche à droite : lisière en creux, lisière droite, lisière avec excroissance et petite tache forestière. En bas, cartes de l'indice I correspondantes. La valeur de I au point central (croix) est donnée pour chaque configuration. Le point central est toujours situé à la lisière et sa distance à la lisière la plus proche est toujours égale à zéro. Néanmoins, I augmente en valeur absolue car le point central est de plus en plus entouré d'un type d'habitat différent. **(b)** Contraste de la matrice forestière et amplitude de I . En haut, quatre exemples de lisière avec excroissance entre la matrice (crème, $C=0\%$) et des habitats forestiers de densité variable (nuances de vert). De gauche à droite : $C=25\%$, 50% , 75% et 100% . En bas, cartes de I correspondantes. La valeur de I au point central (croix) est donnée pour chaque configuration. La valeur de I augmente à mesure que le contraste des lisières augmente. **(c)** Combinaisons de valeurs de C et I caractérisant différentes configurations de paysage, bien que certaines combinaisons soient impossibles à réaliser par conception (zones en dehors des lignes en gras, coins supérieur droit et inférieur gauche). L'axe des abscisses représente le taux de couvert arboré à l'échelle d'un pixel. L'axe des ordonnées représente l'indice I . Tiré de Pfeifer *et al.* [274].

A contraste donné entre forêt et matrice donné (par exemple $C=100$), l'indice I se distribue spatialement autour d'un point focal de manière très différente selon que la lisière forestière forme un creux, est en ligne droite, forme une excroissance ou lorsque l'on est dans un petit fragment boisé (Figure 41a). A forme de lisière donnée, la valeur de I augmente à mesure que le contraste des lisières augmente (Figure 41b).

La combinaison des valeurs de C au niveau du pixel focal et de I caractérisent différentes configurations paysagère (Figure 41c). Les auteurs ont utilisé une classification naïve de Bayes pour évaluer le type de réponse à la lisière le plus probable pour chaque espèce à partir d'un ensemble de modèles d'abondance simulés sur le graphe $C-I$, puis une métrique de sensibilité à la lisière (*edge sensitivity*) pour quantifier et comparer les réponses à la lisière des espèces qui ont été mesurées dans différents paysages mais à la même échelle, et ce indépendamment de la configuration du paysage.

En pratique, pour tenir compte de la multiplicité des lisières et du contraste de la matrice forestière, Pfeifer *et al.* [274] indiquent qu'il est nécessaire de calculer une carte de l'indice I , en utilisant, par exemple, le logiciel *BioFrag*, et de délimiter les zones forestières où $I < 30$ comme étant favorables à la plupart des espèces de cœur forestier.

Les effets lisière sont abordés dans le bilan (*cf.* § 4.3.4 et 4.3.5) et dans le projet (*cf.* § 5.3.1).

3.4.7 Effet des routes sur la biodiversité

Le réseau routier constitue un élément particulier du paysage car il est entièrement connecté²⁰⁴ ; il représente aussi un milieu parfois hostile et son influence spatiale est beaucoup plus large que son emprise stricte au sol, notamment pour les animaux [861]. Depuis une trentaine d'années, les travaux en écologie des routes (*road ecology*) ont mis en lumière l'importance de l'effet des routes sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes [822, 862-865].

L'impact des réseaux de routes et de la circulation routière sur les animaux est lié globalement à trois types de mécanismes : (1) une réduction de la connectivité paysagère (*cf.* § 3.5.3), (2) une augmentation de la mortalité et (3) une diminution de la qualité de l'habitat [866]. Tout d'abord, les routes peuvent réduire la connectivité du paysage en créant des barrières pour un grand nombre d'espèces, limiter les déplacements et l'accès aux ressources, et donc réduire la taille des populations [861, 865, 867-869]. Ensuite, les collisions d'animaux avec les véhicules peuvent augmenter le risque de mortalité et réduire la taille des populations, avec des facteurs plus ou moins aggravants liés au volume du trafic, à la distance aux zones d'hivernage ou de reproduction, à la largeur des routes, à la vitesse du trafic et à la sinuosité de la route [861, 865]. Enfin, la circulation routière peut entraîner une baisse de la qualité des habitats pour différentes raisons (dégradation de l'air, du sol, de l'eau par la pollution liée au sel épandu sur la chaussée, aux sédiments, à la poussière, au ruissellement de substances chimiques comme les métaux lourds, au bruit ou à la lumière), ce qui conduit à diminuer le taux de reproduction et à nouveau à réduire la taille de populations [864, 865].

Les routes ont en majorité des effets négatifs sur les animaux [870] et la sensibilité des espèces à ces effets s'explique en partie par leurs traits de vie [871] : les plus grands mammifères, ayant un taux de reproduction plus faible et une plus grande mobilité, sont plus sensibles aux effets négatifs des routes ; les oiseaux plus mobiles sont plus sensibles aux effets négatifs des routes et/ou du trafic que les oiseaux moins mobiles ; les amphibiens et les reptiles sont généralement vulnérables aux effets négatifs des routes, et les espèces d'anoures (grenouilles et crapauds) ayant un plus faible taux de reproduction, une plus petite taille corporelle et un plus jeune âge de maturité sexuelle sont plus affectés par les routes et/ou la circulation. De plus, les espèces qui n'évitent pas les routes ou qui sont perturbées par le trafic subissent davantage les effets négatifs des routes au niveau population que les espèces qui évitent les routes et ne sont pas perturbées par la circulation routière [871].

Plusieurs travaux se sont intéressés en particulier à la portée de l'effet route, c'est-à-dire à la distance jusqu'à laquelle on observe des différences significatives de réponse biologique à l'intérieur de l'habitat adjacent (*cf.* § 3.4.6). Cet effet route peut porter jusqu'à plus de 1 km pour les oiseaux et 5 km pour les mammifères, avec une portée moindre en forêt qu'en milieu ouvert, sans doute à cause d'une visibilité réduite de l'ouvrage pour les animaux en forêt [861]. Les routes ont généralement un effet négatif sur la présence et la diversité des insectes pollinisateurs. La mortalité des insectes augmente à cause des polluants émis par les véhicules ou des collisions avec les voitures. De plus, le bruit du trafic affecte le comportement des insectes et ils évitent souvent les routes [872]. Par conséquent, le succès de reproduction des populations de plantes situées en bord de route peut être plus faible en raison de l'absence ou de la diminution de l'abondance des pollinisateurs. D'autres travaux montrent néanmoins que les routes n'ont pas d'effet négatif sur la diversité des araignées terricoles dans des jeunes plantations résineuses [873].

Un part importante de recherches en écologie des routes s'intéressent aux effets sur les animaux (mortalité, évitement ou attraction) d'une route unique ou de quelques routes sélectionnées dans l'étude. Un thème de recherche moins exploré²⁰⁵ est celui qui considère l'effet d'un réseau routier dans son ensemble – c'est-à-dire à l'échelle du paysage – sur la persistance des populations d'animaux [865]. Ces études à large échelle spatiale

²⁰⁴ C'est-à-dire qu'il crée des discontinuités dans le paysage, à l'exception des tunnels et des ponts.

²⁰⁵ Les études menées à l'échelle du paysage ne représentent que 10% des 215 articles analysés dans la synthèse de Bennett [865].

sont moins faciles à conduire en raison de contraintes logistiques et économiques²⁰⁶. Elles s'appuient sur des modèles prédictifs de dynamique des populations [874-876]. Ces modèles prédictifs sont aussi utiles pour élaborer et localiser des aménagements au niveau de routes pour atténuer les effets négatifs des routes sur les animaux [877]. A cet égard, les espèces à considérer en priorité sont les grands mammifères à large domaine vital et à faible taux de reproduction, aux oiseaux ayant des territoires très étendus, à la plupart des amphibiens et reptiles, et aux espèces qui n'évitent pas les routes ou qui sont perturbées par la circulation [871].

Jusqu'à récemment, les études sur la fragmentation des habitats ont considéré les routes et les autres ILT²⁰⁷ de manière transversale, c'est-à-dire qu'elles se sont concentrées sur les flux de dispersion de la biodiversité perpendiculaires aux routes. En revanche, le rôle des routes comme corridor et conduit de dispersion, c'est-à-dire en considérant les flux de dispersion de la biodiversité parallèles aux ILT est nettement moins documenté. En effet, les routes sont constituées d'une voie de transport et d'accotements. L'accotement est une bande le long, entre, au-dessus ou au-dessous de la ou des chaussées, à l'intérieur de l'emprise de la route, qui n'est pas directement utilisée pour le transport mais qui est gérée par le propriétaire de la route. Dans la plupart des cas, les accotements sont végétalisés et peuvent constituer des habitats potentiels. Cette végétation peut être naturelle, dominée par des espèces exotiques ou mono-spécifique. La surface totale des accotements du réseau routier français (l'un des plus denses d'Europe avec 1,77 km/km²) est estimée à environ 4500 km², ce qui n'est pas négligeable [878]. Les accotements des routes pourraient contribuer longitudinalement à un réseau d'infrastructures vertes et donc à la conservation de la biodiversité.

Les études qui ont considéré longitudinalement les accotements des routes et autres ILT fournissent des résultats peu concluants. Par exemple, les emprises routières revégétalisées pourraient servir de corridors écologiques pour les rongeurs indigènes californiens et des oiseaux tolérant la fragmentation [879]. *A contrario*, la synthèse de Benítez-López *et al.* [861] a montré que les densités de population de mammifères et d'oiseaux, mais pas de rapaces, diminuaient avec leur proximité à des infrastructures. Par ailleurs, la gestion des abords des ILT peut être bénéfique pour certaines espèces et préjudiciable à d'autres [880, 881]. Enfin, certaines pratiques de gestion potentiellement positives pour la biodiversité peuvent être impossibles à mettre en œuvre pour des raisons de sécurité [882]. Une revue systématique du rôle potentiel des routes et des autres ILT sur la biodiversité des insectes en tant que corridors ou habitats longitudinaux n'a pas pu tirer de conclusions claires, en raison à la fois d'un nombre très réduit d'études ayant comparé la dispersion le long des bords d'ILT et en dehors des ILT et de résultats contradictoires [878]. Une revue systématique de ce même rôle des routes et des autres ILT sur la biodiversité des vertébrés (mammifères, oiseaux, amphibiens et reptiles) dans les écosystèmes tempérés concluent là aussi à un nombre insuffisant d'études ayant mesuré le mouvement des individus le long des ILT et à un besoin de recherches spécifiques dans ce domaine [883].

En comparaison des recherches sur les espèces animales, un nombre plus réduit d'études s'est intéressé aux effets de routes sur la composition spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques [861]. Un état de l'art ciblé sur l'effet des routes sur la végétation est présenté plus loin en préambule de la synthèse de nos travaux sur la question (*cf.* § 4.3.6).

²⁰⁶ Une difficulté inhérente à l'ensemble des travaux en écologie du paysage.

²⁰⁷ Infrastructures linéaires de transport : routes, autoroutes, voies ferrées, voies navigables, réseau de lignes électriques THT et transport de gaz.

3.5 Stratégies d'aménagement à but de conservation dans les paysages fragmentés

Plusieurs concepts s'intéressent à la façon de gérer et d'aménager le paysage pour parer aux effets néfastes de la dégradation, de la perte et de la fragmentation des habitats sur la biodiversité : le débat *SLOSS* (§ 3.5.1), les deux stratégies antagonistes d'utilisation des terres : *land sharing vs land sparing* (§ 3.5.2) et la planification de la conservation et de la restauration de la connectivité écologique (§ 3.5.3).

3.5.1 Débat *SLOSS* : Single Large (SL) Or Several Small (SS)

La théorie d'équilibre de la biogéographie des îles (*cf.* § 3.1.3.2) a fourni un cadre pour la conception des réseaux d'aires protégées et a fondé le principe qu'une seule grande tache héberge plus d'espèces ou a une valeur écologique plus élevée que plusieurs petites taches totalisant la même superficie ou la même capacité²⁰⁸ [79]. Ce principe a été appliqué par différentes organisations de conservation, notamment l'*UICN* qui l'a très tôt inscrit dans sa stratégie de conservation [884], et a guidé de nombreuses politiques de conservation à travers le monde [885].

Pourtant, le principe *SL>SS* proposé par Diamond [79] n'a pas été confirmé par les premiers tests empiriques faits dans les années 1980 [267, 886]. Le décalage entre théorie et résultats empiriques a ouvert un débat désormais bien établi en biologie/écologie de la conservation sur la question suivante : faut-il une seule réserve de grande taille ou de nombreuses petites réserves pour une meilleure conservation ? Le manque de preuves empiriques du principe *SL>SS* a continué de s'accumuler au cours des 40 dernières années, sans pour autant éteindre le débat.

Le principe *SL>SS* est en fait directement lié à l'hypothèse de la quantité d'habitat et à la question de savoir si la fragmentation *per se* a un effet en plus de celui de la quantité d'habitat [278] (*cf.* Figure 33 qui propose de tester l'*HAH* comme on teste l'hypothèse *SL>SS*). Si la fragmentation *sensu stricto* a globalement un effet négatif sur l'abondance, la présence ou la richesse des espèces, on se trouve dans le cas *SL>SS* et la conservation devrait se concentrer sur la préservation de grandes taches d'habitat d'un seul tenant (Figure 33a). Si la fragmentation *sensu stricto* a globalement un effet positif sur la biodiversité, on se trouve dans le cas *SS>SL* et les efforts de conservation devraient se concentrer sur la préservation d'un grand nombre de petites taches (Figure 33b). Si la fragmentation *sensu stricto* a globalement un effet négligeable sur la biodiversité, alors *SS=SL* et les efforts de conservation devraient se concentrer sur tous les taches d'habitat, quelle que soit la distribution de leur taille (Figure 33c).

Une méta-analyse récente [885] confirme nettement les tendances observées dans les premières études empiriques : sur les 157 comparaisons *SLOSS* publiées entre 1976 et 2018 (et extrait de 58 études), 72% concluent que *SS>SL*, 22% ne concluent rien et seulement 6% montrent le résultat inverse (*SL>SS*), avec un patron de réponse similaire au niveau étude²⁰⁹ (Figure 42a). Cette tendance est maintenue (en moins nette) en restreignant l'analyse aux études où l'intensité de l'échantillonnage est proportionnelle à la taille des taches (Figure 42b). Le schéma *SS>SL* est valable aussi pour les espèces spécialistes, ce qui suggère qu'il ne résulte pas d'une arrivée d'espèces généralistes dans les petites taches (Figure 42c). Le schéma inverse (*SL>SS*) ne devient pas plus fréquent avec le temps depuis la création des taches, par le biais de pertes progressives d'espèces associées aux petites taches (Figure 42d). De même, il n'existe aucune différence selon que les taches sont issues d'un processus de fragmentation d'origine naturelle ou d'origine anthropique (Figure 42e).

²⁰⁸ La capacité d'une tache tient compte d'autres composantes de l'habitat que la surface : elle peut être la résultante de la surface d'habitat pondérée par la qualité de l'habitat.

²⁰⁹ 81% des études ont trouvé au moins une comparaison où *SS>SL*, 33% ont trouvé au moins une comparaison non concluante et 9% des études ont trouvé au moins une comparaison où *SL>SS*. A noter que la somme des chiffres dépasse 100% car certaines études comportant des comparaisons multiples trouvent plusieurs résultats.

Le schéma $SL > SS$ n'est pas plus fréquent lorsque la matrice paysagère est moins favorable, ou lorsque les taches sont plus stables dans le temps (Figure 42f).

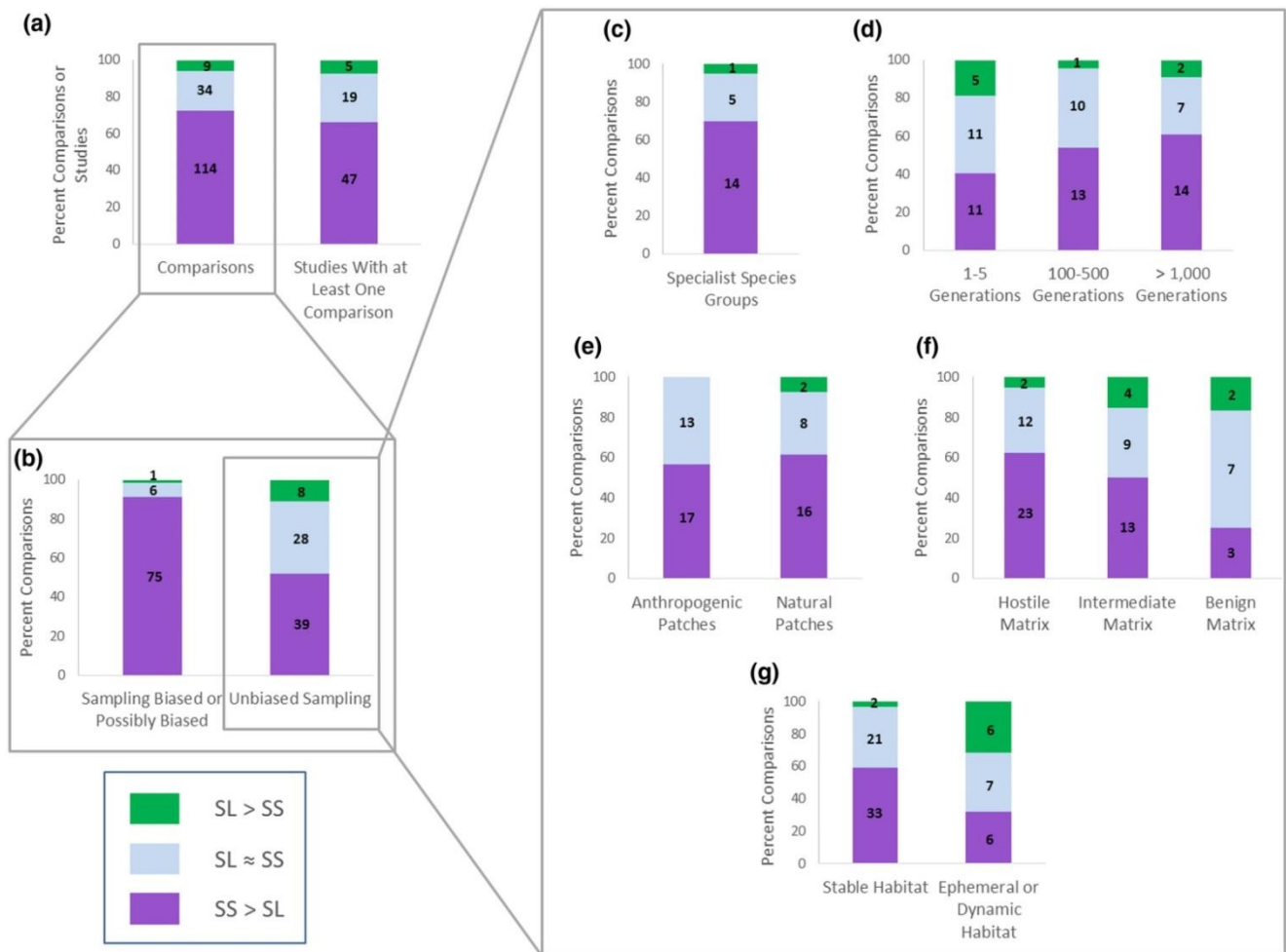


Figure 42. **(a)** $SS > SL$ est le schéma dominant de la littérature empirique. Sur 157 comparaisons de type SLOSS, 72% ont trouvé que $SS > SL$, 22% n'étaient pas concluantes et 6% ont trouvé que $SL > SS$. Parmi les comparaisons où la différence entre SL et SS est nette, 93% ont trouvé que $SS > SL$, 33% ont trouvé au moins un cas non concluant et 9% ont trouvé au moins un cas où $SL > SS$. (Notez que ces chiffres dépassent 100% des études car certaines études ont trouvé plus d'un résultat). **(b)** Le biais d'échantillonnage entraîne une sur-représentation du schéma $SS > SL$ dans la littérature empirique, mais $SS > SL$ reste le schéma dominant. Un peu moins de la moitié des comparaisons SLOSS ($n=75$) proviennent d'études avec un échantillonnage non biaisé, c'est-à-dire où l'échantillonnage augmente proportionnellement avec la taille des taches. 52% de ces comparaisons provenant d'études non biaisées ont trouvé que $SS > SL$ et 11% ont trouvé que $SL > SS$, soit cinq fois plus. 91% des comparaisons des autres études – études biaisées et éventuellement biaisées – ont trouvé $SS > SL$. **(c)** Il n'existe pas de preuve de la prédiction que le schéma $SS > SL$ est dû à l'arrivée d'espèces généralistes dans des petites taches. 70% des groupes d'espèces spécialisées ou menacées présentent le schéma $SS > SL$, contre 52% pour l'ensemble des groupes d'espèces (comparer avec b – échantillonnage non biaisé). **(d)** Rien ne permet de prédire que $SL > SS$ devient plus probable au fil du temps après la création de taches suite à une fragmentation du paysage et l'inverse semble même être vrai. Chaque étude a été classée dans l'une des quatre catégories approximatives, variant par ordre de grandeur du nombre de générations (pour le groupe d'espèces particulier) depuis la création de la tache : 1-5 générations ; 10-50 générations ; 100-500 générations (omis car il n'y avait qu'une seule comparaison) ; >1000 générations. **(e)** La proportion de résultats $SS > SL$ est voisine selon que les taches ont été créées par une perte d'habitat et une altération de la matrice d'origine anthropique ou d'origine naturelle (les études où l'habitat est éphémère ou très dynamique ont été exclues de cette évaluation). **(f)** Rien ne permet de prédire que $SL > SS$ lorsque la matrice est plus hostile et/ou que les taches d'habitat sont plus isolées les unes des autres et l'inverse semble être vrai. **(g)** Rien ne permet de prédire que $SS > SL$ devrait être plus fréquent dans les habitats éphémères ou très dynamiques que dans les habitats stables. A noter que les distributions (c) à (g) sont basées uniquement sur les études dans lesquelles l'échantillonnage est proportionnel à la taille des taches, c'est-à-dire un échantillonnage non biaisé. Tiré de Fahrig [885].

Cette synthèse souligne qu'aucune preuve ne permet jusqu'à présent de confirmer l'hypothèse selon laquelle $SL > SS$. La majorité des résultats empiriques suggèrent à l'inverse que $SS > SL$, et il n'y a pas encore de conditions claires où $SL > SS$ [885]. Cette revue bibliographique conclut aussi à un besoin de recherches pour mieux comprendre la combinaison des mécanismes écologiques responsables du patron dominant $SS > SL$ observé de façon majoritaire dans les études empiriques, car les données disponibles dans la littérature ne le permettent pas. Pour tester les hypothèses associées, il est nécessaire de mettre en place ou d'analyser des suivis à long terme de dynamique et de persistance des populations dans des expérimentations SL vs SS , de comparer les densités d'espèces, d'estimer l'hétérogénéité des habitats, d'évaluer les mouvements nets (immigration moins émigration) dans ces situations SL vs SS , et de mener ces travaux de recherche dans une large gamme de situations écologiques (différents groupes d'espèces, types d'habitats, type de paysages, échelles spatiales) [885].

3.5.2 Débat land sparing vs land sharing

Proposé à l'origine dans le domaine agricole, le concept de *land sharing/sparing* [80] repose sur l'idée qu'il existe deux façons d'agir pour réduire l'impact de l'agriculture sur les espèces sauvages et sur le constat qu'il existe une tension entre ces deux stratégies : la première (*land sharing*, stratégie de partage de l'utilisation des terres) vise à rendre les terres agricoles plus respectueuses de la vie sauvage, la seconde (*land sparing*, stratégie de spécialisation des terres) cherche à faire plus de place aux habitats non cultivés en minimisant la demande de terres agricoles, mais en augmentant le rendement sur ces terres [887]. Ainsi, la stratégie de *land sparing* propose de diminuer la superficie totale du paysage dédié à la production agricole pour augmenter la superficie à conserver ou à restaurer, tandis que la stratégie de *land sharing* vise à minimiser l'impact de l'agriculture sur la biodiversité dans les exploitations agricoles, bien que cette stratégie puisse diminuer les rendements agricoles, ce qui peut limiter la surface de paysage dédiée à la conservation [888]. La stratégie de spécialisation des terres est associée à un modèle de paysage de type insulaire, où les îles de nature sont considérées comme distinctes des activités humaines. Cette dichotomie rend la spécialisation foncière compatible avec des méthodes d'optimisation qui tentent de répartir les utilisations des terres de la manière la plus efficace possible. En revanche, l'agroécologie ou l'agriculture respectueuse de la vie sauvage met l'accent sur l'hétérogénéité, la résilience et les interactions écologiques entre les zones cultivées et non cultivées [889].

Ces deux stratégies peuvent être transposées au cas de la gestion forestière : une stratégie de *land sparing* va chercher à séparer d'un côté les forêts mises en exploitation avec une recherche de rendement économique, et de l'autre côté les réserves forestières ou les forêts laissées en libre évolution ; une stratégie de *land sharing* au contraire va chercher à minimiser l'impact de la gestion forestière sur la biodiversité (en acceptant de diminuer les rendements économiques de l'exploitation) mais restreindre la surface dédiée à la conservation. La stratégie de création des aires protégées correspond au modèle de *land sparing*. La gestion forestière multifonctionnelle correspond au modèle de *land sharing*. La gestion actuelle des forêts en Europe combine des approches de *land sharing* et de *land sparing* [890, 891].

Le choix entre ces deux stratégies est en partie lié au débat précédent *SLOSS* : une conséquence du principe $SL > SS$ (ou d'un effet négatif de la fragmentation *sensu stricto* sur la biodiversité) se traduit par le fait que les politiques de conservation vont avoir tendance à préférer une stratégie de ségrégation de l'utilisation des terres (*land sparing*) au détriment d'une stratégie de partage (*land sharing*) [278]. En effet, à l'échelle du paysage, la stratégie du *land sparing* implique de consacrer des zones de surface assez conséquente d'un seul type d'habitat cible (les zones protégées) et de ne pas accepter d'autres usages du sol qui fragmenteraient cet habitat. Dans la stratégie du *land sharing*, l'habitat naturel est distribué spatialement en petites taches en association avec d'autres modes d'usage du sol, ce qui permet de concilier différents usages selon une mosaïque de plus petites taches qui sont en interaction [889].

Nous reviendrons sur l'application de ces deux concepts (*SLOSS* et *land sparing vs land sharing*) dans notre projet de recherche (cf. § 5.3.2 et 5.4.6).

3.5.3 Conservation et restauration de la connectivité paysagère

Dans cette partie, plus développée que les deux précédentes, nous dressons tout d'abord un état de l'art du rôle des corridors écologiques pour conserver et restaurer la biodiversité en montrant l'avancée constante et rapide des recherches dans ce domaine, sans sous-évaluer la difficulté à démontrer l'efficacité des corridors (§ 3.5.3.1). Ensuite, nous synthétisons l'avancée des fondements théoriques pour quantifier et modéliser la connectivité paysagère (§ 3.5.3.2) et présentons les différents logiciels de modélisation (§ 3.5.3.3). Une troisième section explique dans quelle mesure les graphes paysagers et les indices de quantité d'habitat atteignable constituent une avancée significative pour répondre aux questions essentielles de conservation de la connectivité (§ 3.5.3.4). Puis, pour être complet, nous revenons sur l'ensemble des métriques qui peuvent être calculées sur un graphe paysager (§ 3.5.3.5), avant de clore le chapitre avec les indices de quantité d'habitat atteignable prenant en compte les processus de dispersion à longue distance entre générations (§ 3.5.3.6).

3.5.3.1 Rôle des corridors écologiques

Une des options couramment retenues pour restaurer la connectivité est la mise en place de corridors entre les habitats déconnectés [\[85, 89, 90, 892\]](#).

De manière générale, le "corridor" désigne toute liaison fonctionnelle entre des écosystèmes ou entre différents habitats d'une espèce (ou d'un groupe d'espèces interdépendantes), permettant sa dispersion et sa migration [\[53\]](#). Les corridors peuvent remplir plusieurs rôles écologiques (Figure 43a) : habitat (permanent ou temporaire), conduit ou couloir pour la dissémination des espèces, filtre (certaines espèces passent à travers, d'autres pas), barrière (les espèces ne peuvent franchir le corridor), source (des individus émanent du corridor) ou puits (les organismes pénètrent dans le corridor, mais n'y survivent pas) [\[893\]](#), et présentent plusieurs avantages (Figure 43b) [\[90\]](#). Parmi les éléments du paysage jouant le rôle de corridors, on peut citer les ripisylves, les réseaux de haies (*cf.* § 5.4.5), les lisières forestières, les bandes enherbées, les routes et autres voies de communication artificielles créées par l'homme (*cf.* § 4.3.6). Les corridors peuvent prendre plusieurs formes : corridor linéaire, avec nœuds, avec nœuds discontinus (corridor en "pas japonais") ou la mosaïque paysagère, dès lors que celle-ci est perméable à la dispersion des espèces [\[894, 895\]](#). Un corridor peut souvent jouer plusieurs rôles simultanés, mais pour différentes espèces. Par exemple, un corridor boisé peut être un conduit de dispersion pour les espèces forestières mais un filtre pour les espèces prairiales [\[90\]](#).

Les débats scientifiques concernant les corridors écologiques ont porté sur plusieurs aspects : (1) l'absence de preuves que les corridors fonctionnent [\[652\]](#), (2) les difficultés pour démontrer l'efficacité d'un corridor [\[896-898\]](#), (3) le rapport coûts/bénéfices des corridors au regard d'autres mesures de conservation [\[651, 899\]](#) et (4) les effets néfastes des corridors sur la biodiversité et les services écosystémiques [\[85, 651, 899\]](#). Ces débats continuent parmi les écologues et les gestionnaires, certes moins fortement aujourd'hui, en dépit du cortège de connaissances acquises [\[66, 736, 894, 900-904\]](#).

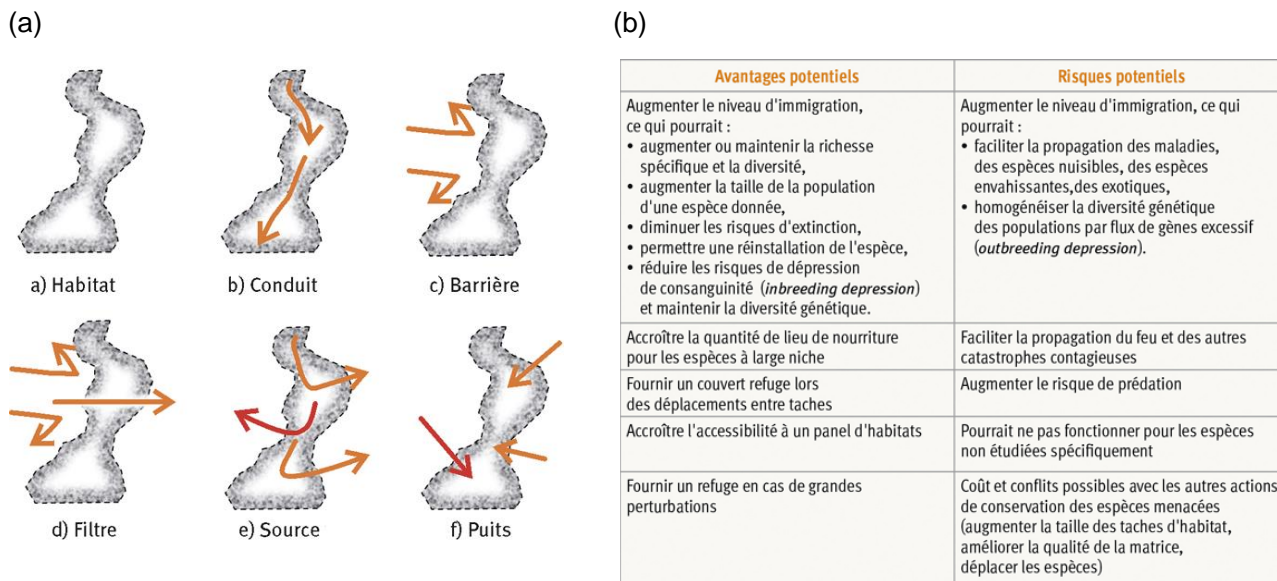


Figure 43. (a) Illustration des six rôles écologiques possibles joués par les corridors. (b) Synthèse des avantages et inconvénients potentiels des corridors écologiques. Tiré de Bergès *et al.* [90].

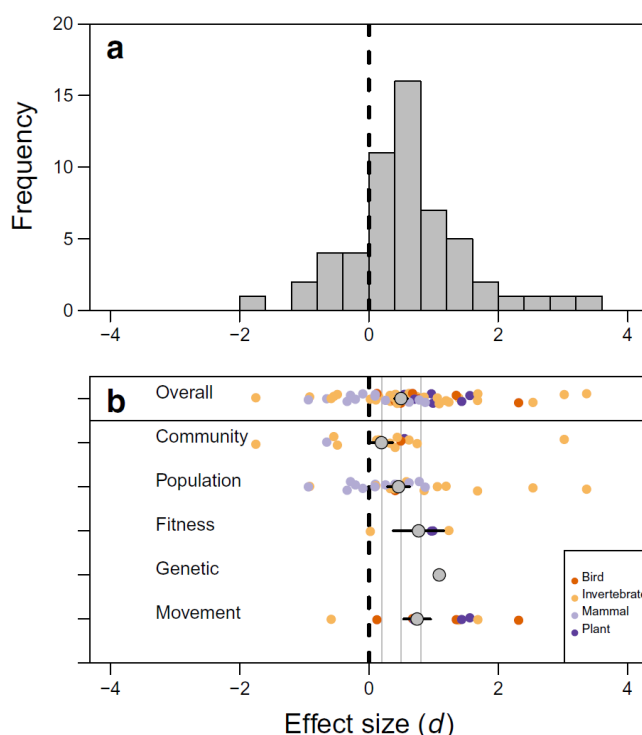


Figure 44. Taille d'effet (d) résumés des études évaluant l'efficacité des corridors. Les valeurs $d > 0$ indiquent les effets positifs sur la réponse écologique des corridors par rapport aux témoins non connectés. Les lignes verticales en pointillés délimitent $d = 0$. Le panneau supérieur (a) est l'histogramme des 56 valeurs de d de cette méta-analyse. Le panneau inférieur (b) présente les estimations de d issues des modèles de méta-analyse pour différents niveaux d'organisation ainsi que pour tous les niveaux d'organisation combinés (*Overall*) en points gris remplis. Les barres d'erreur représentent les valeurs d'erreur-type provenant des modèles de méta-analyse. La catégorie *Genetic* ne comporte pas de barres d'erreur car une seule valeur de d lui est associée. Les points de couleur représentent les valeurs individuelles de d correspondantes, les couleurs représentant des groupes taxonomiques. Ces points sont bruités le long de l'axe vertical afin de réduire le chevauchement. Les lignes verticales grises indiquent les valeurs de référence de taille d'effet petit ($d = 0,2$), moyen ($d = 0,5$) et grand ($d = 0,8$). Tiré de Resasco *et al.* [904].

Une méta-analyse [736] a confirmé que les corridors augmentent les mouvements entre fragments dans les études expérimentales et observationnelles, avec une grande partie des résultats expérimentaux basés sur les corridors du site de la Savannah River (*SRS*, cf. Figure 26). Cette méta-analyse montre que le corridor augmente en moyenne de 50% le déplacement des individus entre taches, en comparaison de taches non connectées par un corridor, mais aussi que les groupes taxonomiques ne sont pas tous favorisés. Ainsi, les mouvements des oiseaux sont moins favorisés que les mouvements des invertébrés, des autres vertébrés et des plantes. Une nouvelle synthèse des recherches publiées depuis 2010 confirme les résultats de la première méta-analyse et étend les résultats sur l'efficacité des corridors non plus seulement à la dispersion entre taches, mais aussi au maintien de la biodiversité à différents niveaux d'organisation : génétique, fitness, population, communautés [904] (Figure 44).

En plus de montrer que les corridors facilitent les mouvements, l'expérimentation *SRS* dédiée au rôle des corridors a permis d'élucider leur rôle dans la diversité des communautés [695, 902], les interactions plantes-animaux [905-908], et les effets négatifs potentiels [909-911]. En particulier, l'expérimentation *SRS* montre que les corridors permettent de réduire la probabilité d'extinction des plantes dans les taches d'environ 2% par an et d'augmenter la probabilité de colonisation des taches d'environ 5% par an [695]. De plus, les avantages s'accumulent au cours des 18 années de l'expérience. À la fin du suivi expérimental, les taches connectées comptaient 14% d'espèces de plus que les taches non connectées [695].

Malgré leur fonction reconnue pour compenser la fragmentation des habitats, les corridors peuvent aussi présenter des inconvénients, identifiés depuis le début des travaux sur les corridors [651, 899] (Figure 43b) : faciliter la dispersion des prédateurs ou des agents pathogènes, augmenter la dispersion des espèces exotiques, faciliter la propagation des perturbations (par ex. le feu), créer des lisières ou synchroniser la dynamique des populations²¹⁰. Ainsi, ce sont les mêmes mécanismes qui expliquent d'un côté les effets positifs des corridors sur la dispersion et la diversité des espèces cibles pour la conservation et de l'autre des effets négatifs. Néanmoins, une méta-analyse a aussi clairement montré que la plupart des préoccupations concernant les effets négatifs des corridors ne sont pas fondées²¹¹, mais aussi que certains points méritent des recherches plus approfondies [903].

Au-delà, un point important soulevé par Beier *et al.* [894] est la manière dont les promoteurs de projets de développement et autres opposants à la conservation présentent souvent comme un "désaccord entre les experts" le nécessaire doute scientifique²¹². Ce faisant, ils peuvent persuader les organismes de planification que la perte et la fragmentation de l'habitat devraient se poursuivre sans entrave et que c'est aux défenseurs de la nature de porter la charge de la preuve pour préserver chaque corridor restant. Or, les paysages naturels sont généralement plus connectés que les paysages altérés par l'homme, et les corridors sont en fait une stratégie visant à conserver ou à améliorer une partie de cette connectivité naturelle [650]. Par conséquent, il apparaît assez légitime de renverser la charge de la preuve sur ceux qui souhaitent détruire les derniers vestiges de connectivité naturelle, en leur demandant de prouver que la destruction des corridors ne portera pas préjudice aux populations cibles [894].

²¹⁰ Les cycles de population sont en phase dans les zones connectées, déphasés dans les zones non connectées, ce qui a pour effet d'augmenter la probabilité d'extinction des métapopulations.

²¹¹ Cette méta-analyse ne trouve aucune étude montrant que les corridors augmentent les perturbations indésirables ou l'invasion d'espèces exotiques, mais ces thèmes n'ont pas été assez étudiés (1 et 6 études, respectivement). Les autres effets négatifs des corridors ont été plus étudiés mais donnent des réponses variables. L'effet de lisière sur l'abondance des espèces cibles peut être aussi bien positif que négatif. Les corridors ont autant de probabilité d'accroître les effets négatifs que de n'avoir aucun effet sur les espèces antagonistes ou la synchronisation des populations. Cette méta-analyse n'a pas abordé l'effet négatif potentiel de dépression de consanguinité [651], car aucune étude n'a testé cet effet. Les effets non écologiques n'ont pas été pris en compte, comme les coûts d'opportunité associés aux corridors lorsque d'autres stratégies de conservation viables sont disponibles.

²¹² On l'a vu dans le débat sur les impacts des biocides/pesticides sur la santé humaine et les écosystèmes, où le doute est adroitement exploitée par les sociétés privées phytopharmaceutiques pour poursuivre la commercialisation de leurs produits (cf. "La Fabrique de l'ignorance, la science à l'épreuve de la triche industrielle", documentaire de Franck Cuvelier, Pascal Vasselin, diffusé sur ARTE le 23/02/2021). On l'a vu aussi récemment lors de la crise de la Covid-19 où les médias et les politiques se trompent ou exploitent à leur profit les débats et controverses qui ont sainement émergé entre scientifiques.

3.5.3.2 Quantifier et modéliser la connectivité

Les recherches sur la connectivité ont été synthétisées et structurées dans différents ouvrages et articles de synthèse [55, 63, 93, 94, 98, 912, 913] (Figure 45).

Un premier champ de recherches concerne la quantification empirique de la connectivité [93]. Au sein de ce champ, peuvent être distinguées les méthodes de quantification directe et indirecte.

Les méthodes directes incluent les observations visuelles, le marquage-recapture, le radio-pistage, le suivi par GPS, le suivi par satellite et le radar [93]. Depuis plusieurs années, la capacité de surveiller à distance les mouvements des animaux²¹³, les mesures physiologiques et les données environnementales associées a considérablement augmenté (notion de "biologging", [914]). De grandes quantités de données deviennent disponibles et permettent de comprendre le déplacement, le comportement et l'écologie de plus en plus d'espèces animales, à un niveau de détail de plus en plus élevé et à des échelles de plus en plus larges [93].

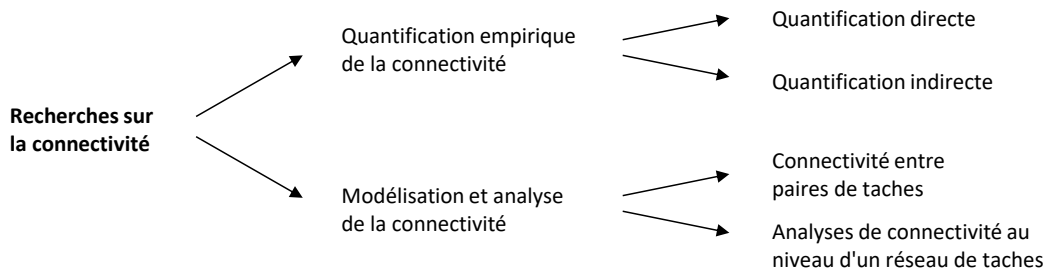


Figure 45. Classification des champs de recherches sur la connectivité selon Kool [93].

Les méthodes indirectes reposent sur la génétique des populations. La génétique pallie les limites des méthodes de suivi direct car elle permet d'évaluer la connectivité à l'échelle de plusieurs générations, en comprimant les échelles de temps qui ne pourraient pas être observées autrement. Avec l'expansion rapide de la disponibilité des marqueurs génétiques [915] et l'augmentation spectaculaire de la puissance de calcul, des possibilités se sont ouvertes pour identifier les modèles de connectivité génétique [916] et ont permis l'essor de la génétique du paysage [917-919]. Cependant, les données génétiques ont aussi des limites pour interpréter la connectivité et ses effets [916, 920], car il faut identifier les bonnes échelles temporelles et spatiales, choisir la bonne variable de réponse génétique (par exemple, la distance génétique ou le partage des allèles) et pouvoir isoler les processus locaux des processus paysagers [912]. En effet, les données génétiques fournissent des informations limitées sur la connectivité actuelle des habitats lorsque les changements récents n'ont pas encore affecté la structure génétique, en raison des décalages temporels dans la réponse des individus [921]. Dans de tels cas, les données de télémétrie peuvent s'avérer plus utiles [922].

Un second champ de recherche concerne la modélisation et l'analyse de la connectivité. Deux niveaux d'approches sont distingués [93] : (1) l'estimation de la connectivité entre paires de tâches et (2) l'analyse de connectivité au niveau d'un réseau de tâches.

Parmi le premier type, sont inclus : les distances tampons et d'autres indices paysagers [923, 924], les noyaux de dispersion [293], les chemins de moindre coût (*least-cost paths, LCP*), qui sont un moyen de mettre à l'échelle les valeurs de distance entre les tâches [925], les méthodes qui considèrent les liaisons entre tâches non plus en recherchant le chemin de moindre coût unique mais les différents itinéraires possibles [926, 927], et la théorie des circuits électriques [928], que l'on peut considérer comme une extension de l'analyse *LCP*, les modèles de diffusion spatialement structurée [929], ou encore les modèles multi-agents (*individual-based models, agent-based models* ou automates cellulaires) [930].

²¹³ Remotely monitor animal movement.

Concernant le second type, la méthode la plus utilisée est la théorie des graphes [931, 932], mais d'autres approches existent : modèles de métapopulation [60, 933], modèles de viabilité [934, 935], modèles matriciels [936], analyse de sensibilité et d'élasticité des matrices de connectivité [937], décomposition en valeurs singulières et théorie des perturbations matricielles [938], ou encore analyse morphologique des patrons spatiaux [939, 940].

3.5.3.3 Logiciels d'analyse de connectivité

Un grand nombre de logiciels d'analyse de connectivité ont été développés depuis près de vingt ans. Une synthèse de leur utilisation dans la littérature scientifique est proposée par Correa Ayram *et al.* [94]. Sans parler de *Fragstats* qui est plutôt dédiée à l'analyse des patrons paysagers [941], un des tous premiers logiciels est *Pathmatrix* [942]. Par la suite, plusieurs logiciels ont été développés pour répondre à des enjeux de planification de réseaux de réserves tels que *ZONATION* [943], *MARXAN* et *MARXAN with Zones* [944], puis tout récemment *Marxan connect* [945], *ResNet* (ou *ConsNet*)²¹⁴ [946], et *Unicor* [947].

Ont été proposées en parallèle d'autres logiciels qui ont connu un succès très rapide auprès de la communauté scientifique [94] : *Conefor* : [948], *Circuitscape* [928], *Linkage Mapper* [949] et *Graphab* [950, 951]. Par exemple, dans la revue bibliographique de Correa-Ayram *et al.* [94] *Conefor* est classé comme le logiciel le plus utilisé jusqu'en 2016 pour analyser la connectivité dans un but de planification des zones de conservation. Plus récemment, la synthèse de Dickson *et al.* [952], en mémoire au concepteur du logiciel Brad Mc Rae, identifie un grand nombre de travaux qui ont utilisé *Circuitscape*²¹⁵ (277 études publiées entre 2009 et 2017).

Trois logiciels (*ZONATION*, *MARXAN* et *ResNet*) intègrent la connectivité de l'habitat pour plusieurs espèces comme critère pour prioriser les zones de conservation et résoudre les questions de conservation à l'échelle du paysage [956]. Ils proposent des méthodes robustes pour identifier les zones de conservation importantes en termes de qualité et de connectivité de l'habitat [943, 957]. Ils pourraient donc être utilisés en complément des approches d'identification des corridors couramment utilisées (telle que l'analyse de moindre coût et la théorie des circuits) et les outils correspondants (i.e. *Linkage Mapper* et *Circuitscape*) [94].

Une série de logiciels ou de bibliothèques *R* sont apparues au cours des cinq dernières années : *gflow* [958], *lscorridors* [959], *gdistance* [960], *gDefrag* [961], *Graphscape* [962], *Gravity model toolbox* [963], *Grainscape* [964], *Makurhini* [965] et *Metaconnect* [966].

Le foisonnement des logiciels depuis ces dernières années mériterait une analyse comparative détaillée de ces différents logiciels, à la suite des synthèses partielles existantes [94, 951, 952].

3.5.3.4 Apport des graphes paysagers et des indices de "quantité d'habitat atteignable" pour la conservation de la connectivité

Selon Kupfer [55], le choix des approches de connectivité et des métriques associées dans un but de conservation de connectivité suppose de réaliser un compromis entre trois critères : (1) les besoins en données et la facilité de calcul des paramètres ; (2) la pertinence écologique des métriques (approche structurelle ou fonctionnelle d'un paysage) ; et (3) la facilité d'interprétation des métriques par les acteurs avertis et non spécialisés²¹⁶.

Les métriques de structure à l'échelle de la tache ou du paysage (taille de la tache, distance au plus proche voisin, cohésion de la tache) sont faciles à calculer car elles nécessitent peu de données, sont aisées à interpréter, mais ont peu de propriétés fonctionnelles.

A l'opposé, les approches utilisant les modèles de dynamique de population spatialement explicites tiennent compte des processus de naissance, de mortalité, d'émigration et d'immigration dans les taches

²¹⁴ Incorpore la question de la connectivité dans la conception du réseau de réserves par le biais des considérations de type théorie des graphes.

²¹⁵ A savoir ceux citant les articles fondateurs de McRae *et al.* [928, 953, 954] ou le guide d'utilisation de *Circuitscape* [955].

²¹⁶ Par rapport à la vision proposée par Calabrese et Fagan [967], Kupfer y ajoute donc un critère de facilité d'interprétation, là où Calabrese et Fagan voient un compromis entre conditions de mise en œuvre et pertinence écologique.

d'habitat et sont bien adaptées lorsque les analyses portent sur l'évolution et la persistance de la population. Néanmoins, malgré des développements récents à but opérationnel (par ex. *Metaconnect* ^[966]), ces approches sont lourdes à mettre en œuvre et nécessitent une connaissance approfondie de la biologie et du comportement des espèces, ce qui limite en général leur application à une échelle spatiale assez réduite ^[967, 968].

L'approche reposant sur les graphes paysagers et les indices de connectivité associés propose une vision intermédiaire entre connectivité structurale et connectivité effective ^[55] ; elle combine attributs paysagers (taches d'habitat et résistance de la matrice au déplacement de l'espèce) et distance de dispersion de l'espèce. L'habitat de l'espèce est représenté par un ensemble de nœuds (les taches d'habitat) qui sont reliés entre eux par des liens (binaires ou probabilistes) représentant les événements de dispersion des individus, le tout constituant un graphe ^[932]. La vision adoptée est celle d'un réseau de taches d'habitat pour une région donnée dont on cherche à mesurer la connectivité pour une espèce (ou un ensemble d'espèces). La connectivité du paysage dépend non seulement de la quantité et de la structuration de l'habitat dans le paysage, mais aussi de la capacité de l'espèce à l'utiliser.

En 2006, Pascual-Hortal et Saura ^[969] ont établi le concept d'habitat atteignable (*habitat reachability*), tenant compte à la fois de la connectivité intra-tache et de la connectivité inter-tache : d'une part, la taille et la qualité intrinsèque de la tache d'habitat contribuent au maintien de la population locale, et d'autre part les liaisons entre les taches d'habitat permettent les échanges d'individus (et de gènes), autorisent l'accès à d'autres ressources et facilitent la dispersion sur une plus longue distance, l'ensemble assurant la viabilité de la population à l'échelle du réseau d'habitat. Ce concept considère l'accessibilité de l'habitat comme un critère fondamental, incluant la surface et la qualité des taches et leur degré de connectivité au sein d'une métrique unique ^[970].

La mise au point d'un ensemble d'indices rendant compte des propriétés fonctionnelles du réseau, et non plus seulement de ses propriétés topologiques, constitue une avancée méthodologique majeure pour analyser le degré de connectivité écologique d'un paysage ^[970-972].

Ces indices permettent aussi de mesurer les changements de connectivité s'opérant en fonction des pressions anthropiques exercées sur le paysage : modification de l'occupation du sol, intensification des pratiques, création d'infrastructures linéaires de transport, changements climatiques ^[951, 973-978].

Un avantage essentiel de ces indices réside dans la possibilité d'identifier les taches ou les liens les plus importants pour maintenir ou améliorer la connectivité globale du réseau pour une espèce ^[979, 980]. C'est pourquoi ils sont utilisés dans les travaux de conservation et de restauration des réseaux d'habitats ^[951, 975-977]. Combinée à d'autres approches existantes sous *SIG*, la démarche constitue un outil d'aide à la décision pour les gestionnaires, les aménagistes et les décideurs afin d'orienter les choix d'aménagement du territoire et les mesures de conservation, et prioriser les actions à une échelle plus locale : études écologiques fines, aménagement d'infrastructures, mesures de gestion adaptées ^[951, 981].

3.5.3.5 Métriques issues des graphes paysagers

Même si nous considérons les indices de quantité d'habitat atteignable comme les métriques les plus abouties pour mesurer la connectivité au sein d'un réseau d'habitats, il existe un large panel de métriques utilisées pour quantifier les propriétés d'un graphe, qui peuvent être classées en fonction du niveau de structure du graphe et de l'élément concerné ^[982, 983] : (1) celles qui caractérisent le rôle d'une tache ou d'une connexion au sein du réseau d'habitat et (2) celles qui caractérisent la connectivité à l'échelle de l'ensemble du graphe ou de ses composantes²¹⁷.

²¹⁷ Une composante est un ensemble de nœuds connectés entre eux mais déconnectés du reste du graphe ^[979].

3.5.3.5.1 Métriques caractérisant le rôle des nœuds et des liens dans le graphe

1- le nombre de liaisons pour un nœud donné (= degré du nœud), qui sert d'indicateur de l'accessibilité du nœud et quantifie l'importance du nœud pour la connectivité globale ; voir par exemple [984-986] ;

2- le flux potentiel de dispersion de la tache F , appelé aussi *Area Weighted Flux (AWF)*, qui est une métrique dérivée de la théorie des métapopulations [932] et qui somme les capacités des taches différentes de i et pondérées en fonction de leur distance minimale à la tache focale en parcourant le graphe. Cette somme est un indicateur de la dispersion potentielle à partir de la tache i , ou inversement à destination de la tache i . La formule de l'indice est la suivante [987] :

$$\text{Équation 2} \quad F_i = \sum_{j=1, j \neq i}^n a_i p_{ij}$$

avec a_i l'attribut de la tache i , n le nombre de taches et p_{ij} la probabilité de dispersion entre les nœuds i et j . La métrique *AWF* est calculée seulement à partir des taches reliées directement à la tache focale dans *Conefor* [948], alors que son calcul dans *Graphab* tient compte des taches indirectement connectées [987] ;

3- la centralité du nœud (par ex. *betweenness centrality BC*, *closeness centrality*, *subgraph centrality*), qui quantifie l'importance de la position d'un nœud pour les chemins reliant d'autres paires de nœuds [988-991]. L'indice *BC* d'un nœud correspond à la proportion de tous les chemins les plus courts entre tous les autres nœuds du graphe et qui passent par ce nœud²¹⁸. Lorsque cette proportion est élevée, le nœud a une propriété de centralité dans le graphe puisque qu'une part importante des chemins entre les autres taches du graphe emprunte cette tache "centrale". L'indice se définit de la façon suivante [996] :

$$\text{Équation 3} \quad BC_k = \frac{\sum_{i, i \neq k}^n \sum_{j, j \neq k}^n \frac{g_{ij}(k)}{g_{ij}}}{g_{ij}}$$

avec $g_{ij}(k)$ le plus court chemin entre les taches i et j ($i, j \neq k$) qui passe par k , et g_{ij} est le nombre total de chemins les plus courts entre les paires de taches i et j ($i, j \neq k$).

Pour la plupart des indices, une pondération peut être appliquée aux nœuds ou aux liens sur la base de leurs caractéristiques qualitatives ou quantitatives (pour les nœuds : superficie ou qualité de l'habitat ; pour les liens : flux d'organismes ou probabilité de mouvement) pour mieux évaluer leurs contributions relatives à la disponibilité en habitat et au maintien de la connectivité [986, 995].

3.5.3.5.2 Métriques caractérisant l'ensemble du graphe ou ses composantes

1- le nombre ou la densité des nœuds, des liens ou des composantes [931, 997, 998], qui fournissent des informations sur le nombre de taches d'habitat et leur degré de liaison ;

2- le diamètre du graphe ou d'une composante et la longueur des chemins [992, 999, 1000], qui décrivent la densité, la compacité et la facilité potentielle de mouvement dans le graphe ;

3- les indices qui mesurent la "quantité d'habitat atteignable" (*habitat reachability*) à l'échelle du graphe, développés par S. Saura et collègues ; cette famille d'indices évalue la disponibilité de l'habitat en intégrant la surface d'habitat et la connectivité dans une seule mesure : indice de connectivité intégral *IIC* [969], probabilité de connectivité *PC* [971], indice de connectivité équivalent *EC* [1001]. Ces indices sont abordés plus en détail au § 4.4.1.2.

4- les métriques qui quantifient la modification des propriétés du réseau ou de ses composantes après la suppression des nœuds ou des liens du graphe [932, 985, 988, 1002] ; ces métriques quantifient la vulnérabilité du graphe au retrait de taches ou de liens suite à la perte d'habitat ou la modification de la matrice paysagère, comme les indices *dIIC* ou *dPC* [970] ;

²¹⁸ Exemple d'études ayant utilisé ou citant cet indice : [968, 989, 992-995].

Des travaux complémentaires ont cherché à coupler les indices de quantité d'habitat atteignable aux mesures de centralité pour proposer les indices BC_k^{PC} ou BC_k^{IIC} [1003]. L'indice BC_k^{PC} se définit ainsi :

$$\text{Équation 4} \quad BC_k^{PC} = \sum_i^n \sum_j^n a_i a_j p_{ij}^{*k} \{i, j \neq k \text{ et } ij \in nm^*\},$$

avec a_i, a_j l'attribut des taches i et j , n le nombre de taches, nm^* représente la liste des combinaisons de i et j ($i \neq j$) où k est inclus dans le plus court chemin entre i et j , p_{ij}^{*k} le produit de probabilité maximal entre les nœuds i et j (appartenant à nm^*). L'indice BC_k^{PC} , contrairement à l'indice BC original, prend en compte les attributs des taches et les probabilités de dispersion, et utilise le produit de probabilité maximal pour définir les plus courts chemins entre les taches [1003].

D'autres approfondissements ont permis de décomposer les valeurs de l'indice $dIIC_k$ ou dPC_k en trois composantes séparées (parts *intra*, *flux* et *connecteur*) pour quantifier les façons dont une tache donnée contribue à la connectivité et à la disponibilité de l'habitat [970]. Cette dernière approche est particulièrement utile pour identifier les zones d'habitat de meilleure qualité tout en tenant compte de leur position dans le graphe (cf. § 4.4.1.2).

3.5.3.6 Amélioration des indices de quantité d'habitat atteignable

Les modèles de connectivité basés sur les indices IIC et PC restent des approches statiques car elles ne tiennent pas explicitement compte des processus de dispersion, de colonisation des taches d'habitat intermédiaires et de dispersion supplémentaire qui peuvent, sur plusieurs générations, permettre la recolonisation d'une tache après extinction locale, le sauvetage démographique d'une population dans une ou plusieurs taches, ou encore l'expansion des espèces sur de plus grandes échelles de temps et d'espace [898, 1004].

Conscient des limites de l'approche statique, Saura *et al.* [1005] ont proposé un modèle généralisé de connectivité de réseau d'habitat pour tenir compte du nombre d'individus qui se dispersent et des processus de dispersion à longue distance entre générations. Ce modèle permet de combler en partie le fossé qui existe entre les modèles plus complexes de dynamique de populations, qui sont généralement exigeants en matière de données et donc difficiles à appliquer à large échelle, et les modèles de connectivité statique proposés précédemment [970], plus simples mais qui ne tiennent compte que de la quantité d'habitat pouvant être atteinte par un seul disperseur moyen au cours de sa vie.

Ce modèle de connectivité, plus complexe que les modèles proposés jusque là, apporte de nouveaux résultats méthodologiques et écologiques.

Tout d'abord, il constitue une avancée par rapport au modèle de connectivité standard utilisé dans l'indice PC pour mettre en évidence le rôle des zones relais pour la dispersion, car il tient compte des possibilités de propagation des populations qui englobent plusieurs générations et la reproduction dans des taches d'habitat intermédiaires [1005].

Ensuite, il montre aussi que la perte de taches d'habitat intermédiaires suffisamment grandes peut entraîner une diminution de la distance pouvant être parcourue par les espèces (notion de seuil spatial critique). De plus, cette perte est un facteur limitant par rapport à d'autres facteurs considérés généralement comme essentiels pour la dispersion à longue distance, à savoir des noyaux de dispersion à queue épaisse ou une large population source [1005]. Le modèle souligne aussi que la valeur de relais des taches intermédiaires apparaît au cours du temps, à travers les générations²¹⁹ et qu'il faut s'attendre à une réponse décalée, c'est-à-dire à un crédit d'immigration [299] dans les bénéfices apportés par la conservation ou la restauration d'une mosaïque de fragments d'habitat dispersés sur de grandes surfaces²²⁰.

²¹⁹ Car les colonisateurs se reproduisent dans des taches éloignées nouvellement accessibles et permettent à leurs descendants d'atteindre d'autres ressources d'habitat disponibles qui sont plus éloignées.

²²⁰ Dont le coût de mise en œuvre ne sera amorti qu'à long terme.

L'application de ce modèle à des cas concrets permet de montrer que des taches de petite taille ou de faible qualité sont d'un faible intérêt pour la connectivité ^[1005]. Ce résultat corrige la tendance des indices de connectivité précédents à surestimer l'importance réelle pour la connectivité de petites taches relais²²¹ ^[1006].

Enfin, ce modèle montre que la forte ou faible connectivité d'un réseau d'habitats peut imposer un filtre spatial à la dispersion en favorisant les changements d'aire de répartition pour les espèces qui possèdent certains traits de vie et moduler à long terme les changements de composition des communautés. Lorsque l'on considère un seul individu pour différentes espèces (comme dans les modèles standards), il n'y a qu'un seul filtre possible : l'espèce ayant la plus grande distance moyenne de dispersion atteindra toujours une plus grande quantité de ressources en habitat ^[970]. Cependant, lorsque l'on considère des populations de différentes espèces (comme dans les modèles généralisés), d'autres facteurs spécifiques aux espèces, comme le nombre d'individus pouvant se disperser ou le nombre d'immigrants nécessaires pour établir une population viable, peuvent avoir un effet important sur la connectivité réalisée entre les taches d'habitat ^[1005].

²²¹ C'est le cas de l'indice *PC* qui identifie souvent de toutes petites taches dans le paysage avec une contribution importante (*dPC_{connecteur}*) car elles sont situées dans des positions stratégiques dans le réseau.



4.1 Ecologie forestière

Dans cette partie, nous présentons les résultats obtenus dans six projets de recherche. Le premier s'intéresse à la libre évolution et à la mise en réserve des forêts et compare par méta-analyse la richesse spécifique des forêts exploitées et forêts non exploitées (§ 4.1.1). Le second s'intéresse au rôle de l'essence dominante et du mélange d'essences sur la biodiversité floristique (§ 4.1.2). Le troisième analyse la réponse de la flore de sous-bois à la durée de l'arrêt de l'exploitation forestière et à la composition en essences dans les hêtraies-sapinières-pessières du Massif de l'Aigoual (§ 4.1.3). Le quatrième projet porte sur la réponse à court terme de la biodiversité pour la flore et les coléoptères carabiques dans les trouées de chablis suite aux tempêtes de 1999, et analyse deux sources de variabilité : la taille de la trouée et le mode d'exploitation de la trouée (§ 4.1.4). Le projet suivant (§ 4.1.5) compare l'impact du passage d'un mode de traitement sylvicole du taillis-sous-futaie à celui de la futaie régulière (en chênaie de plaine) sur la biodiversité de trois groupes taxonomiques (flore vasculaire, Coléoptères carabiques et Lépidoptères hétérocères). Le dernier projet s'intéresse au rôle du type de propriété forestière sur la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques (§ 4.1.6).

Nous synthétisons ensuite les résultats acquis dans ces différents projets (§ 4.1.7), avant de conclure en posant quatre hypothèses sur le régime de perturbations auquel les espèces seraient les mieux adaptées dans l'Anthropocène, puis d'ouvrir sur nos perspectives de recherche (§ 4.1.8).

Le rôle de la composition et de la configuration spatiale des types de peuplements et l'effet des routes forestières sur la biodiversité sont abordés dans la partie d'écologie du paysage du Bilan (*cf.* § 4.3).

En plus de ces travaux de recherche, j'ai aussi rédigé – ou contribué à rédiger – deux chapitres ^[17, 19] d'un ouvrage collectif de synthèse des connaissances et de recommandations de gestion, coordonné par M. Gosselin et O. Larroussinie et publié en 2004 ^[1007]. Cette synthèse s'est poursuivie par la rédaction d'un guide pratique de recommandations – plus détaillé – pour mieux intégrer la biodiversité dans la gestion, à destination des gestionnaires et propriétaires, publié en 2010 et actualisé en 2017 ^[1008]. Le guide est l'aboutissement de plusieurs années de travail et de synthèse pour encourager et faciliter la prise en compte de la biodiversité dans la gestion des forêts françaises métropolitaines²²².

4.1.1 Libre évolution et mise en réserve : conserver la biodiversité et constituer un état de référence pour la gestion durable des forêts

4.1.1.1 Contexte et objectifs

La quasi-totalité des forêts d'Europe ont été modifiées par la gestion à des degrés divers ^[534]. Les forêts naturelles représentent actuellement moins de 1% des forêts européennes, contre 13% sur la côte ouest des États-Unis et 40-52% au Canada ^[534, 1009]. En France, les réserves naturelles (RNN, RNR, RNC²²³, 24000 ha)

²²² Il est structuré en une série d'actions individuelles : (1) identifier les enjeux de biodiversité sur sa forêt ; (2) diversifier les traitements et encourager les peuplements pluri-stratifiés, (3) raisonner les mélanges et privilégier les essences locales, (4) privilégier la régénération naturelle en variant les modalités, (5) raisonner les plantations et le choix du matériel de reproduction, (6) laisser les rémanents d'exploitation, (7) préserver les sols et raisonner la circulation d'engins, (8) adapter les calendriers de coupes et travaux, (9) limiter l'extension d'espèces envahissantes, (10) limiter l'utilisation de produits phytosanitaires, (11) gérer l'équilibre forêt-ongulés, (12) maintenir du bois mort et des arbres habitats, (13) mettre en place des îlots de vieux bois, (14) préserver les milieux ouverts intra-forestiers existants, (15) gérer les lisières existantes, (16) préserver les zones humides en forêt. Il comprend également plusieurs actions collectives : (A) gérer et développer les réseaux de sites à gestion conservatoire, (B) développer et utiliser des indicateurs et des suivis de biodiversité forestière, (C) mener des actions d'animation territoriale, (D) garantir la diversité génétique des lots de graines et plants.

²²³ Réserves naturelles nationales (RNN), réserves naturelles de la collectivité territoriale de Corse (RNC) et réserves naturelles régionales (RNR). Leur gestion est confiée à des associations de protection de la nature dont les conservatoires d'espaces naturels, à des établissements publics (Parcs Nationaux, Office National des Forêts...) et à des collectivités locales (communes, groupements de communes, syndicats mixtes...).

et les réserves²²⁴ biologiques en forêt publique (RBI et RBD²²⁵, 48000 ha) couvre à peine 0,4% de la surface forestière française.

Les forêts naturelles peuvent être considérées comme un état de référence pour la compréhension de la dynamique forestière et la conservation de la biodiversité [1009-1011]. Dans les forêts non exploitées, des perturbations peu fréquentes sur de grandes surfaces et des perturbations plus fréquentes sur de petites surfaces permettent le développement de phases tardives de la succession forestière, ce qui donne une mosaïque à grain fin de différentes phases de développement [1012, 1013]. Ainsi, les forêts non exploitées depuis longtemps présentent des caractéristiques typiques des phases de maturité et de sénescence (Figure 9), c'est-à-dire de grandes quantités de bois mort et d'arbres en décomposition, de vieux et de grands arbres contenant des dendro-microhabitats [1014, 1015], ainsi que des creux et des monticules autour des galettes de chablis [213, 251]. Les pratiques sylvicoles dans toute l'Europe ont profondément modifié le régime des perturbations naturelles, souvent depuis plusieurs siècles. Les paysages forestiers aménagés se caractérisent par des perturbations fréquentes avec une faible variabilité de la taille des perturbations et présentent une composition en essences, une stratification verticale, une structure d'âge et une dynamique de succession plus homogènes, mais manquent de phases sénescentes [330, 1016, 1017].

Néanmoins, l'effet global de l'exploitation des forêts sur la biodiversité reste encore objet de débat malgré de nombreux résultats scientifiques (cf. § 3.2.2). À une échelle locale, les forêts non gérées contiennent en général plus d'espèces que les forêts gérées [1018]. Mais la littérature ne confirme pas systématiquement l'hypothèse selon laquelle les forêts non exploitées sont plus riches en espèces que les forêts exploitées, avec un effet positif de l'exploitation sur la richesse totale des plantes vasculaires [1019], des coléoptères [1020] ou des carabes [1021].

La plupart des forêts européennes qui ne sont pas exploitées aujourd'hui ont fait l'objet d'une gestion intensive à un moment donné au cours des derniers siècles [330, 530, 1022]. Les défenseurs de la nature et des scientifiques préconisent la création de nouvelles réserves forestières au sein des forêts exploitées [1023]. Cette stratégie repose sur l'hypothèse que l'absence d'intervention sylvicole peut profiter à de nombreuses espèces vivant dans les forêts. Néanmoins, la restauration de la biodiversité après l'arrêt de l'exploitation forestière peut prendre du temps car les attributs de maturité sont lents à se développer [330], et les bénéfices de la création de nouvelles réserves forestières peuvent ne pas être visibles avant longtemps. Une estimation du temps nécessaire à la reconstitution de la biodiversité est donc cruciale pour guider nos politiques de conservation.

Enfin, la gestion forestière couvre un large éventail de pratiques qui peuvent avoir des impacts contrastés sur la biodiversité : nous avons posé l'hypothèse que la différence de biodiversité est d'autant plus importante entre les forêts non exploitées et les forêts exploitées que la gestion est plus intensive [1024].

Dans le cadre du réseau d'excellence européen Alter-net²²⁶, nous avons coordonné une méta-analyse de la littérature scientifique des forêts européennes²²⁷ dont l'objectif était d'analyser la réponse de différents groupes taxonomiques à la non-exploitation et la variabilité de leur réponse au regard du temps écoulé depuis l'arrêt de

²²⁴ On peut s'interroger sur le sens du mot "réserve" : pourquoi ce terme ? Est-il approprié par rapport à l'objectif de conservation ? Quel est son sens profond ? On les met de côté du reste ; veut-on faire des réserves pour plus tard, au cas où on manquerait de ressources forestières ? Pourquoi ne pas les appeler plutôt "zones de conservation" ? Idem pour le terme "zone protégée" : mais on ne dit pas protégée de quoi : de l'appétit inassouvi de l'homme évidemment. Anthropocentrisme à tous les niveaux !

²²⁵ Réserves biologiques intégrales (RBI) : espaces protégés principalement en milieu forestier, laissés en libre évolution pour améliorer la connaissance du fonctionnement naturel des écosystèmes et permettre le développement d'une biodiversité associée aux arbres âgés et au bois mort (insectes rares, champignons...) ; Réserves biologiques dirigées (RBD) : espaces protégés en milieu forestier, ou en milieu associé à la forêt (landes, mares, tourbières, dunes), dans lesquels une gestion conservatoire visant la protection d'espèces et d'habitats remarquables ou menacés est mise en place.

²²⁶

²²⁷ La méta-analyse se base sur 49 papiers contenant 120 comparaisons élémentaires de richesse spécifique entre forêts exploitées et non exploitées à travers toute l'Europe.

l'exploitation et de l'intensité de la gestion forestière dans les forêts exploitées [3] 228. Nous avons suivi les préconisations méthodologiques pour réaliser les revues systématiques et méta-analyses [1025-1028].

4.1.1.2 Principaux résultats

La richesse spécifique tous taxons confondus est légèrement supérieure en forêt non exploitée qu'en forêt exploitée (+7%), avec un nombre non négligeable de comparaisons montrant le résultat opposé (Figure 46a). Les espèces qui dépendent de la continuité du couvert forestier, du bois mort et des grands arbres (bryophytes, lichens, champignons, coléoptères saproxyliques) et les carabes sont affectés négativement par la gestion forestière. En revanche, les plantes vasculaires sont favorisées et la réponse des oiseaux est hétérogène, car elle peut dépendre davantage des facteurs paysagers.

La différence de richesse spécifique entre forêts non exploitées et forêts exploitées augmente avec le temps depuis l'abandon de l'exploitation (Figure 46b), ce qui suggère un rétablissement progressif de la biodiversité après arrêt de l'exploitation.

L'intensité de la gestion différencie peu les réponses entre modalités de gestion, sauf pour les coupes rases avec changement d'essences. Cependant, les différences entre types de gestion n'ont pas pu être évaluées de manière détaillée car certaines classes d'intensité de gestion contenaient un faible nombre de répétitions ou n'étaient disponibles que pour quelques groupes taxonomiques. De plus, il n'est pas toujours facile : (1) de classer différents types de gestion le long du gradient d'intensité de gestion, et (2) de trouver une information précise dans les articles pour réaffecter les différents types de gestion à des catégories prédéfinies.

4.1.1.3 Conclusions et perspectives

Cette méta-analyse a montré que certains taxons étaient plus impactés par la sylviculture que d'autres, mais il était nécessaire d'élargir les recherches sur des groupes d'espèces peu étudiés en Europe et dans certains types de forêts en Europe. Nous avons trouvé peu d'études sur les arachnides, les mollusques et la faune du sol et aucune sur les chauves-souris ou les petits mammifères. De plus, il manquait des données pour la zone méditerranéenne, la France et la Pologne. Les études sur les taxons qui ont fourni des résultats significatifs dans notre méta-analyse (bryophytes, lichens ou coléoptères saproxyliques) étaient limitées à la Scandinavie. Ces taxons devraient également être étudiés dans le biome tempéré pour tester l'effet de la gestion forestière.

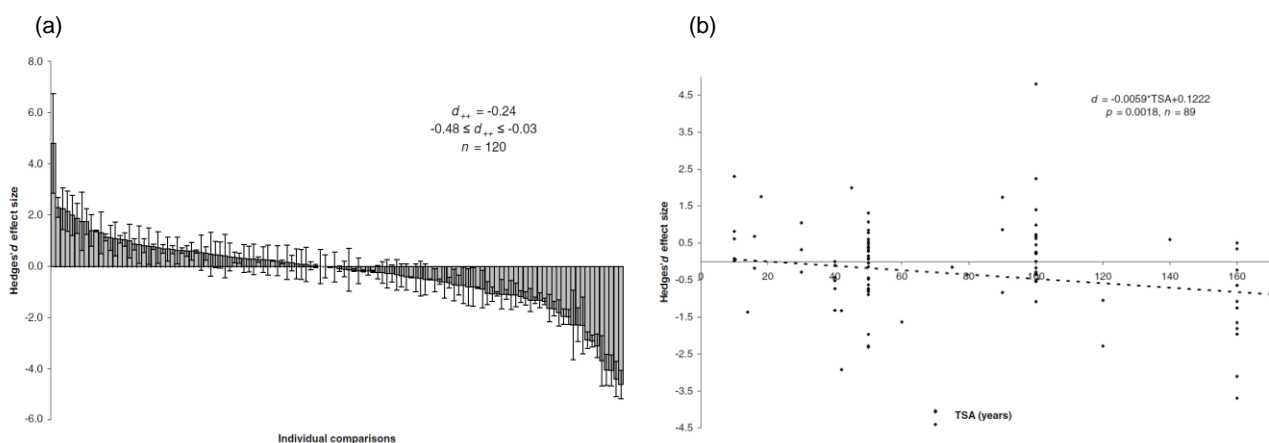


Figure 46. (a) Taille d'effet et variance (barres d'erreur) des études individuelles comparant la richesse spécifique entre forêts non exploitées et forêts exploitées. Une taille d'effet négative signifie que la richesse spécifique est plus élevée dans les forêts non exploitées que dans les forêts exploitées. (b) Relation entre la durée depuis l'abandon de l'exploitation (*time since abandonment*, TSA) dans les forêts non exploitées et la taille d'effet (*Hedge's effect size*). L'effet de TSA a été analysé avec un modèle continu à effets aléatoires ; la probabilité p a été testée par rapport à une distribution normale (n : nombre d'études individuelles). Tiré de Paillet *et al.* [3].

²²⁸ L'article fait partie des *Highly Cited Papers* par le WoS (536 citations début février 2022).

Même si cette méta-analyse a des limites [\[1029, 1030\]](#), elle a permis de souligner avant tout les lacunes de connaissances sur certains taxons et milieux et le besoin de disposer de réseaux de suivi de la biodiversité dans des forêts exploitées et non exploitées dans le cadre d'un réseau de recherche européen coordonné.

Depuis ce travail, un grand nombre d'articles ont été publiés sur ce thème, ce qui permet d'envisager une nouvelle méta-analyse²²⁹. Cette méta-analyse pourrait inclure toute la littérature scientifique publiée depuis ce travail (période couverte dans la première méta-analyse : 1978-2007), avec une extension des sources bibliographiques aux écosystèmes tempérés et boréaux hors Europe. Ceci permettrait notamment de réaliser une synthèse plus aboutie de nos connaissances sur les points suivants :

- (1) quantifier l'importance des différences de richesse spécifique entre forêts non exploitées et forêts non exploitées pour un plus large panel de groupes taxonomiques ;
- (2) discriminer pour différents groupes taxonomiques l'effet de la durée depuis l'arrêt de l'exploitation et de l'intensité de gestion, car l'échantillon de comparaisons élémentaires disponibles dans notre première méta-analyse offrait un nombre parfois limité – voire nul – d'études dès lors qu'on croisait groupe taxonomique avec intensité de gestion, ou date d'abandon avec groupe taxonomique ;
- (3) au-delà des différences de richesse spécifique, tester si la composition spécifique varie entre les forêts exploitées et non exploitées et si la dissimilarité de composition spécifique entre forêts exploitées et non exploitées dépend de la durée depuis l'abandon (avec l'hypothèse d'une augmentation de la dissimilarité entre forêts exploitées et non exploitées avec la durée depuis l'abandon) et de l'intensité de gestion dans les forêts exploitées (avec l'hypothèse d'une augmentation de la dissimilarité avec l'accroissement de l'intensité de gestion). D'autres approches basées sur la diversité fonctionnelle ou sur le nombre d'espèces patrimoniales pourraient également être mises en œuvre [\[1031\]](#).

4.1.2 Rôle de l'essence dominante et du mélange d'essences sur la biodiversité floristique

4.1.2.1 Contexte et objectifs

L'un des principaux actes de la gestion forestière est le choix des essences (*cf.* § 3.2.4). L'identité, l'abondance et la diversité des essences ont des effets sur le niveau moyen des ressources disponibles pour la végétation de sous-bois ainsi que sur leur variation spatiale, et peuvent donc influencer leur diversité et leur abondance [\[36, 114, 1032\]](#). La richesse et la dominance des essences sont utilisées comme indicateurs de la biodiversité en Europe et en France [\[1033, 1034\]](#) : la richesse en essences (ou en genres d'arbres) est en général considérée comme un indicateur positif, tandis que la pureté de l'essence principale (ou dominance) est vue comme un indicateur négatif. Cependant, leur validité n'a pas été vérifiée. En effet, seules quelques études s'étaient intéressées aux relations entre composition en essences et diversité floristique dans les forêts tempérées au moment où nous nous sommes intéressés à cette question. Elles montraient que les peuplements de résineux sont moins diversifiés que les peuplements de feuillus, et qu'en général, les peuplements mélangés ne sont pas plus diversifiés que les peuplements purs [\[114\]](#).

L'objectif de ce travail était de comparer plusieurs manières d'aborder la diversité et l'abondance des essences comme indicateurs de gestion durable de la diversité de la végétation de sous-bois [\[1035\]](#). Il a été mené dans le cadre de la thèse de Stéphane Barbier [\[1036\]](#), à laquelle j'ai été en partie associé.

²²⁹ Celle-ci était programmée dans le cadre du projet GNB, mais est en cours de réalisation à partir d'une re-sélection des articles traités dans différentes méta-analyses ; une partie des résultats sera intégrée au volet 5 "Impact des coupes rases sur la biodiversité" (co-pilotage avec Marion Gosselin d'INRAE UR EFNO Nogent-sur-Vernisson) dans le cadre de l'expertise CRREF "Expertise coupes rases et renouvellement des peuplements forestiers" (2021-2022), coordonnée par le GIP Ecofor (G. Landmann et G. Marquet).

4.1.2.2 Démarche

La zone d'étude est située en Seine-et-Marne à environ 50 km à l'est et au sud-est de Paris, dans une région naturelle appelée "Brie Francilienne". Les 49 placettes échantillonnées reflètent les types de peuplement présents dans la zone, qui sont presque exclusivement composées d'essences à feuilles caduques, principalement des chênes (*Quercus petraea* et *Q. robur*) et du charme (*Carpinus betulus*), et secondairement du tilleul (principalement *Tilia cordata*), du bouleau (principalement *Betula pendula*), du tremble (*Populus tremula* et *Populus canescens*) et du châtaignier (*Castanea sativa*). La gestion des forêts feuillues dans la région consiste à convertir les anciens taillis-sous-futaie en futaie régulière de chênes. Certains de ces peuplements sont par ailleurs gérés en futaie irrégulière.

Pour éliminer la confusion potentielle entre les effets des variables liées à la gestion et aux autres caractéristiques écologiques, nous avons contrôlé le type de station du mieux possible²³⁰, afin de comparer les différentes identités, diversités et abondances des essences sur un type de station homogène [1032].

La démarche a consisté à comparer la qualité prédictive de différents modèles écologiques impliquant la richesse, l'abondance et la composition en essences, entre eux et avec d'autres indicateurs potentiels, comme le type d'humus, la date du relevé ou les caractéristiques chimiques du sol (Tableau 6)²³¹. Ces modèles écologiques ont été comparés à ceux utilisés pour les évaluations de gestion durable et à ceux issus de la littérature scientifique [1032].

Une première série de modèles (1 à 4, Tableau 7) sont liés à la composition et à l'abondance en genres d'arbres, correspondant en partie au domaine couvert par l'Indicateur 4.1 [1034]. Plusieurs mécanismes peuvent expliquer les effets de la nature de l'essence dominante sur la biodiversité floristique, telles que les différences de lumière, d'eau et de nutriments, ou encore les effets physiques de la litière et de l'humus [99, 114, 1037]. Le premier modèle correspond à l'identité du genre d'arbres dominant (*tree genus identity, TGI*)²³². Le second modèle est l'abondance totale des arbres, ici la surface terrière du peuplement (*tree abundance, TA*). Le troisième modèle est l'association identité du genre dominant et surface terrière (effet additif des deux facteurs *TGI + TA*), considéré en France comme un indicateur de biodiversité [1034]. Un quatrième modèle (modèle *TGAS*) est basé sur l'abondance absolue de différents groupes fonctionnels d'arbres, comme proposé par Korb *et al.* [1038], avec dans notre cas un regroupement des arbres basé sur leur statut successional. Nous avons distingué les genres pionniers, les genres post-pionniers ordinaires et les genres post-pionniers qui forment un sous-étage dense dans les forêts françaises à feuilles caduques et qui ont une plus grande tolérance à l'ombre que d'autres arbres (à savoir les essences du taillis : *Carpinus betulus* et *Tilia sp.* [579, 1039]). A la suite de Betts *et al.* [1040] et de Barbier *et al.* [114], nous avons utilisé l'abondance absolue plutôt que l'abondance relative des groupes d'essences²³³.

Une seconde série de modèles (5 à 7, Tableau 7) sont liés à la diversité en espèces dans le peuplement, avec l'hypothèse qu'un peuplement plus diversifié en arbres est indicateur d'une flore de sous-bois plus diversifiée. Au moins deux mécanismes peuvent expliquer cet effet positif : une plus grande hétérogénéité du niveau de ressources dans les peuplements mélangés [36, 1042] ou bien une réponse commune de la richesse de ces deux strates aux mêmes facteurs environnementaux [36, 99]. Les cinquième et sixième modèles correspondent aux indicateurs utilisés en France, à savoir la dominance du genre d'arbre (*tree genus dominance, TGD* dans le modèle *TGI + TGD* [1034]) et la richesse en genre d'arbres (*tree genus richness, TGR*).

²³⁰ Les sites d'étude ont été sélectionnés dans une zone géographique limitée présentant les mêmes caractéristiques climatiques, en contrôlant *a priori* le type de station lors du choix des sites, et en quantifiant *a posteriori* le pH du premier horizon minéral, une propriété du sol considérée comme relativement constante au cours du cycle forestier.

²³¹ La plupart de ces modèles comprennent des variables quantifiables à partir de données dendrométriques mesurées sur les placettes de l'IGN-Ifn.

²³² La variable *TGI* n'est pas en tant que tel un indicateur de la biodiversité forestière en Europe et en France, bien qu'il fasse partie de l'indicateur 4.1.1 en France et soit considéré comme un indicateur des ressources forestières – n°1.1.4 [1033, 1034].

²³³ En effet, nous avons supposé que : (1) cette valeur peut avoir des implications pour la gestion différentes de celles basées sur l'abondance relative des arbres et (2) elle est davantage liée à l'effet de la canopée sur les gradients écologiques comme la lumière [1041].

Tableau 6. Variables écologiques utilisées dans les différents modèles écologiques. Tiré de Barbier *et al.* [1032].

Var. ecol.	Définition	Unité
<i>Date</i>	Nb de jours (à compter du 1 ^{er} juin 1999)	-
<i>G</i>	Surface terrière totale	m ² .ha ⁻¹
<i>G.Pi</i>	Surface terrière des essences pionnières (<i>Betula</i> sp. et <i>Populus</i> sp.)	m ² .ha ⁻¹
<i>G.Un</i>	Surface terrière des essences du sous-étage (<i>Carpinus betulus</i> et <i>Tilia</i> sp.)	m ² .ha ⁻¹
<i>G.Qu</i>	Surface terrière des chênes ou d'autres essences post-pionnières (<i>Quercus petraea</i> , <i>Q. robur</i> + essences non affectées aux deux autres groupes)	m ² .ha ⁻¹
<i>TGR</i>	Richesse en genre d'arbres dans le relevé dendrométrique	-
<i>TGD</i>	Dominance en genres d'arbres = max(<i>G.Pi</i> , <i>G.Qu</i> , <i>G.Un</i>)/ <i>G</i>	%
<i>pH.KCl.A</i>	pH KCl de l'horizon organo-minéral (5-10 cm)	Unité pH
<i>pH.KCl.B</i>	pH KCl du premier horizon minéral (15-25 cm)	Unité pH
<i>C/N.A</i>	Rapport C/N (carbone organique sur azote total de l'horizon organo-minéral)	%
<i>Humus</i>	Indice d'humus selon Ponge <i>et al.</i> [1043]	-
<i>ClayDepth</i>	Profondeur d'apparition d'un horizon argileux	cm

Tableau 7. Définition des paramètres spécifiques utilisés dans les modèles écologiques (voir Tableau 6 pour la définition des variables). Tiré de Barbier *et al.* [1032].

N°	Acronyme	Paramètre écologique inclus dans le modèle (hormis l'intercept)
1	<i>TGI</i>	~ <i>TGI</i> Identité du genre d'arbres ayant la surface terrière la plus élevée sur la placette, parmi les pionnières, les post-pionnières ou les essences du sous-étage (<i>Pi</i> , <i>Qu</i> ou <i>Un</i> , tel que défini pour le modèle <i>TGAS</i>)
2	<i>TA</i>	~ <i>G</i>
3	<i>TGI + TA</i>	~ <i>TGI + G</i> Addition des effets de <i>TGI</i> et de <i>G</i> sans interaction
4	<i>TGAS</i>	~ <i>G.Pi + G.Qu + G.Un</i> Addition des effets de la surface terrière des pionnières (<i>Pi</i>), des post-pionnières (<i>Qu</i>) et des essences du sous-étage (<i>Un</i>)
5	<i>TGI + TGD</i>	~ <i>TGI + TGD</i>
6	<i>TGR</i>	~ <i>TGR</i>
7	<i>mTGR4</i>	~ min(<i>TGR</i> , 4) Minimum entre <i>TGR</i> et 4
8	<i>Date</i>	~ <i>Date</i>
9	<i>Block</i>	~ <i>Identité du bloc forestier</i> (deux niveaux : bloc sud et bloc nord)
10	<i>Soil</i>	~ <i>pH.KCl.A + C/N.A + Humus + ClayDepth</i>
	Null	0

La dominance du genre d'arbres (*TGD*) est la valeur maximale des différentes surfaces terrières relatives en genres d'arbres sur la placette ; la richesse en genres d'arbres (*TGR*) est la richesse en genres d'arbres et arbustes vivants du relevé dendrométrique²³⁴. Pour être le plus complet possible, nous avons considéré en plus de *TGR* un septième modèle *mTGR4* (minimum entre *TGR* et 4) car il correspond à l'Indicateur n°4.1 [1034].

Enfin, une troisième série de modèles (8 à 10, Tableau 7) sont liés à des covariables écologiques, mais qui pourraient avoir des effets confondants dans notre plan d'échantillonnage²³⁵.

Des modèles statistiques bayésiens ont été développés pour expliquer les variations de richesse et d'abondance de groupes écologiques des plantes de sous-bois, classés selon l'habitat préférentiel (forestières, péri-forestières et non forestières) ou la tolérance à l'ombre. Nous avons fait l'hypothèse que la pertinence du modèle, la direction et la magnitude de l'effet au sein d'un modèle variait selon le groupe écologique.

²³⁴ C'est-à-dire les arbres ou arbustes dont le diamètre à hauteur de poitrine est supérieur à 2,5 cm.

²³⁵ Il s'agit des trois derniers modèles non nuls : effet de la date du relevé floristique, identité du bloc forestier et modèle *Soil*, qui comprend des variables associées au type de station (deux propriétés chimiques du sol, type d'humus et profondeur de l'horizon argileux, Tableau 6).

4.1.2.3 Résultats et discussion

Les modèles basés sur la richesse en genres d'arbres (modèle 6 et 7, *TGR*, *mTGR4*) et la pureté de l'essence dominante (modèle 5, *TGI+TGD*) sont de moins bons modèles que ceux basés sur l'abondance des groupes de genres d'arbres (modèles 3 et 4, *TGI+TA* ou *TGAS*). De plus, les seuls résultats significatifs pour la dominance et la richesse en genres d'arbres vont dans le sens opposé à ceux supposés dans le système d'indicateurs²³⁶. Cependant, la magnitude des effets et le meilleur modèle statistique varient selon les groupes écologiques de plantes. Nos résultats indiquent un effet négatif de la surface terrière des essences du sous-étage (charme et tilleul) sur le recouvrement de tous les groupes écologiques d'herbacées et des ligneux, et sur la richesse spécifique des herbacées non forestières et péri-forestières et des ligneux. Les réponses positives de la pureté de l'essence principale s'expliquent probablement par la structure des peuplements étudiés, qui sont principalement des chênaies et chênaies-charmaies, dans lesquelles la diminution de la pureté de l'essence principale (souvent le chêne) correspond souvent à une augmentation des essences de taillis dans le sous-étage (comme le charme).

En contradiction avec nos résultats, plusieurs références trouvent des effets positifs de la richesse des espèces d'arbres sur la biodiversité floristique du sous-bois. Quatorze des 36 corrélations entre la richesse en essences et la richesse ou la diversité spécifique du sous-bois trouvées dans la littérature sont positives et significatives au seuil de 5% (voir [1044, 1045] ; références compilées p. 5 dans [114] et [36]) et le coefficient moyen de corrélation est de 0,25. Toutefois, ces résultats positifs pourraient être davantage liés aux variations du type de station qu'aux pratiques de gestion, comme souligné par Glenn-Lewin [1045]. Nos résultats sont plus robustes puisque le type de station a été soigneusement contrôlé, au moins en termes d'acidité du sol. Les variations du type de station sont donc moins susceptibles d'expliquer la relation observée entre strate arborée et strate herbacée dans notre étude que dans les autres études.

En revanche, les résultats des modèles basés sur la composition en essences (modèles *TGI+TA* ou *TGAS*) sont en accord avec d'autres résultats de la littérature montrant le fort effet négatif de l'abondance d'une ou plusieurs espèces d'arbres ou d'arbustes du sous-étage sur la biodiversité des plantes vasculaires du sous-bois [32, 33] pour *C. betulus* ; [1046] pour *Acer pseudoplatanus*, [1042] pour *Acer saccharum* et *Fagus americana* ; voir aussi [114] p. 5, [1047] ; mais voir [35] pour un effet positif des essences du sous-étage). Kwiatkowska [32] et Kwiatkowska *et al.* [33] décrivent un déclin de la diversité de tous les groupes de plantes de sous-bois avec l'abondance croissante du charme. Cela correspond à la phase de transition de la succession décrite, par exemple, dans Spies [1048], où la dominance de l'espèce d'arbre initiale décline au profit des espèces d'arbres nouvellement établis, un processus également appelé "mésification" [1047]. Nous avons également constaté un effet négatif de la surface terrière des arbres du sous-étage – ici le charme et le tilleul – sur la richesse et l'abondance des espèces de presque tous les groupes écologiques. Les effets sont assez logiquement ordonnés entre les groupes écologiques pour la richesse spécifique, avec un impact plus important pour les groupes des non forestières que pour le groupe des péri-forestières et des forestières (mais moins net pour les données d'abondance).

Bien que cela reste à vérifier au niveau espèce, nos résultats issus du modèle (*TGI + TA*) suggèrent une structure emboîtée des communautés floristiques par rapport à la surface terrière (ici : *TA*), comme dans Spyreas et Matthews [34], en ce sens que les communautés présentent des variations monotones de richesse spécifique le long du gradient de surface terrière totale, les communautés pauvres étant composées d'espèces qui sont présentes dans les communautés riches. En effet, les groupes écologiques étudiés ne dépendent pas de la surface terrière du peuplement ou déclinent en termes de richesse et d'abondance des espèces avec la surface terrière. En particulier, comme dans Spyreas et Matthews [34] et Rogers *et al.* [1047], les herbacées péri- et non forestières sont les plus touchées en termes de richesse spécifique et nous n'avons trouvé aucun signe d'enrichissement du cortège des forestières dans les peuplements à forte surface terrière.

²³⁶ Nous avons trouvé un effet du mélange d'essences négatif, et un effet de la pureté de l'essence dominante positif.

4.1.2.4 Conclusions

Nous avons montré dans des peuplements à base de chênes, de charme, de tilleul, de bouleau et de tremble que l'effet positif de la richesse en essences sur la diversité floristique n'est pas systématique, et que la forte dominance de l'essence majoritaire (*i.e.* un peuplement pur) n'a pas toujours un effet négatif. Le mélange d'essences ne serait donc pas forcément une stratégie optimale pour la biodiversité floristique, un résultat différent de celui obtenu sur d'autres taxons (oiseaux). Ce travail souligne que le mélange d'essences importe moins que la nature des essences présentes et leur diversité fonctionnelle.

Une révision des indicateurs de gestion durable basée sur ces résultats est souhaitable, car le modèle *TGAS* est le plus performant pour prédire la réponse de la flore du sous-bois. Cependant, un indicateur basé sur un modèle multivarié reste plus difficile à expliquer aux gestionnaires de forêts ou aux décideurs politiques qu'un indicateur simplement basé sur la richesse en genres des arbres ^[1035].

4.1.3 Réponse de la flore de sous-bois à l'arrêt de l'exploitation et à la composition en essences dans le Parc National des Cévennes

4.1.3.1 Contexte et objectifs

Les Parcs Nationaux constituent des sites d'étude privilégiés par leur vocation d'espace protégé visant à prendre en compte de manière équilibrée la conservation et la gestion des ressources naturelles et certaines activités économiques, dans une politique de développement durable.

Cette étude, menée dans la zone centrale du Parc National des Cévennes (massif de l'Aigoual), avait pour objectif général d'analyser l'effet de deux gradients sylvicoles et historiques sur la biodiversité floristique (bryophytes, ptéridophytes et phanérogames), dans le but d'émettre des recommandations de gestion favorables à la biodiversité auprès des gestionnaires du Parc National des Cévennes et des forestiers privés et publics (CRPF, Coopérative forestière et ONF), dans le cadre des Plans de gestion des Parcs nationaux et des Guides d'aide à la gestion dans les Réserves de Biosphère.

Tout d'abord, l'originalité du projet par rapport à d'autres projets de recherche sur ce thème est l'existence d'un large gradient d'intensité de gestion dans le massif de l'Aigoual, car les hêtraies, qui constituent la majorité des peuplements (2/3 environ), sont plus ou moins gérées et certaines n'ont pas été exploitées depuis près de 80 ans (Figure 47). Un premier objectif était d'étudier l'influence de l'intensité de la gestion (appréhendée par la périodicité des passages en coupe) sur la biodiversité floristique en comparant des parcelles le long d'un gradient de date depuis la dernière exploitation allant jusqu'à plus de 50 ans.

Les massifs forestiers de l'Aigoual et du Lingas sont également marqués par une différence dans les essences et le régime sylvicole adoptés : les alternatives sylvicoles existantes sont la futaie régulière de hêtre, la futaie mélangée plus ou moins irrégulière par bouquets ou parquets de hêtre et de résineux et la futaie régulière ou irrégulière de résineux (sapin et épicéa). Notre second objectif était de quantifier le rôle de l'essence dominante sur la biodiversité et d'évaluer l'intérêt des mélanges d'essences.

Concernant le rôle de l'intensité de la gestion, nous avons fait l'hypothèse que l'intensité de la gestion forestière défavorise certaines espèces forestières et favorise les espèces péri- et non forestières. Cependant, *a contrario*, une modification forte des pratiques de gestion, à savoir un abandon de gestion dans un contexte historique d'exploitation très intensive, pourrait engendrer une perte importante d'espèces par la fermeture prolongée du couvert et une forte accumulation de biomasse ligneuse. Des peuplements sans exploitation depuis plusieurs dizaines d'années pourraient héberger qu'une flore de sous-bois peu originale par rapport aux peuplements gérés (à savoir une richesse spécifique plus faible et une composition spécifique similaire).

Concernant l'effet de l'essence dominante, nous avons fait l'hypothèse que l'essence dominante a un effet sur la composition floristique mais cet effet passe surtout par des différences de litière, de niveau trophique et

d'éclaircissement au sol et qu'une fois ces différences prises en compte, l'effet de l'essence dominante n'est plus significatif.

4.1.3.2 Démarche

Pour tester ces hypothèses, nous avons échantillonné 68 placettes répartis dans 15 types de peuplement issus du croisement de deux critères sylvicoles : la durée depuis la dernière coupe d'éclaircie (ou coupe de taillis) en 5 classes (A = >50 ans, B = 30-50 ans, C = 15-30 ans, D = 4-15 ans et E = 2-3 ans), la composition en essences (hêtre, sapin/épicéa et mélange), tout en limitant au mieux les variations stationnelles²³⁷. Le gradient de durée depuis la dernière coupe est plus large pour les hêtraies que pour les sapinières-pessières ou les hêtraies-sapinières-pessières. Nous avons inventorié la flore vasculaire et non vasculaire sur une surface de 900 m² et réalisé un inventaire dendrométrique et un relevé des singularités (bois mort, souches, cloisonnement, galettes de chablis...).

Nous avons analysé la richesse spécifique et le recouvrement²³⁸ des groupes écologiques en fonction de la durée depuis la dernière coupe et de la composition en essences du peuplement ; nous avons distingué d'une part la réponse des bryophytes, des ptéridophytes, des herbacées et des arbustes et d'autre part celles des forestières, des péri-forestières et des non forestières (habitat préférentiel selon Julve [\[1049\]](#)). Nous avons analysé la composition spécifique des relevés par ACC sur deux sous-jeux de données : le premier inclut uniquement les 33 hêtraies réparties dans les 5 classes de durée depuis la dernière coupe et le second 29 peuplements (hêtraie ou sapinière-pessièr) dont l'âge de durée depuis la dernière coupe est inférieur à 30 ans²³⁹. Le premier jeu a servi à tester l'effet de la durée d'arrêt de l'exploitation, le second l'effet de la composition en essences. Dans tous les cas, nous avons testé les effets durée ou composition en essences seul et en tenant compte de l'effet de plusieurs covariables environnementales comprenant : l'altitude, l'exposition, la pente, le pH du second horizon (5-15 cm), le type d'humus²⁴⁰ et le couvert de la canopée.



Figure 47. Hêtraie de la réserve biologique de Peyre Besse (photo : L. Bergès).

²³⁷ Nous avons retenu des peuplements situés dans les étages montagnards inférieur et moyen (1000 à 1350 m) à des expositions fraîches et moyennement fraîches (de NW à SE, 350-400 gr, 0-150 gr), avec un intervalle de pente (15-55%) conduisant à éliminer les peuplements situés en vallées, vallons, bas de versant, haut de versant, et crêtes.

²³⁸ Que nous avons assimilé à l'abondance.

²³⁹ Car nous n'avons pas trouvé de résineux dans les classes A et B.

²⁴⁰ Type d'humus moyen calculé sur 4 sous-placettes et codé selon Ponge *et al.* [\[1043\]](#) : Eumull=1 ; Mésomull=2 ; Oligomull=3 ; Dysmull=4 ; Hémimoder=5 ; Eumoder=6 ; Dysmoder=7 ; Mor=8.

4.1.3.3 Résultats

4.1.3.3.1 Effet de la durée depuis la dernière coupe

La richesse et le recouvrement total²⁴¹ de la végétation du sous-bois diminuent (-36% et -85%, respectivement) avec la durée depuis la dernière coupe jusqu'au type B (30-50 ans) et une légère remontée en toute fin du gradient (A, >50 ans). Deux schémas de réponse se dessinent selon les groupes écologiques (Figure 48a, b) : la richesse des bryophytes est à la fois plus élevée dans les peuplements non coupés depuis longtemps et dans les peuplements coupés très récemment. La richesse et l'abondance des autres formes biologiques suivent les mêmes tendances que la richesse/abondance totale, c'est-à-dire qu'elles sont maximales en début de gradient (E/D), minimales à 30-50 ans (type B), puis remontent un peu après 50 ans (type A). La richesse et l'abondance des espèces forestières, des péri-forestières et des non-forestières²⁴² suivent aussi les mêmes tendances (Figure 48c, d).

Lorsqu'on tient compte des différences de couvert arboré entre placettes, l'effet de la durée depuis la dernière coupe n'est plus significatif (sauf pour les bryophytes), ce qui indique que les différences de richesse et d'abondance sont plus liées aux conditions d'ouverture instantané qu'à la durée de fermeture de la canopée.

La composition floristique varie selon la durée de la dernière coupe : la composition des types B et D se distinguent dans l'ACC, avec un couvert de la canopée plus fort dans le type B (Figure 50a). Une fois prises en compte les différences écologiques entre placettes (pH, couvert de la canopée, altitude, exposition, pente), l'effet de la durée de la dernière coupe n'est plus significatif.

Au niveau individuel, la plupart des espèces sont plus fréquentes ou abondantes lorsque la durée de la dernière coupe est inférieure à 15 ans. Néanmoins, deux bryophytes atteignent leur fréquence et/ou abondance maximale dans le type B (30-50 ans) : *Plagiochila porelloides* et *Plagiothecium denticulatum* tandis que deux graminées (*Carex pilulifera* et *Festuca filiformis*) sont plus fréquentes/abondantes dans les types A (>50 ans) et B (30-50 ans). Globalement, les résultats indiquent l'absence d'originalité floristique des hêtraies non coupées depuis au moins 50 ans, puisqu'une seule espèce est plus fréquente/abondante dans ces peuplements.

4.1.3.3.2 Rôle de la composition en essences du peuplement

La richesse spécifique et le recouvrement total²⁴¹ ne varient pas selon la composition en essences. En revanche, la richesse et l'abondance des arbres, des arbustes, des graminoides, des bryophytes et des plantes non forestières sont plus élevées dans les sapinières-pessières par rapport aux hêtraies, et à l'inverse, la richesse et l'abondance des plantes forestières et des plantes de forêts anciennes sont plus élevées en hêtraie par rapport aux sapinières-pessières (Figure 49). De plus, les espèces sciaphiles et les espèces de sols neutres sont plus nombreuses/abondantes en hêtraie, tandis que les espèces héliophiles et de sols acides sont plus nombreuses/abondantes en sapinière-pessière. Ces effets persistent quand on tient compte du couvert de la canopée du type d'humus pour la préférence vis-à-vis de la lumière, et du pH ou du type d'humus pour la préférence pour l'acidité du sol.

En cohérence avec ces résultats, la composition spécifique du sous-bois est significativement différente entre hêtraie et sapinière-pessière (Figure 50c). Cependant, la composition en essences n'a qu'un effet marginalement significatif une fois pris en compte les différences stationnelles et de couvert de la canopée.

Des analyses complémentaires (richesse et abondance des groupes écologiques et composition spécifique) intégrant en plus des peuplements mélangés (hêtraie-sapinière-pessière) indiquent que les communautés de sous-bois des peuplements mélangés sont intermédiaires entre la hêtraie et la sapinière-pessière ou très proches de la sapinière-pessière.

²⁴¹ Arbres exclus.

²⁴² Arbres et bryophytes exclus pour ces trois groupes.

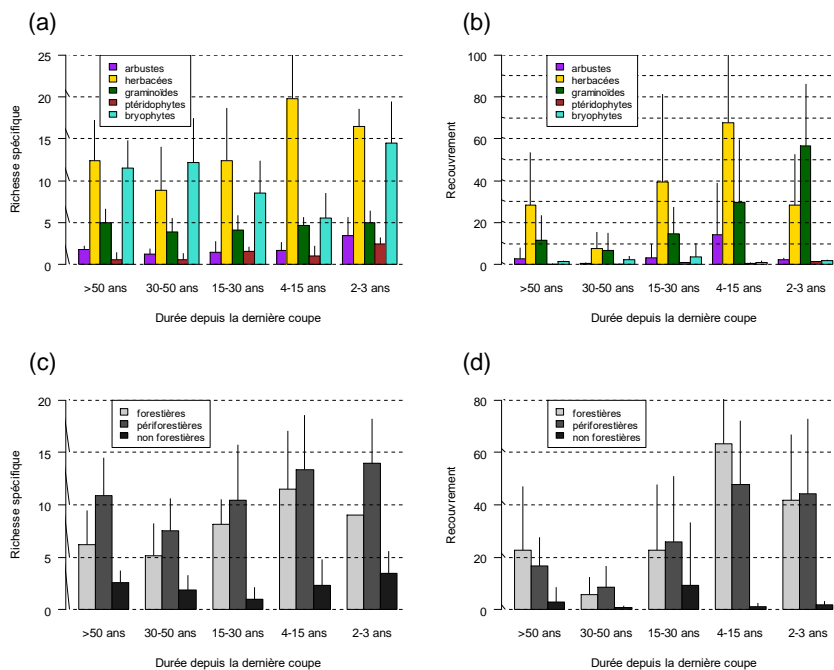


Figure 48. Variations de richesse spécifique (a, c) et de recouvrement (b, d) (moyenne et écart-type) des plantes vasculaires et non vasculaires du sous-bois (inventaire sur 900 m²) analysées selon la forme biologique (a, b) ou l'habitat préférentiel de l'espèce selon Julve [1049] (c, d), en fonction d'un gradient de durée depuis la dernière coupe forestière dans des hêtraies de l'étage montagnard de l'Aigoual.

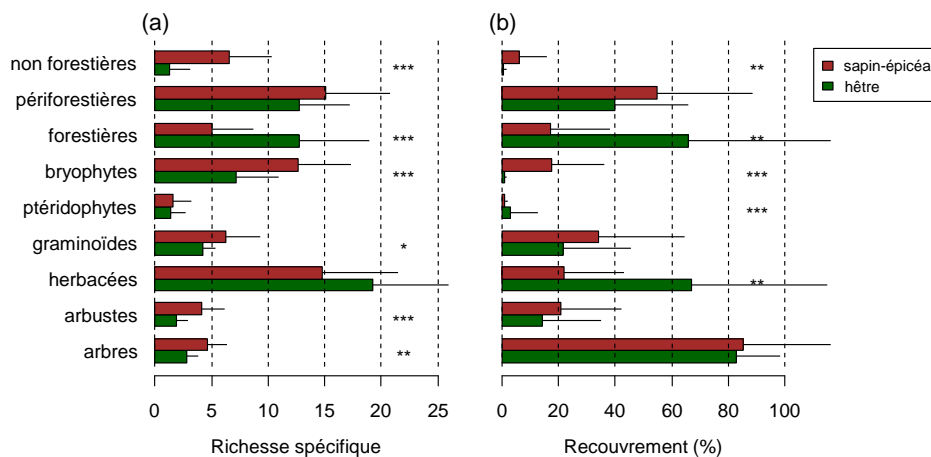


Figure 49. Variations de richesse spécifique (a) et de recouvrement (b) (moyenne et écart-type) des plantes du sous-bois analysées par groupe écologique (forme biologique ou habitat préférentiel de l'espèce selon Julve [1049]) en fonction de la composition en essences du peuplement (hêtraie *vs* sapinière-pessière).

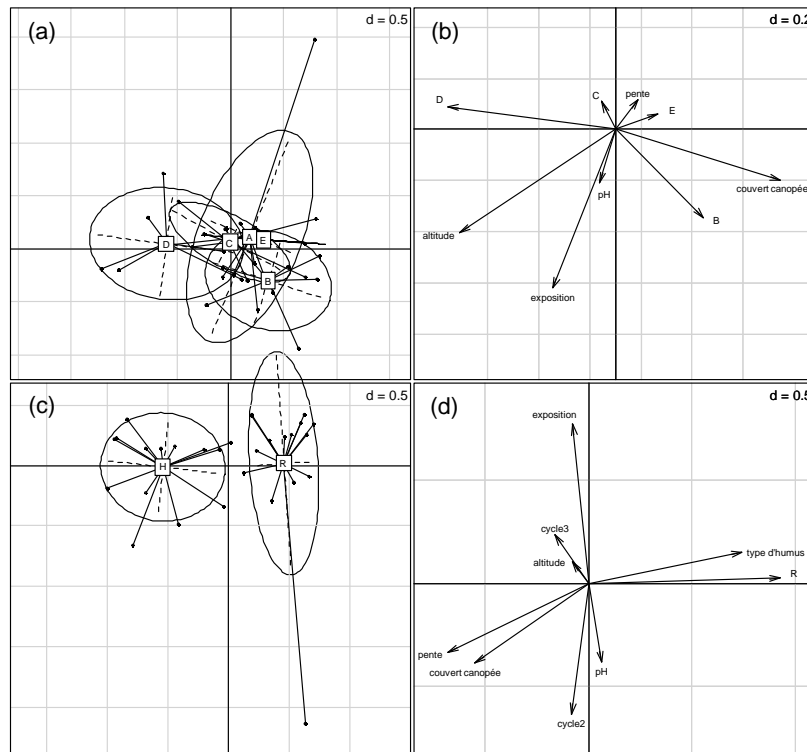


Figure 50. **(a)** Carte factorielle (1, 2) des relevés dans l'ACC du tableau floristique (33 relevés x 155 espèces, hêtraies de l'étage montagnard de l'Aigoual), regroupés en fonction de la durée depuis la dernière coupe : *A* = > 50 ans ; *B* = 30-50 ans ; *C* = 15-30 ans ; *D* = 4-15 ans et *E* = 2-3 ans. **(b)** Cercle des corrélations des variables environnementales dans l'ACC : altitude, exposition (cosinus de l'angle d'exposition), pente (%), couvert de la canopée (%), pH de l'horizon minéral entre 5 et 15 cm. **(c)** Carte factorielle (1, 2) des relevés dans l'ACC du tableau floristique (29 relevés x 188 espèces, peuplements de futaie régulière de l'étage montagnard de l'Aigoual dont la dernière coupe remonte à 4-15 ans), regroupés en fonction de la composition en essences des peuplements : *H* = hêtraie, *R* = résineux sapin/épicéa. **(d)** Cercle des corrélations des variables environnementales : mêmes variables que l'ACC précédente, avec en plus le type d'humus et le stade sylvicole de futaie régulière (*cycle 1* : semis-fourré, 0-20 ans ; *cycle 2* : gaulis-perchis, 40-60 ans ; *cycle 3* : futaie adulte, > 80 ans).

4.1.3.4 Conclusions

L'analyse d'un long gradient de durée d'arrêt de l'exploitation dans les hêtraies adultes de l'Aigoual met en évidence un effet assez négatif de l'absence prolongée de coupes sur la flore, à l'exception notable des bryophytes, en cohérence avec notre hypothèse de travail. Aucun groupe ne voit sa richesse ou son recouvrement augmenter avec la durée depuis la dernière coupe, à part les bryophytes. L'originalité floristique des hêtraies adultes sans coupe depuis plus de 50 ans est donc nulle ou très faible et la richesse et le recouvrement d'un nombre élevé de groupes d'espèces est au plus bas dans les taillis de hêtre sans coupe depuis 30 à 50 ans. La légère remontée constatée lorsque l'arrêt de l'exploitation dépasse 50 ans n'est pas suffisante pour considérer qu'elle se prolongera. Ces variations sont cohérentes avec les variations de couvert de la canopée le long du gradient d'arrêt de l'exploitation, puisque les types *A* et *B* sont les plus fermés et les types *D* et *E* les plus ouverts. Nos résultats sont globalement cohérents avec d'autres travaux plus récents sur les hêtraies italiennes qui ne détectent pas de différences de richesse α ou de diversité β pour les plantes vasculaires entre peuplements exploités et non exploités, ni d'effet positif de l'hétérogénéité de structure des peuplements ou de la diversification de la canopée [1050]. Il est donc assez tentant d'interpréter que l'on sort à peine de la phase d'aggradation dans les peuplements où l'arrêt de l'exploitation est le plus ancien, et qu'on amorce le début de phase de maturité [248, 1051].

La composition en essences du peuplement forestier a un effet sur la richesse, le recouvrement et la composition spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques, avec notamment une richesse et une abondance plus élevée des bryophytes en sapinière-pessière. Ces résultats sur les bryophytes sont concordants avec d'autres études dans des peuplements similaires [1052-1054]. Les hêtraies sont en moyenne plus fermées mais

ont un type d'humus moins épais que les sapinières-pessières. Les différences de végétation persistent une fois prises en compte des différences de couvert ou de type d'humus entre les types de peuplement, ce qui est contraire avec nos hypothèses de travail. Les mécanismes proposés pour expliquer l'influence de l'essence dominante sur la biodiversité font appel : (1) à la composition chimique du feuillage, (2) à la compétition racinaire et (3) aux autres effets de l'essence sur la litière et le sol ^[114]. L'essence apparaît donc ici comme un paramètre plus intégrateur des conditions d'habitat pour les espèces héliophiles ou sciaphiles, acidiphiles ou neutrophiles que le couvert de la canopée, le type d'humus ou le pH du sol.

De plus, les hêtraies hébergent des communautés floristiques plus forestières, puisqu'elles ont plus d'espèces forestières et d'espèces de forêts anciennes et moins d'espèces non forestières que les sapinières-pessières. Ces résultats sont cohérents avec ceux observés dans des hêtraies, des pessières et des pineraies à pin sylvestre du nord-est de l'Allemagne ^[1051]. Néanmoins, des différences d'usage passé entre feuillus et résineux pourrait expliquer les différences de composition spécifique selon l'essence dominante dans notre zone d'étude : en effet, l'examen du mode d'occupation passé du sol sur le cadastre Napoléonien établi dans la première moitié du 19^{ème} siècle indique un usage non forestier beaucoup plus fréquent dans les sapinières-pessières sur notre échantillon (87% des sapinières-pessières sont des forêts récentes contre 46% des hêtraies). Un modèle tenant compte des effets conjoints "composition en essences" et "usage passé du sol" indique toutefois que pour les forestières et les non forestières, l'effet composition en essences demeure significatif même en tenant compte des différences d'usage passé du sol. Ce résultat est intéressant puisque nous pouvons donc éliminer un biais lié à l'usage passé et envisager deux explications : la première serait que les sapinières-pessières sont situées à plus proche distance de la lisière forestière, ce qui pourrait conduire à des communautés moins forestières, comme observé dans un autre contexte ^[553] ; nous n'avons cependant pas vérifié cette hypothèse ; la seconde serait que les hêtraies sont un habitat plus favorable aux espèces forestières, sans que l'on puisse attribuer cet effet favorable au couvert de la canopée ou au type d'humus ^[114]. En revanche, l'effet composition en essences n'est plus significatif pour les espèces de forêts anciennes une fois tenu compte des différences d'usage passé du sol : ce résultat est cohérent avec un usage ancien forestier plus fréquent en hêtraie et indique que la migration ou le recrutement de plantes spécialistes forestières n'est pas moins bon ni retardé dans les sapinières-pessières, contrairement à d'autres résultats ^[553] (cf. § 4.2.3).

4.1.4 Réponse de la biodiversité aux chablis suite aux tempêtes de 1999

4.1.4.1 Contexte

En décembre 1999, deux tempêtes de grande ampleur²⁴³ se sont produites respectivement dans le nord et le sud de la France, avec des vents atteignant 140 à 170 km/h, et localement jusqu'à 200 km/h. De nombreuses forêts ont été abattues, avec environ 968000 ha partiellement ou totalement détruits²⁴⁴. Le volume total des dégâts a été estimé à environ 139,6 millions m³, ce qui correspond à plus de trois fois la récolte annuelle moyenne ^[1055]. Les chablis sont souvent considérés comme un phénomène exceptionnel et catastrophique par les forestiers plutôt que comme une perturbation naturelle récurrente, qui détermine les patrons et les processus au sein des écosystèmes forestiers ^[1056]. En effet, en créant une hétérogénéité des conditions d'habitat dans le temps et l'espace, ces perturbations constituent une force motrice pour la succession forestière ^[206, 252], ainsi qu'une source de biodiversité régionale dans les écosystèmes forestiers, pour les plantes vasculaires ^[19], les bryophytes ^[1057], les mammifères ^[1058], les oiseaux ^[1059], les amphibiens et les reptiles ^[1060], la mésofaune et la microfaune du sol ^[1061, 1062] et les insectes ^[1063].

En raison des changements climatiques, la fréquence de ces événements de grande ampleur est susceptible d'augmenter en Europe de l'ouest. Suite à ces événements, un grand nombre de questions se sont posées ^[1064],

²⁴³ Lothar et Martin.

²⁴⁴ Env. 50% de cette superficie a subi de faibles dommages (10 à 50% de la forêt balayée par le vent), 30% des dommages importants (50 à 90% de la forêt) et 20% des problèmes graves (plus de 90% de la forêt).

dont certaines concernent l'impact de ces tempêtes sur la biodiversité forestière : de quelle façon exploiter ces trouées après les tempêtes sans effet défavorable sur la biodiversité et comment évolue la biodiversité dans ces trouées en fonction de la taille des ouvertures créées ?

Une des orientations proposées pour améliorer la gestion forestière du point de vue de la biodiversité est d'imiter la nature, au moins sur certains points clés [18]. Les scientifiques et les forestiers se rejoignent ainsi pour ne pas intervenir dans l'écosystème après une perturbation naturelle [1065] ou pour proposer de reproduire la "qualité" et les micro-habitats générés par ces perturbations naturelles [1066, 1067]. En cohérence avec la revue bibliographique de Gosselin [1068] et en écho avec le guide de reconstitution des peuplements forestiers après-tempête de l'Office National des Forêts [1069], l'un des objectifs de ce projet était d'utiliser les dégâts occasionnés par la tempête du 26 décembre 1999 pour mieux appréhender la réponse à court terme de la biodiversité aux modalités d'exploitation des trouées [1070]. Contrairement à d'autres analyses faites par le passé sur la réponse des écosystèmes forestiers aux tempêtes [1063], nous n'avons pas cherché seulement à comparer l'évolution naturelle post-chablis à l'évolution après une exploitation classique des chablis [1065]. Nous avons également testé une forme d'exploitation des chablis originale, qualifiée d'extensive, respectueuse de l'hétérogénéité de la trouée, et consistant à laisser une partie – environ 10% – des chablis au sol, à maintenir le sous-étage et à ne pas exploiter le bois de chauffage (en deçà de 15 à 20 cm fin bout), c'est-à-dire en laissant les houppiers non démembrés au sol. Nous avons donc comparé ce mode d'exploitation extensif à une exploitation intensive des chablis et à leur non-exploitation, du point de vue de la biodiversité de la flore et des Coléoptères carabiques²⁴⁵.

Les tempêtes créent de grandes zones de chablis ainsi que des trouées de différentes tailles dans la canopée. Ces trouées génèrent une hétérogénéité dans le sous-bois qui est importante pour la régénération des plantes puisqu'elle modifie la hiérarchie de compétition locale, le microclimat et la disponibilité des ressources. L'effet des ouvertures de la canopée sur la dynamique de la régénération ligneuse a reçu beaucoup d'attention depuis de nombreuses années [1071-1076] et a donné lieu à l'hypothèse de partition des ressources de la trouée (*gap partitioning hypothesis*), qui fournit un cadre théorique pour comprendre comment les trouées influencent la diversité des espèces dans les écosystèmes forestiers [1077-1079]. Cette hypothèse stipule que les trouées créent de l'hétérogénéité dans les ressources essentielles pour la régénération des arbres en forêt, permettant aux arbres ayant des stratégies contrastées de coexister le long de gradients de ressources. L'interaction entre la disponibilité des ressources des micro-sites et les stratégies des essences conduit à une répartition différentielle des espèces dans la trouée²⁴⁶. Cette hypothèse contraste avec le modèle neutre, qui considère que seuls les processus stochastiques et les relations sources-puits régulent la diversité et que les différences de niche jouent peu de rôle dans l'assemblage ou la composition des communautés [1085].

Si l'hypothèse de partition des ressources dans la trouée a été largement testée dans le cas de la composition de la régénération ligneuse, elle a été moins souvent abordée dans le cas des plantes vasculaires de sous-bois. La composition spécifique et fonctionnelle des communautés floristique du sous-bois est différente dans les trouées par rapport au peuplement fermé adjacent [1087-1090] et elle varie au sein des trouées en fonction de la taille de la trouée [1091, 1092] ; par exemple, Kern *et al.* [1093] trouvent que les espèces ayant des graines plus petites, une tolérance à l'ombre plus faible, une floraison plus tardive, une taille plus petite et des feuilles plus longues sont associées à des conditions plus lumineuses, une localisation plus au centre des trouées, une plus grande trouée et une plus longue durée depuis la création de la trouée. En revanche, d'autres travaux ne détectent aucun signe de partition des communautés floristiques du sous-bois [1087, 1088, 1094]. Les différences de résultats pourraient être liées au fait que la théorie ne tient pas dans le contexte de ces études ou

²⁴⁵ Dans toutes les modalités, les arbres non touchés par la tempête, y compris des gros arbres, ont été laissés en place.

²⁴⁶ D'après l'hypothèse *GHP*, les espèces intolérantes à l'ombre dominent dans les grands trouées et les centres des trouées [248, 1080, 1081], mais les espèces tolérantes à l'ombre ne sont pas nécessairement limitées aux bords des trouées ou aux trouées de petite taille dans les forêts tropicales [1082] ou tempérées [1083, 1084]. Cependant, l'hypothèse *GHP* est loin d'être toujours vérifiée, soit parce que les essences se distribuent au hasard dans les trouées [1085], soit qu'elles ont des densités plus élevées dans la trouée mais sans différence de composition, soit encore parce que leur distribution dépend des espèces présentes avant la trouée [1086].

que la gamme de trouées examinée n'est pas assez large pour mettre en évidence le processus de partition ^[1087, 1088]. L'effet de la trouée et de la taille des trouées sur la réponse d'autres groupes taxonomiques comme les coléoptères saproxyliques est aussi documenté ^[1095, 1096], mais des travaux restent nécessaires pour mieux connaître l'effet de la taille des trouées sur la composition spécifique et fonctionnelle de plusieurs groupes taxonomiques.

Les questions posées dans le projet étaient donc les suivantes ^[1070] :

- 1- Quelle(s) taille de trouée et qualité de l'exploitation pour une "meilleure" biodiversité ?
- 2- Quelle originalité des chablis non exploités par rapport à une exploitation intensive ?
- 3- Quel apport d'une exploitation "extensive" par rapport à une exploitation classique intensive ?
- 4- Comment ces différentes gestions interagissent avec la taille de la trouée ?

5- Quels sont les mécanismes qui conditionnent la survie, le développement et la colonisation des espèces de la flore et des Carabes, parmi : la lumière, la compétition racinaire et les micro-habitats associés aux différents modes d'exploitation des chablis : rémanents, houppiers non démembrés.

4.1.4.2 Démarche

Un ensemble de 80 trouées ont été repérées dans les forêts domaniales de Crécy et d'Armainvilliers et la forêt régionale de Ferrière (Seine-et-Marne, en Brie Francilienne). Ces trouées, de dimension très variable (de 5 ares à 4 ha), ont été classées en trois modalités de taille et à chacune une modalité d'exploitation a été allouée avant la vente des bois : cette allocation s'est faite principalement de manière aléatoire, sauf pour une partie des trouées non exploitées. Après un processus d'exploitation variable, 43 trouées ont été étudiées en croisant modalité et taille du mieux possible : 19 en modalité intensive, 12 en modalité extensive et 12 en non exploitée ; et 19 trouées de petite taille (<0,2 ha), 15 de taille moyenne (0,2-0,9 ha) et 9 de grande taille (>0,9 ha). Nous avons aussi inclus comme témoin des parcelles forestières voisines non touchées par la tempête.

Nous avons échantillonné la flore vasculaire et non vasculaire (bryophytes humicoles et terricoles uniquement) par des relevés de petite taille (4 m²) répétés dans les trouées (au total 267 placettes). Les Coléoptères carabiques ont été échantillonnés par piégeage (pièges de type Barber, souvent appelés pièges à fosse). La biodiversité a été étudiée entre 1 et 3 ans après l'exploitation, entre 2002 et 2004.

Pour la flore uniquement, nous avons mis en place en plus un dispositif supplémentaire dans un sous-échantillon de trouées pour analyser la composition floristique (placette de 1 m²) dans plusieurs types de microhabitats créés par la tempête ou par l'exploitation ^[1097]. Ces microhabitats se caractérisent par différentes conditions d'ouverture de la canopée et de perturbations du sol : houppiers et troncs à terre, galette de chablis, zone intacte près d'un brin debout, tas de rémanents d'exploitation, zone intacte, sol perturbé et ornières créées par les engins de débardage, et ont été comparés au témoin forestier non perturbé à proximité (Figure 51).

Pour les deux groupes taxonomiques, les espèces ont été classées en trois groupes écologiques : pour la végétation vasculaire, nous avons distingué les espèces forestières, péri-forestières et non-forestières ^[1049] ; pour les carabiques, nous avons distingué les forestières, les généralistes et les espèces de milieu ouvert.

Nous avons analysé la réponse de la richesse spécifique et de l'abondance des groupes écologiques de la flore et des carabes au moyen de modèles statistiques à effets mixtes tenant compte de la structure spatiale et temporelle du plan d'échantillonnage. Nous avons analysé la réponse de la composition floristique des différents jeux de données par AFC ou ACC et la réponse individuelle des espèces par régression logistique.



Figure 51. Quelques-uns des microhabitats étudiés dans les trouées de la Brie francilienne (77) : (a) galette de chablis, (b) houppiers et troncs à terre, (c) ornières de débardage. Tiré de Gosselin *et al.* [1070].

4.1.4.3 Principaux résultats

4.1.4.3.1 Effet de l'ouverture ou effet "trouée"

L'effet de l'ouverture du peuplement par la tempête est appelé l'effet trouée, que la trouée soit exploitée ou pas, par opposition aux milieux forestiers environnants fermés et peu perturbés. Les deux groupes taxonomiques étudiés répondent de façon différente à l'effet trouée : pour la flore vasculaire et les bryophytes, la composition spécifique des communautés des trouées diffèrent significativement des témoins forestiers (Figure 52a). De plus, l'abondance et la richesse spécifique de pratiquement tous les groupes écologiques augmentent en trouée par rapport aux témoins forestiers, avec une explosion du groupe des espèces non forestières²⁴⁷ (Figure 53). Pour les carabes, la réponse des groupes écologiques est beaucoup plus hétérogène : les espèces de milieu ouvert augmentent très fortement en richesse et en abondance dans les trouées²⁴⁸, alors que les espèces forestières montrent la tendance opposée.

4.1.4.3.2 Effet du mode d'exploitation de la trouée

La composition floristique dans les trouées non exploitées diffère significativement des deux autres modalités d'exploitation (intensive et extensive), mais la modalité extensive ne diffère pas de la modalité intensive (Figure 52a). De plus, l'exploitation des trouées a globalement un effet positif, ou en tout cas non négatif, sur la richesse et l'abondance de la flore vasculaire ou des carabes, à l'exception des bryophytes humicoles et terricoles qui ont une richesse et une abondance inférieures en trouée exploitée qu'en trouée non exploitée (Figure 53). Les espèces forestières – plantes ou carabiques – ont des niveaux de richesse et d'abondance assez semblables entre trouées exploitées et non exploitées (Figure 53). Par contre, d'autres groupes écologiques présentent des différences significatives entre trouées exploitées intensivement et extensivement : les carabes de milieu ouvert ont une abondance et une richesse spécifique plus élevées en trouée exploitée intensivement qu'en trouée exploitée extensivement ; mais aucune différence significative n'est observée pour les plantes péri-forestières ou non forestières.

²⁴⁷ Seules trois espèces voient leur abondance baisser en trouée par rapport aux témoins forestiers : le muguet (*C. majalis*), les semis de chêne (*Quercus sp.*) et une mousse (*Hypnum cupressiforme*).

²⁴⁸ Tout en en restant à des niveaux absolus plus faibles que les espèces forestières.

4.1.4.3.3 Effet de la taille de la trouée

Les effets de la taille de la trouée, ou de la position dans la trouée²⁴⁹, sont assez faibles. La composition floristique des petites trouées se différencie de celles des trouées moyennes et grandes (Figure 52b). De plus, les petites trouées sont plus riches en bryophytes que les trouées moyennes et grandes, et ont tendance à être un peu plus riches en plantes forestières²⁵⁰. Les résultats pour les Coléoptères carabiques montrent le faible intérêt des petites trouées, et l'intérêt relatif des trouées de taille moyenne.

4.1.4.3.4 Rôle des microhabitats créés par la trouée ou par son exploitation

Des relations significatives ont été observées entre biodiversité et microhabitats (pour la flore vasculaire) ou le recouvrement des strates du peuplement (pour les Coléoptères carabiques). La richesse spécifique des différents groupes écologiques de la flore vasculaire est globalement favorisée par des sols perturbés ou des ornières (Figure 54a). Les espèces forestières conservent cependant une richesse élevée en sol intact, sur les galettes de chablis ou sous les houppiers ou troncs à terre¹⁰⁹⁷. De plus, la composition des communautés floristiques dans différents microhabitats des trouées se structure en 4 pôles assez distincts (Figure 54b) : un premier pôle regroupe les houppiers et troncs à terre, qui sont très similaires aux témoins forestiers, un second les galettes de chablis (caractérisées par une richesse et une abondance des bryophytes, mais aucune espèce originale n'y est rencontrée) et un troisième les ornières ; un quatrième pôle, au centre des trois précédents, regroupe les autres modalités : les zones intactes près de brins debout, les zones intactes (sols non perturbés), les tas de rémanents et les creux de galettes.

Pour les Coléoptères carabiques, le recouvrement de la strate basse (0,5 à 2 m) a globalement un effet négatif assez fort sur l'abondance et la richesse de la plupart des groupes, alors que le recouvrement des strates plus hautes (2 m à 16 m, puis au-dessus de 16 m) a des effets positifs uniquement sur les espèces forestières. Ces effets sont beaucoup plus marqués pour les carabes de milieu ouvert que pour les espèces généralistes et enfin que pour les espèces forestières.

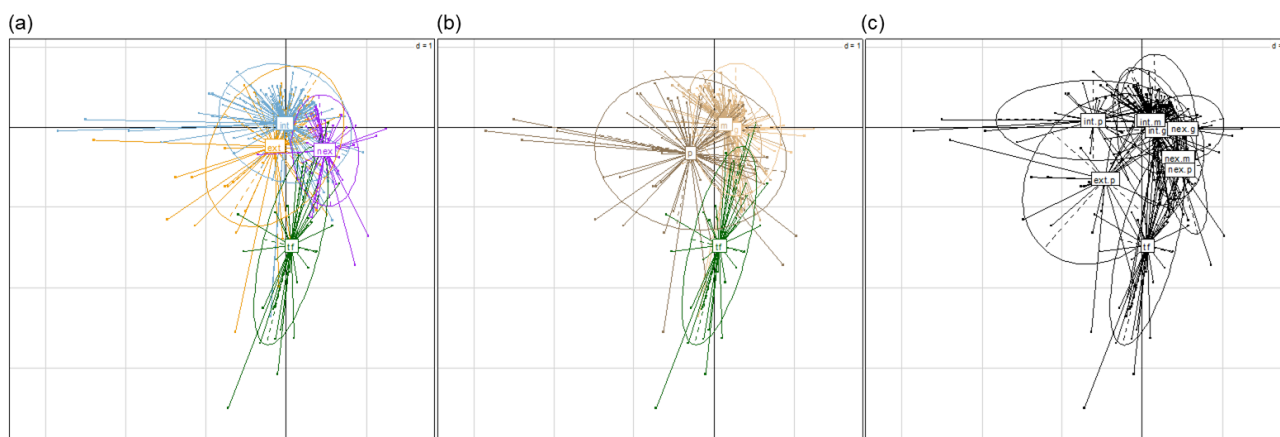


Figure 52. Carte factorielle des relevés dans le plan factoriel (1, 2) de l'ACC du tableau floristique (267 relevés et 117 espèces) en fonction du mode d'exploitation de la trouée (*ext* = extensive ; *int* = intensive ; *nex* = non exploitée) et de la taille de la trouée (*p* = petite <0,2 ha ; *m* = moyenne (0,2 – 0,9 ha) ; *g* = grande : >0,9 ha). Regroupement des relevés selon (a) la modalité d'exploitation, (b) la taille de la trouée et (c) le croisement entre ces deux facteurs. Sur la figure (c), les modalités *ext.m* et *int.m* ont presque les mêmes coordonnées et sont donc superposées.

²⁴⁹ Les résultats sur l'effet de la position dans la trouée ne sont pas illustrés ici.

²⁵⁰ Effet marginalement significatif ($p < 0,1$).

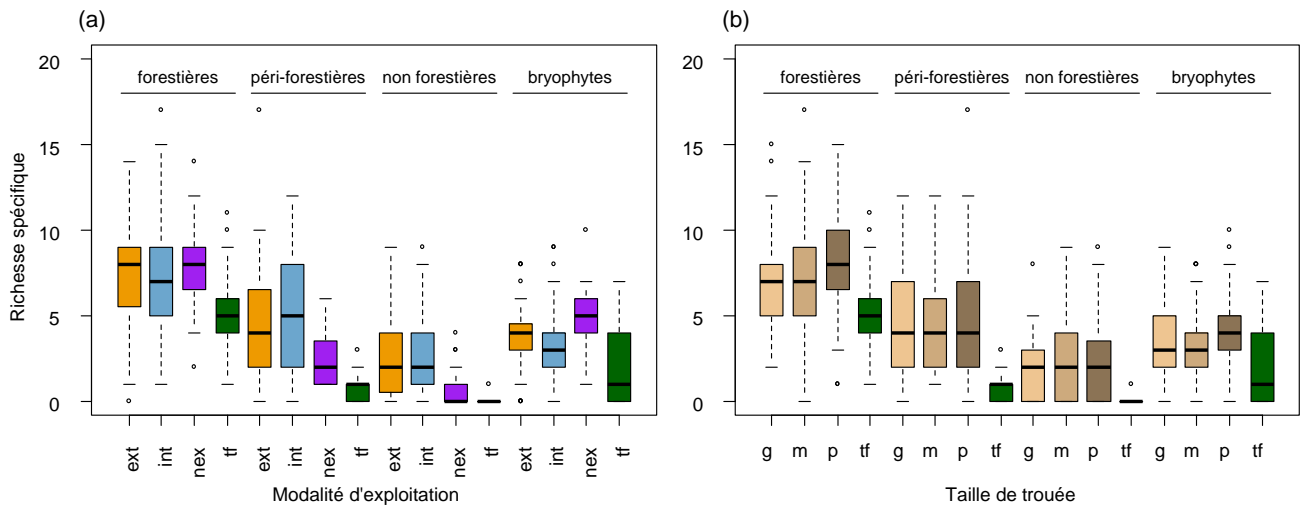


Figure 53. Variation de la richesse spécifique (placettes de 4 m²) des plantes forestières, des péri-forestières, des non forestières et des bryophytes, en fonction de la modalité d'exploitation (a) et de la taille de la trouée (b).

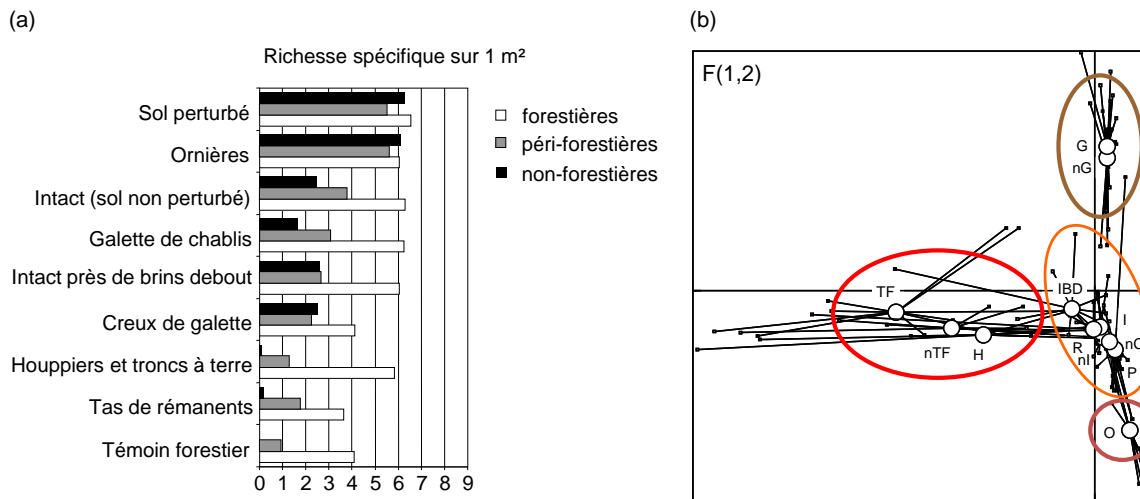


Figure 54. (a) Variation de la richesse spécifique (placettes de 1 m²) des espèces forestières, périforestières et non forestières selon le type de micro-habitat de la trouée ou le témoin forestier. Les microhabitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale. (b) Carte factorielle (1,2) des relevés dans l'AFC du tableau floristique avec regroupement des placettes selon le type de micro-habitat de la trouée : TF = témoin forestier à proximité d'un trouée exploitée ; nTF : témoin forestier à proximité d'une trouée non exploitée ; H = houppiers et troncs à terre ; G = galette de chablis en trouée exploitée ; nG : galette de chablis en trouée non exploitée ; IBD : intact près d'un brin debout ; R = tas de rémanents d'exploitation ; I = intact en trouée exploitée ; nI = intact en trouée non exploitée ; P = sol perturbé ; O = ornières.

4.1.4.1 Conclusions

Nos résultats soulignent l'importance de l'effet trouée, de l'exploitation des chablis, des micro-habitats et des recouvrements des strates arborées et arbustives. Ces importances sont relatives, car nous n'avons pas constaté de disparition complète d'espèces forestières abondantes en forêt dans les trouées exploitées. L'effet trouée est plutôt positif, mêmes si certaines espèces ou groupes écologiques préfèrent nettement les placettes en forêt fermée. De plus, l'effet de l'exploitation des chablis, par rapport au fait de les laisser en place, est aussi plutôt positif et la modalité d'exploitation extensive ne présente pas un intérêt net par rapport à l'exploitation intensive (voir néanmoins la remarque ci-dessous). Enfin, la biodiversité étudiée est favorisée par les endroits dégagés, voire perturbés pour la flore, et défavorisée pour les carabes par le développement d'une strate ligneuse basse (0,5 à 2 m).

Néanmoins, ces conclusions ne sont pas généralisables à cause des limites temporelles et taxonomiques de notre étude. Nous n'avons échantillonné la biodiversité qu'au maximum 3 ans après l'exploitation. Or, la réponse des espèces forestières aux perturbations pourrait être différente à moyen terme²⁵¹. Par ailleurs, l'effet trouée est assez différent sur la flore vasculaire et les Coléoptères carabiques. Quant à la modalité d'exploitation "extensive", aux effets assez faibles et plutôt négatifs sur ces deux groupes taxonomiques, elle pourrait être favorable, *via* la conservation de bois mort, à d'autres groupes qui dépendent directement de ce substrat, comme les champignons ou les Coléoptères saproxyliques.

Au final, les deux principaux facteurs étudiés, la taille de la trouée et l'apport de la modalité extensive, ont assez peu d'effet sur la réponse de la biodiversité. A la place, ce sont les effets des caractéristiques locales ou la simple opposition entre trouées exploitées et non exploitées qui ressortent, avec globalement des résultats plutôt favorables aux trouées exploitées et aux micro-habitats perturbés. Cependant, les résultats obtenus ne doivent pas être généralisés à d'autres groupes taxonomiques que ceux étudiés ici, *i.e.* la flore vasculaire et les Coléoptères carabiques.

Enfin, ce projet nous a permis de mesurer les difficultés pour mener à bien une gestion expérimentale dans le contexte de l'après-tempête²⁵².

4.1.5 Impact de la conversion des chênaies du taillis-sous-futaie en futaie régulière

4.1.5.1 Contexte et objectifs

Depuis la deuxième moitié du 19^{ème} siècle, une grande partie des chênaies françaises ont été engagées dans un processus de "conversion", dans le but de produire davantage de bois d'œuvre de qualité [\[458\]](#). Ce passage d'un mode de traitement en taillis-sous-futaie à celui de futaie régulière modifie le régime de perturbations sylvicoles (Figure 55a) et pourrait avoir des répercussions sur la biodiversité hébergée par ces forêts [\[1098\]](#). En effet, si les deux systèmes se caractérisent par des coupes de forte intensité pour l'exploitation du bois, ils se distinguent notamment par trois aspects.

Tout d'abord, les coupes de forte intensité sont plus fréquentes en taillis-sous-futaie (20-30 ans) qu'en futaie régulière (180-220 ans), ce qui permet aux peuplements de futaie régulière de bénéficier d'une canopée fermée sur une très longue période (qui varie en fonction de la sylviculture) et d'atteindre un fort volume sur pied en fin de cycle sylvicole, et ce à l'échelle de la parcelle forestière.

Mais, en contrepartie, le régime de taillis-sous-futaie assure une continuité en arbres adultes sur la parcelle au cours du temps, grâce aux "réserves" de futaie, qui coexistent avec le taillis ; au contraire, la futaie régulière implique une disparition de longue durée (plusieurs dizaines d'années) des arbres adultes à l'issue de la phase de régénération.

Enfin, ces deux types de traitements peuvent créer des conditions d'habitat différentes pour les espèces, notamment en termes de structure et de composition en essences. Par ailleurs, la conversion progressive depuis le siècle dernier a généré des peuplements transitoires, issus des taillis-sous-futaie et en attente de conversion vers la futaie régulière, qui sont toujours fréquents aujourd'hui (Figure 55a). Depuis des décennies, ces anciens taillis-sous-futaie profitent d'un régime de coupes de faible intensité pour préparer la conversion (épuisement du taillis, régularisation des diamètres). Ils conjuguent donc une continuité temporelle en arbres adultes sur la même parcelle, une relative fermeture de la canopée depuis une cinquantaine d'années et un fort volume sur pied.

²⁵¹ Malgré l'intérêt de mesurer l'impact à moyen terme, nous n'avons pas pu trouver de source de financement pour retourner dans ces trouées 5 ou 10 ans après la tempête.

²⁵² Nous avons eu le plus grand mal à contrôler la qualité de l'exploitation pratiquée par les entreprises responsables du travail et avons dû changer l'affectation de certaines trouées (entre exploitation intensive et extensive). Nous avons aussi dû exploiter par nos propres moyens certaines petites trouées restées non exploitées juste avant la fin du projet.

Pour tenir compte de la pluralité des réactions attendues à la conversion, les mêmes questions ont été abordées sur trois groupes taxonomiques distincts, en partageant une grande partie du plan d'échantillonnage pour la flore (vasculaire), les coléoptères carabiques et les papillons de nuit (Figure 55b) sur la même zone d'étude de la forêt domaniale de Montargis, dans le Loiret (chênaie acidophile du domaine atlantique) :

- (1) Les coupes de régénération, initiant le cycle de futaie régulière, provoquent-elles la perte d'espèces présentes dans des témoins d'anciens taillis-sous-futaie ?
- (2) Ces espèces sont-elles capables de recoloniser les peuplements lors de la reconstitution de la strate arborescente, au cours du cycle sylvicole de futaie régulière ?
 - (a) Le cycle sylvicole de futaie régulière permet-elle à des communautés de se différencier sous forme de succession ?
 - (b) Cette succession permet-elle de reconstituer les communautés présentes avant les coupes de régénération ?
- (3) Les différents groupes taxonomiques réagissent-ils de manière contrastée à de tels changements ?

Plusieurs hypothèses de réponse de la biodiversité à la conversion en futaie régulière peuvent être formulées selon les exigences écologiques et la capacité de dispersion des espèces [\[18, 19\]](#).

Concernant l'impact de la coupe de régénération, l'hypothèse la plus optimiste est que les espèces sont peu sensibles aux changements d'habitats induits par cette coupe, ou seulement temporairement défavorisées. Cette dernière possibilité implique que la reconstitution des peuplements adultes lors du cycle de futaie régulière permet aux espèces affectées par les coupes de régénération de retrouver un habitat qui leur convienne dans les stades ultérieurs du cycle. Cela suppose que tous les stades de maturité des peuplements soient représentés et accessibles à l'échelle du massif forestier (longueur suffisante du cycle sylvicole, répartition équilibrée des classes d'âge, surface suffisante des parcelles), et que les capacités de dispersion des organismes ne constituent pas un facteur limitant. Dans ces conditions, le cycle sylvicole de futaie régulière devrait alors favoriser certaines espèces qui ont besoin de grandes surfaces de peuplement âgé avec une canopée dense.

Cependant, il est possible que les espèces forestières observables aujourd'hui soient adaptées au régime sylvicole des siècles passés. Ainsi, certaines espèces pourraient être adaptées à de grandes perturbations fréquentes (régime du taillis-sous-futaie) et ne puissent supporter des phases fermées prolongées [\[560, 1099-1101\]](#).

À l'inverse, on peut aussi s'attendre à ce que les espèces dépendantes des arbres adultes et à faible capacité de dispersion ne puissent ni survivre localement à l'étape d'exploitation et de régénération du peuplement mature, ni se déplacer au sein du massif pour trouver refuge dans d'autres peuplements forestiers adultes lors de la disparition locale de la canopée. Si tel était le cas, les anciens taillis-sous-futaie devraient alors encore abriter ces espèces, du fait de la continuité temporelle en arbres adultes sur la même parcelle, contrairement à la futaie régulière.

Enfin, il est possible que certaines espèces ne retrouvent des conditions d'habitat favorables dans aucun stade de la futaie régulière.

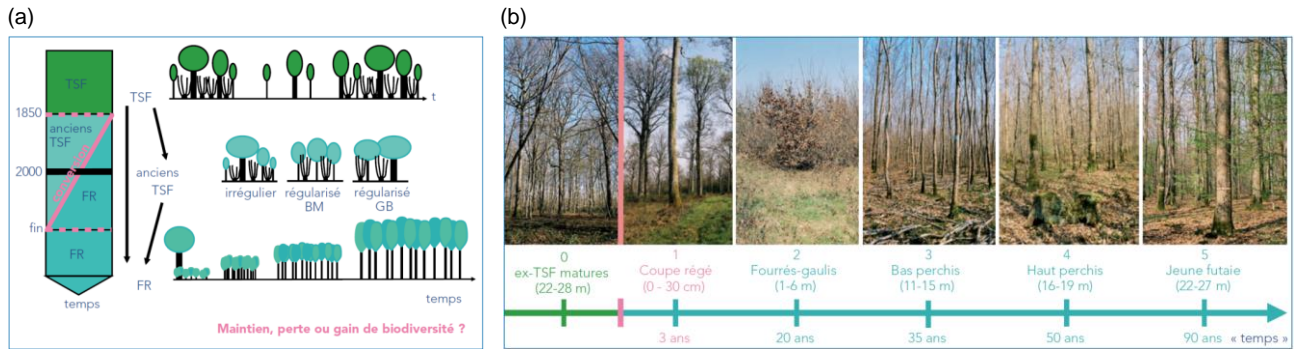


Figure 55. (a) La conversion progressive des anciens taillis-sous-futaie en futaie régulière fait coexister différents types de peuplements au sein d'un même massif de chênaie. (b) Comparaison de cinq stades sylvo-cultuels de futaie régulière, en référence aux anciens taillis-sous-futaie. Tiré de Dauffy-Richard *et al.* [102].

4.1.5.1 Démarche

Les trois groupes taxonomiques étudiés ont été choisis à partir d'un compromis entre pertinence écologique, compétences disponibles et facilité d'échantillonnage. Ils diffèrent selon les moteurs d'organisation de leurs communautés (variété des niveaux trophiques, des modes de dispersion et de reproduction et des exigences écologiques) : (1) les plantes vasculaires (phanérogames et ptéridophytes)²⁵³ [103], généralement sensibles à la compétition pour la lumière, l'eau et les nutriments ; (2) les Coléoptères carabiques²⁵⁴ [104], groupe d'insectes diversifié tant sur le plan taxonomique qu'écologique, principalement prédateur, sensible aux changements de micro-habitats (température, humidité, ouverture et type de sol) et dont la capacité de dispersion dépend de l'aptitude au vol des individus ; (3) les Lépidoptères hétérocères, ou papillons de nuit²⁵⁵ [105], groupe d'insectes assez peu étudié bien qu'extrêmement riche en espèces, notamment forestières, et qui interagit fortement avec les communautés végétales (herbivorie, pollinisation).

Les communautés floristiques et entomologiques ont été comparées entre, d'une part, des peuplements forestiers issus de taillis-sous-futaie et en attente de conversion vers la futaie régulière (anciens taillis-sous-futaie) et, d'autre part, quatre ou cinq stades sylvo-cultuels²⁵⁶ de futaie régulière (3 à 100 ans), allant jusqu'à la moitié du cycle sylvo-cultuel indiqué dans l'aménagement (Figure 55b).

4.1.5.2 Résultats

4.1.5.2.1 Réponse des communautés aux coupes de régénération et au cycle de futaie régulière

On observe une assez grande similarité de réponse des Coléoptères carabiques et des Lépidoptères nocturnes à la coupe de régénération et au cycle sylvo-cultuel (Figure 56a et b). L'impact négatif de la coupe de régénération par rapport aux anciens taillis-sous-futaie est cependant encore plus marqué pour les papillons de nuit que pour les carabiques. La succession décalée des communautés, marquée par la présence de profils d'espèces précoces, intermédiaires et tardifs, signifie que tous les stades sylvo-cultuels échantillonnés, notamment les plus tardifs, sont utiles pour conserver la biodiversité de ces deux taxons. La fermeture du couvert de la strate arborescente semble notamment être une condition déterminante pour les espèces forestières.

En revanche, les coupes de régénération ont un effet positif sur la plupart des groupes écologiques de la flore vasculaire (Figure 56a). Après cette phase favorable, le nombre d'espèces diminue de manière continue au cours du cycle sylvo-cultuel, ce qui correspond à un modèle de succession emboîtée (Figure 56b). Ces résultats sont nets pour la flore herbacée mais moins prononcés pour les espèces ligneuses.

²⁵³ Échantillonnées par quadrat de 400 m² sur 96 placettes en 1999.

²⁵⁴ Échantillonnées par pièges à fosse sur 100 placettes en 1999.

²⁵⁵ Échantillonnées par piège lumineux sur 35 placettes en 2003.

²⁵⁶ Quatre pour la flore et cinq pour les Coléoptères carabiques et les papillons de nuit.

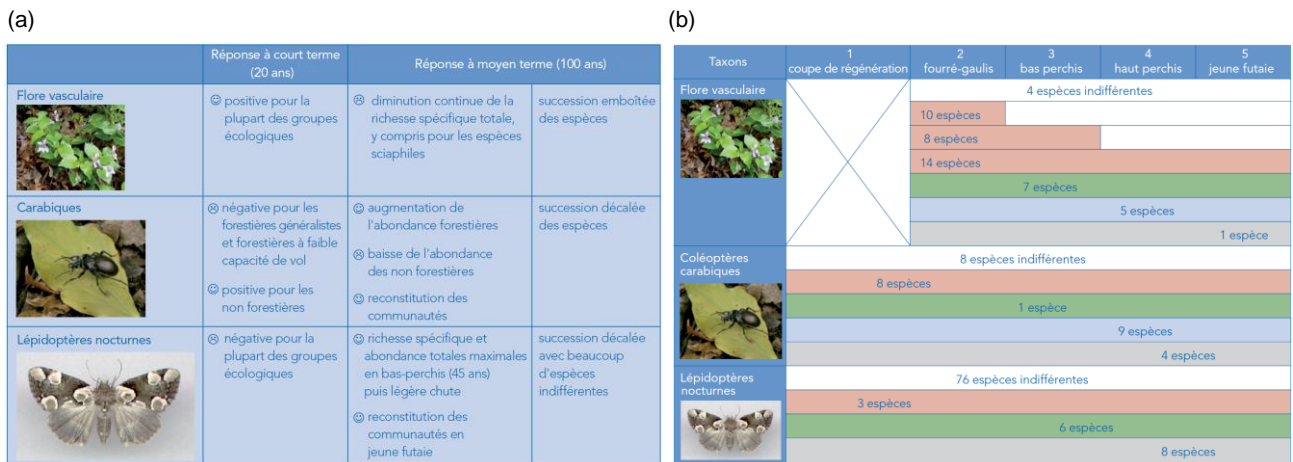


Figure 56. (a) Réponses à court et moyen terme à la coupe de régénération pour les trois taxons étudiés. (b) Profils successionnels des espèces le long du cycle sylvicole de futaie régulière ; en saumon : espèces à profil pionnier ; en vert : espèces à profil intermédiaire ; en bleu : espèces à profil plutôt tardif ; en gris : espèces à profil nettement tardif. Les deux premiers types de profils pour les plantes sont tronqués, indiquant que ces espèces étaient absentes des autres stades. Tiré de Dauffy-Richard *et al.* [1102].

4.1.5.2.1 Réponse à la conversion des anciens taillis-sous-futaie en futaie régulière

Malgré ces réponses hétérogènes de la biodiversité à la régénération et à la croissance des peuplements de futaie régulière, les trois études montrent une faible rémanence des effets de la perturbation initiale sur cette biodiversité, à l'échelle de la centaine d'années. Les résultats de cette étude sont donc globalement rassurants. En effet, contrairement à d'autres études sur la flore de sous-bois [1106, 1107], nous n'avons pas trouvé d'effet très négatif à long terme de la conversion des anciens taillis-sous-futaie vers la futaie régulière. Cela vaut pour les trois groupes taxonomiques étudiés. Nous notons seulement un appauvrissement marqué de la flore au cours du cycle de futaie régulière, après une phase d'enrichissement importante en début de cycle.

Néanmoins, il est difficile de prédire ce qui se passera au cours du cycle de futaie régulière au-delà de 100 ans et même après plusieurs cycles. Il convient, avant de porter des conclusions définitives, d'élargir ce type de travaux à d'autres forêts, avec notamment des stades de futaie régulière plus âgés et de véritables taillis-sous-futaie, et à des contextes stationnels, climatiques et historiques différents. Le long passé sylvicole de la forêt de Montargis a pu sélectionner les espèces capables de résister à l'exploitation forestière ; dans ce cas, les espèces forestières à faible capacité de dispersion et dépendantes de la présence d'arbres âgés ont déjà disparu, ou trop fortement régressé pour être détectées dans nos trois études.

4.1.5.3 Conclusions

Au cours du cycle de futaie régulière, les premiers stades sont les plus favorables à la flore, alors que pour les carabiques et les papillons de nuit, tous les stades ont leur importance car ils hébergent des cortèges d'espèces différents. La fermeture de la canopée et la maturation des peuplements sont bénéfiques aux espèces les plus forestières de ces deux groupes entomologiques, mais défavorables aux plantes vasculaires. Du point de vue successional, un massif aménagé en futaie régulière offre ainsi une diversité d'habitats effectivement valorisée par les espèces de carabiques et de papillons de nuit.

Parmi nos hypothèses de réponse à la conversion, c'est l'hypothèse la plus optimiste qui est retenue : les espèces sont peu sensibles aux changements d'habitats induits par les coupes de régénération, ou seulement temporairement défavorisées. Par comparaison aux anciens taillis-sous-futaie matures, les coupes de régénération qui amorcent le cycle de futaie régulière ont un impact fort sur la biodiversité au terme de 20-30 ans. Cet impact à moyen terme est positif pour la flore, mais plutôt négatif pour les carabes forestiers et plutôt négatif pour les papillons de nuit. De manière plus globale, malgré ces réactions contrastées entre groupes taxonomiques et entre espèces d'un même groupe, la conversion des anciens taillis-sous-futaie en futaie

régulière ne menace pas la biodiversité de la flore herbacée, des Coléoptères carabiques et des Lépidoptères hétérocères au terme de 100 ans, et à l'échelle d'un massif forestier comme celui de Montargis ^[1102].

La réponse contrastée des trois groupes taxonomiques aux étapes de la conversion illustre l'intérêt d'étudier plusieurs compartiments taxonomiques lorsque l'on s'intéresse à la biodiversité. Par ailleurs, comme pour le projet précédent, l'étude d'autres groupes du vivant, davantage liés aux gros bois et au bois mort comme les insectes saproxyliques, les champignons et les bryophytes, pourrait révéler des espèces pénalisées par la conversion des taillis-sous-futaie en futaie régulière.

A partir de nos résultats, certaines recommandations pour la gestion ont été formulées ^[1102]. Tout d'abord, les résultats hétérogènes entre groupes taxonomiques conduisent à rechercher un compromis dans la répartition spatiale et temporelle des coupes et des stades jeunes au sein du massif, de manière à préserver à la fois les espèces favorisées par les stades jeunes (flore et espèces non forestières de carabiques) et celles favorisées par les stades adultes (espèces plus forestières de carabiques et de papillons de nuit). Ensuite, la persistance de certaines plantes forestières soumises en futaie régulière à une fermeture longue et prononcée de la canopée pourrait poser problème. Le maintien de ces plantes forestières en futaie régulière pourrait être facilité par la persistance de trouées tout au long du cycle (en tirant parti des trouées de chablis générées par les tempêtes, par exemple) ou par le contrôle de l'abondance du hêtre, notamment dans les jeunes futaies. L'idéal serait alors de faire cohabiter, à l'échelle du massif, des parcelles ainsi maintenues légèrement ouvertes pour favoriser la flore vasculaire et des parcelles au couvert bien fermé, qui favoriseront les carabiques forestiers et les papillons nocturnes.

4.1.6 Rôle de la propriété foncière sur les communautés floristiques de sous-bois

4.1.6.1 Contexte et objectifs

Au moment où nous avons réalisé ce travail, un petit nombre d'études s'étaient penchées sur l'influence de la propriété foncière sur la biodiversité ^[1108-1110], malgré les liens qui existent entre le type de propriété foncière et les pratiques de gestion forestière, l'hétérogénéité du paysage et les changements temporels d'utilisation des terres et des pratiques ^[1109, 1111-1116]. Entre autres, deux études menées en Ontario rapportaient des différences entre les forêts privés, publics et mixtes en termes de nombre de types de communautés végétales, de plantes vasculaires rares, de papillons, de mammifères et d'oiseaux nicheurs rares au niveau régional et local, avec des effectifs plus élevés en forêts publiques et mixtes qu'en forêts privés ^[1108, 1117].

Cependant, plusieurs paramètres environnementaux et perturbations tels que le sol, le climat, l'historique de l'utilisation des terres, les pratiques de gestion actuelles et passées et les caractéristiques du paysage peuvent également varier d'une propriété foncière à l'autre et peuvent expliquer les différences de biodiversité que l'on attribuerait à première vue au type de propriété foncière ^[1117-1120].

Dans cette étude ^[21], nous nous sommes concentrés sur les plantes de sous-bois et avons fait l'hypothèse que la composition des espèces végétales variait selon le type de propriété foncière forestière (Figure 57). Cependant, nous avons également émis l'hypothèse que l'effet de la propriété forestière pouvait être lié à une combinaison de facteurs environnementaux qui différaient selon les propriétés forestières, à savoir : les conditions abiotiques, les perturbations liées à la gestion forestière, le paysage et l'historique de l'utilisation des terres.

En outre, comme les traits fonctionnels des espèces varient en fonction du sol, du climat, des perturbations et du paysage, nous avons émis l'hypothèse que la composition fonctionnelle des communautés variait également en fonction du type de propriété forestière (*cf.* la liste des traits de vie analysés au Tableau 8).

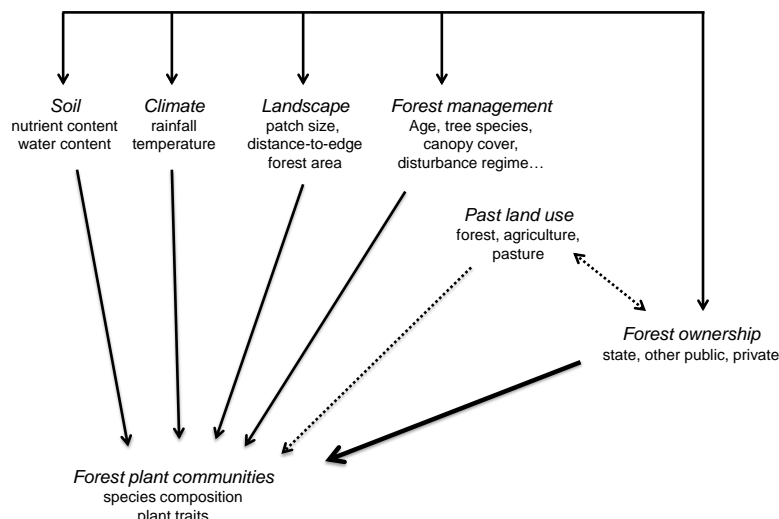


Figure 57. Cadre conceptuel des relations entre les facteurs environnementaux (dont le type de propriété foncière) et la composition spécifique et fonctionnelle des communautés de plantes de sous-bois. Tiré de Bergès *et al.* [21].

Concernant la réponse des traits de vie, nous avons émis l'hypothèse que les forêts domaniales se trouvaient généralement sur des sols moins favorables que les forêts privées [552, 1121-1123], et qu'elles abritaient donc des espèces ayant des besoins en nutriments moindres et indicatrices de conditions plus humides.

Une autre hypothèse était que les peuplements forestiers privés étaient gérés plus intensivement que ceux des forêts domaniales, et donc qu'ils étaient plus jeunes et avaient une surface terrière et un volume sur pied plus faibles, et qu'ils accueilleraient des espèces plus tolérantes aux perturbations, tandis que les forêts domaniales accueilleraient des espèces plus sensibles aux perturbations.

Enfin, nous avons fait l'hypothèse que les forêts privées ont été boisées plus récemment, étaient situées dans des taches forestières plus petites [1119] et souvent plus déconnectées des forêts anciennes ou situées plus souvent à leur périphérie que les autres types de propriétés forestières [628] : en conséquence, nous avons émis l'hypothèse que les espèces à colonisation rapide étaient plus fréquentes dans les forêts privées tandis que les espèces à faible capacité de dispersion étaient plus fréquentes dans les forêts domaniales.

En plus de ces hypothèses, nous avons supposé que les conditions environnementales et la réponse fonctionnelle des plantes dans les "autres forêts publiques" (gérées par les collectivités publiques locales, départementales ou régionales ou par des institutions publiques) étaient intermédiaires entre les forêts publiques et les forêts privées.

4.1.6.2 Démarche et résultats

La réponse spécifique et fonctionnelle des plantes de sous-bois au type de propriété foncière a été analysée dans un large contexte géographique. Nous avons également testé dans quelle mesure les différences de type de sol, de gestion forestière et de paysage entre les catégories de propriété pouvaient expliquer ces différences de composition spécifique et fonctionnelle.

Différentes variables relatives à la propriété foncière, au climat, au sol, au peuplement forestier et au paysage ont été recueillies sur 38751 placettes forestières réparties dans la moitié nord de la France (5,1 M d'ha), en utilisant les données écologiques, dendrométriques et cartographiques de l'IGN-Ifn et des analyses sous SIG. Dans un premier temps, des régressions logistiques ont été utilisées pour déterminer la réponse de chaque espèce à la propriété foncière après avoir contrôlé la date des relevés et l'autocorrélation spatiale entre les placettes. Les relations entre les traits de vie des plantes et leur réponse au type de propriété foncière ont été testées par test du χ^2 sur la table de contingence croisant chaque catégorie de trait²⁵⁷ et préférence des

²⁵⁷ Les traits continus ont été convertis en classe pour l'analyse.

espèces au type de propriété foncière. Dans un deuxième temps, ont été étudiées les différences de climat, de sol, de peuplement forestier et de paysage entre types de propriétés. Troisièmement, les réponses spécifiques et fonctionnelles au type de propriété foncière ont été réexaminées, après avoir contrôlé les variations liées à la date des relevés, à l'autocorrélation spatiale, au climat, au sol, au peuplement forestier et au paysage.

Sur les 276 espèces analysées, nous en avons identifié 192 qui répondaient de façon significative au type de propriété, avec 69 associées aux forêts domaniales, 38 aux autres forêts publiques et 85 aux forêts privées. Les espèces associées aux forêts domaniales et aux autres forêts publiques étaient plus souvent des espèces urbanophobes, des espèces de forêts anciennes, des barochores et des myrmécochores, tandis que les espèces des forêts privées étaient plus souvent des espèces basophiles, héliophiles, urbanophiles et endozoochores (Figure 58).

Des différences entre types de propriété foncière ont été détectées pour toutes les variables de sol, de climat, de gestion forestière et de paysage étudiées. De plus, l'effet du type de propriété reste significatif ou le devient pour 131 plantes une fois pris en compte la variabilité environnementale.

Tableau 8. Présentation des traits de vie analysés. Tiré de Bergès *et al.* [21].

Nom	Description	Echelle	Nombre d'esp. renseignées (%)	Source
pH	pH du sol [3 – 8,5]	Unité pH	256 (93%)	[1124]
N	Disponibilité en azote du sol : 1 à 9 (nitrophile)	Ordinale	205 (74%)	[1125]
F	Humidité du sol : 1 à 9 (hygrophile)	Ordinale	224 (81%)	[1125]
Ta	Température annuelle moyenne de l'air [3,8 – 15,7]	°C	244 (88%)	[1124]
L	Condition de lumière : 1 to 9 (héliophile)	Ordinale	250 (91%)	[1125]
Urbanité	5 classes : de 1 (urbanophobe) à 5 (urbanophile)	Ordinale	236 (86%)	[1126]
Hémérobie	7 classes : 1 : ahémérobique ; 2 : oligohémérobique ; 3 : mésohémérobique ; 4 : β -euhémérobique ; 5 : α -euhémérobique ; 6 : polyhémérobique ; 7 : métahémérobique	Ordinale	237 (86%)	[1126]
Mode de dispersion	8 classes : anémochorie, autochorie (bryophytes), barochorie, hydrochorie, myrmécochorie, épizoochorie, endozoochorie, dyszoochorie	Nominale	256 (93%)	[1049]

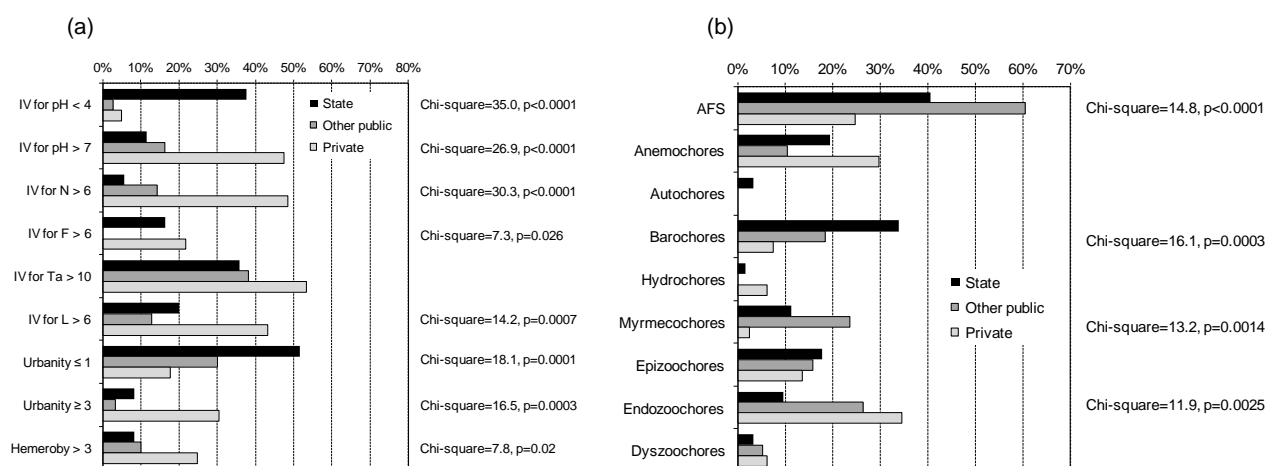


Figure 58. Répartition des profils de réponse des espèces à la propriété foncière selon les traits de vie : (a) valeurs indicatrices (IV) pour le pH du sol (pH), la disponibilité en azote du sol (N), l'humidité du sol (F), la température de l'air (Ta), les conditions de lumière (L), l'urbanité et l'hémérobie ; (b) préférence pour les forêts anciennes (AFS) et mode de dispersion. Les pourcentages indiquent la proportion d'espèces ayant un trait donné parmi le nombre total d'espèces associées aux forêts domaniales, aux autres forêts publiques ou aux forêts privées. Le test du Chi² indique s'il y a une différence significative de proportion entre types de propriété foncière. Les espèces ayant une réponse neutre à la propriété foncière et les espèces ayant des valeurs manquantes pour les traits de vie des plantes n'ont pas été incluses dans le test. Nombre de valeurs manquantes pour chaque test : pH : 6 ; N : 45 ; F : 39 ; Ta : 14 ; L : 15 ; urbanité : 23 ; hémérobie : 21 ; mode de dispersion : 11. Tiré de Bergès *et al.* [21].

4.1.6.3 Conclusions et perspectives

Le type de propriété forestière n'est donc pas simplement une classification administrative forestière sans signification écologique, mais elle constitue au contraire un facteur déterminant de la composition spécifique et fonctionnelle des communautés végétales de sous-bois en forêt tempérée. Ces différences s'expliquent en partie par des différences de sol, de gestion, de localisation des types de propriétés au sein des massifs forestiers et de taille des massifs dans lesquels sont situées les propriétés foncières, mais pourraient aussi s'expliquer par des historiques d'utilisation des terres différents selon la propriété foncière.

Depuis ce travail, et grâce à la vectorisation des usages passés sur la moitié du territoire national (*cf.* § 3.3.3.4), nous disposons de davantage d'informations sur la répartition des forêts anciennes selon le type de propriété forestière foncière actuelle. Une répartition différenciée est rencontrée dans la plupart des régions françaises. C'est le cas par exemple en Bretagne, où la totalité des forêts domaniales sont des forêts anciennes et où la part des forêts privées avec un plan simple de gestion est plus élevée en forêt ancienne. La tendance est assez proche en Lorraine où la même tendance est observée pour l'ensemble des forêts publiques, avec une part très élevée de ce type de propriété en forêt ancienne (80%), et donc une faible part de forêts privées en forêt ancienne (20%). Nous l'avons également constaté dans les Parcs Nationaux (Vanoise, Mercantour, Pyrénées, Cévennes, et Champagne-Bourgogne), c'est-à-dire une proportion de forêt récente plus élevée en forêt privée qu'en forêt publique (domaniale et communale) ^[7]. Ces résultats soulignent l'intérêt d'approfondir l'étude des effets de la politique foncière sur la biodiversité car celle-ci a des répercussions importantes pour concevoir des stratégies pertinentes de conservation de la biodiversité. Reise *et al.* ^[1127] et Ammer *et al.* ^[349] considèrent aussi le rôle du type de propriété forestière et du régime foncier sur la biodiversité et les interactions biotiques comme une des questions importantes pour les futures recherches en écologie forestière ²⁵⁸. La synthèse récente des études sur le sujet de Mölder *et al.* ^[1128] comptabilise 22 articles (tous taxons confondus) et confirme les liens entre types de propriété foncière et patrons de structure forestière et de biodiversité pour les paysages forestiers passés et actuels.

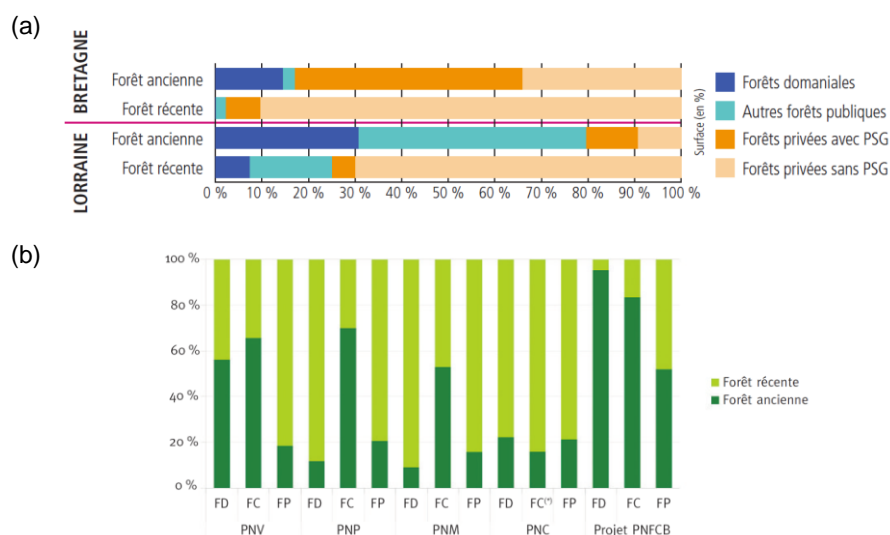


Figure 59. **(a)** Proportion de forêts domaniales, d'autres forêts publiques et de forêts privées avec ou sans PSG (plan simple de gestion) parmi les forêts anciennes et les forêts récentes pour la Bretagne et la Lorraine. Tiré de Garnier ^[1129].

(b) Proportion de forêt ancienne et de forêt récente dans les forêts domaniales, (FD), communales (FC) et privées (FP) pour les Parcs Nationaux de la Vanoise (PNV), des Pyrénées (PNP), du Mercantour (PNM), des Cévennes (PNC) et du Parc National Forestier de Champagne-Bourgogne (Projet PNFCB). Pour le PNC, sont comptés en FC les 217 ha appartenant à l'Etablissement Public du Parc. Tiré de Thomas *et al.* ^[7].

²⁵⁸ **Q 33** What is the importance of past management, ownership, and land tenure relative to present management intensity in affecting biodiversity and biotic interactions?

4.1.7 Synthèse des résultats

Pour les quatre groupes taxonomiques étudiés (flore vasculaire, bryophytes, Coléoptères carabiques et Lépidoptères hétérocères), le changement de régime sylvicole opéré depuis une centaine d'années en chênaie de plaine (passage du taillis-sous-futaie à la futaie régulière) ne menace pas la biodiversité forestière de la flore vasculaire, des coléoptères carabiques et des lépidoptères hétérocères ^[1102]. Dans le nouveau régime de perturbations de la futaie régulière, les premiers stades sont favorables à la flore vasculaire, alors que pour les carabiques et les papillons de nuit, tous les stades ont leur importance car ils hébergent des cortèges d'espèces différents ^[1102]. Les communautés de plantes vasculaires suivent un modèle de succession emboîtée (*initial floristic succession* ^[1130]), alors les communautés de carabes et de papillons de nuit suivent un modèle de succession décalée (*relay succession* ^[1130]). L'exploitation des chablis dans les trouées après la tempête de 1999 en chênaie de plaine a globalement un effet positif sur la flore vasculaire et les Coléoptères carabiques par rapport à les laisser en place, et une exploitation extensive des trouées ne présente pas un intérêt net par rapport à une exploitation intensive classique des zones de chablis. La réponse au sein des trouées est moins dépendante du type d'exploitation que du type de microhabitat créé par les chablis et leur exploitation (pour la flore vasculaire) ou par le développement d'une strate ligneuse basse (pour les Coléoptères carabiques) ^[1070]. La mise en réserve ou l'arrêt de l'exploitation apporte un bénéfice à la biodiversité, mais pas pour tous les groupes taxonomiques ^[329], et n'est tangible qu'à moyen et long terme ^[3]. L'intérêt des peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs n'est pas systématique (au moins pour la flore vasculaire), et la nature des essences présentes et leur diversité fonctionnelle a en général plus d'importance le mélange d'essences lui-même ^[114, 1035]. Le type de propriété forestière est un facteur déterminant de la composition spécifique et fonctionnelle des communautés végétales de sous-bois, et il synthétise des différences de conditions abiotiques, de perturbations liées à la gestion forestière, du paysage environnant et d'historique de l'utilisation des terres ^[21].

Plusieurs travaux observent que la réponse en termes de diversité α de plusieurs groupes taxonomiques (punaises, coléoptères, opilions et araignées) à la gestion forestière est semblable à celle des plantes vasculaires ^[1131, 1132], ce qui suggère que l'abondance et la diversité des producteurs primaires sont susceptibles de se répercuter aux niveaux trophiques supérieurs. Cependant, nos résultats pluri-taxonomiques ne confirment pas cette tendance, puisque la richesse spécifique et l'abondance ne répondent pas de même façon après la coupe ni au cours du cycle de futaie régulière pour nos trois groupes (plantes vasculaires, carabes et papillons de nuit), de même que le modèle de succession pour les plantes au cours du cycle de futaie régulière (première moitié) est différent de celui observé pour les deux autres groupes d'insectes.

Dans la suite de cette synthèse, nous discutons en détail de la réponse de la flore vasculaire et non vasculaire.

Pour les plantes vasculaires, nous n'avons pas mis en évidence d'effet négatif des pratiques de gestion sur leur richesse et leur abondance ; c'est même l'inverse que l'on observe de façon générale. Le même schéma de réponse est rencontré dans tous nos travaux : l'ouverture de la canopée, et dans une certaine mesure les perturbations au niveau du sol, sont favorables à la diversité de la flore herbacée ^[1133]. Ce résultat est observé le long du cycle sylvicole de futaie régulière de chêne sessile en forêt de Montargis (Figure 56), le long d'un gradient d'arrêt de l'exploitation forestière dans les hêtraies du massif de l'Aigoual (Figure 48), en réponse à la création de trouée de chablis dans les chênaies de la Brie francilienne (Figure 53 et Figure 54). Globalement, cet effet positif de l'ouverture de la canopée correspond à une augmentation des ressources (lumière, nutriments et eau) par réduction de la concurrence des arbres dominants pour des espèces du sous-bois qui sont soit des espèces tolérantes au stress (stratégie adaptative de type *S* de Grime ^[1134]) soit des espèces compétitives (type *C*), soit des espèces ayant un profil mixte (type *CS*). De plus, une part significative des espèces de sous-bois sont des espèces vernaies, qui ont développé une stratégie particulière pour fleurir en tout début de saison avant le débournement des arbres et la fermeture de la canopée. Nos résultats sont cohérents avec de nombreuses études ^[1135-1137]. Ils sont cependant contradictoires avec la diminution de la richesse des plantes forestières après coupe rase sur une grande surface, observée dans d'autres contextes ^[1106, 1107], mais

cela est certainement lié au type de futaie régulière qui est largement appliqué en France (et dans d'autres pays européens). Les forêts que nous avons étudiées résultent de coupes de régénération progressive qui s'étendent sur une période de 20 à 40 ans, depuis la coupe d'ensemencement effectuée une année de forte production de semences (glandée) jusqu'à la récolte finale des arbres, enlevant 20 à 30% du stock sur pied à chaque récolte [1138, 1139]. Cela diffère d'autres pratique de régénération par coupe à blanc qui sont aussi classées en futaie régulière [1140]. Appliqué sur de grandes surfaces, le système de coupes à blanc peut avoir des effets négatifs sur la biodiversité car il diffère des échelles spatio-temporelles des perturbations naturelles, même dans les forêts boréales [1141].

Des perturbations régulières par les coupes sont donc globalement favorables au cortège des plantes vasculaire forestières, en cohérence avec leur place dans un modèle d'utilisation des ressources [206], et est la conséquence de la forte concurrence asymétrique pour la lumière exercée par les arbres sur la strate herbacée [1142]. Ils confirment l'hypothèse qu'un niveau de ressources plus élevé permet à un plus grand nombre d'individus de coexister, tout en permettant éventuellement une moindre spécialisation, ce qui conduit à une plus grande richesse spécifique [1143]. Une hypothèse alternative, étroitement liée à la théorie de la niche (et non exclusive de la précédente), serait que les espèces se spécialisent pour obtenir de meilleurs résultats à des niveaux de ressources particuliers, et donc qu'une plus grande diversité des conditions de ressources locales permettent l'émergence d'une plus grande richesse spécifique locale [1144]. Des travaux récents indiquent plutôt que la diversité de la flore vasculaire est dépendante du niveau de ressource en lumière, mais pas de son hétérogénéité [1143].

Néanmoins, deux facteurs importants peuvent moduler la réponse des plantes vasculaires forestières : l'intensité des perturbations au niveau du sol (retrait de la litière, tassement et mélange des horizons superficiels par les engins forestiers), et le degré de destruction de la végétation au moment de l'exploitation, avec l'hypothèse que des perturbations très intenses auraient un effet négatif sur les plantes vasculaires forestières [1135, 1136, 1145]. Pourtant, la synthèse des résultats observés dans mes différents projets de recherche ne permet pas de conclure en faveur de cette hypothèse : un mode d'exploitation intensif des trouées suite à la tempête de 1999 ne réduit pas la richesse ni l'abondance des herbacées forestières (Figure 53) ; de même, les microhabitats les plus perturbés au sein des trouées exploitées de la Brie (ornières, sol perturbés, Figure 54a) ont une richesse en herbacées forestières aussi élevée que les zones non perturbées (intacts près de brins debout, intact, houppiers et troncs à terre). Les différences de richesse spécifique totale entre ces microhabitats sont dues aux autres groupes d'espèces, les péri- et les non forestières. Il est probable que cette hiérarchie entre microhabitats, mise en place très vite après la création de la trouée, persiste dans le temps. Tout juste peut-on noter une richesse spécifique des plantes vasculaires forestières légèrement supérieure (mais non significativement) dans les petites trouées exploitées, suggérant un court avantage aux petites trouées par rapport aux trouées de plus grande taille (>0,2 ha). Ces résultats sont en accord avec la littérature [1087, 1089]. Ils s'accordent aussi avec ceux obtenus en forêt de Montargis et qui concluent à un effet globalement positif des perturbations du sol sur la diversité de la flore de sous-bois par les engins de débardage, lorsqu'ils empruntent les cloisonnements [1146] ou lorsqu'ils circulent dans la parcelle pour aller chercher les grumes [1147].

A l'inverse, il ressort qu'un faible niveau de perturbations par les coupes et les perturbations au niveau du sol est globalement défavorable au cortège des plantes vasculaires forestières, de même qu'aux autres cortèges (péri- et non forestières). Des périodes prolongées (>50 ans) sans perturbations majeures de la canopée et du sol, associées à une accumulation de la biomasse ligneuse au cours du cycle de futaie régulière en chênaie de plaine (Figure 56) ou après abandon de l'exploitation en hêtraie montagnarde (Figure 48) se traduisent par un appauvrissement de la flore du sous-bois, y compris pour les plantes vasculaires forestières. Cette réponse négative de la diversité des plantes vasculaires à la mise en réserve ou de l'arrêt de l'exploitation est cohérente avec d'autres travaux [3, 1019, 1051, 1137, 1142, 1148], mais n'est pas systématique : par exemple, une absence de différences de richesse entre réserves et zones exploitées est notée dans les sites du projet GNB [329, 1149].

Le classement des plantes vasculaires en espèces forestières, péri- et non forestières se base sur la classification phytosociologique de Julve [1049], mais notre expérience a montré que d'autres sources [1039]

aboutissent à des classements parfois notablement différents. Derrière les variations (ou l'absence de variation) de richesse ou d'abondance du groupe des plantes vasculaires forestières pourraient se cacher des variations de la composition spécifique ou fonctionnelle au sein de ce groupe. Cependant, les variations de composition le long de la première moitié du cycle de futaie régulière en chênaie de plaine indiquent un modèle de succession de type emboîtée ^[1130], c'est-à-dire sans espèce associée aux stades les plus âgés de la futaie, y compris une baisse de la richesse des espèces sciaphiles (Figure 56). Malgré l'existence de patrons différents, ce schéma de pic de richesse spécifique en début de succession suivie d'une baisse continue au cours de la succession a été observé dans d'autres contextes ^[1150, 1151]. Apprécié sous l'angle de la durée depuis la dernière exploitation, la composition spécifique des plantes vasculaires des hêtraies sans exploitation depuis plus de 30 ans ne montre pas d'originalité floristique particulière. Ceci suggère l'absence de plantes vasculaires spécialistes des phases de succession avancée ^[1050].

Même si nous ne les avons pas étudiés aussi intensément que les plantes vasculaires, les bryophytes forestières ont une réponse à la gestion forestière assez différente de celle des plantes vasculaires forestières. Précisons que dans les études que nous avons menées, nous n'avons inventorié que la bryoflore terricole et humicole²⁵⁹. La richesse des bryophytes ne varie pas significativement au cours du cycle de futaie régulière en chênaie de plaine²⁶⁰, et deux bryophytes sont identifiés parmi les rares espèces qui sont plus fréquentes/abondantes en jeune futaie ^[1103]. La richesse des bryophytes est plus élevée dans les peuplements sans coupe depuis plus de 30 ans, mais aussi dans ceux coupés récemment (Figure 48a). De même, une légère sensibilité à l'exploitation est observée dans les trouées de chablis en comparaison de trouées laissées sans exploitation (Figure 53a), ainsi qu'une richesse légèrement supérieure dans les petites trouées (Figure 53b).

Plus récemment, nous avons mené une analyse de la bryoflore présentes sur différents substrats (sol, rocher, bois mort, souches, bois vivants) dans des hêtraies-sapinières-pessières plus ou moins matures de l'étage montagnard des Montagnes de l'Ain, qui révèlent un effet de la maturité sur la composition spécifique en bryophytes et un effet positif de la maturité sur la richesse spécifique, mais seulement pour les substrats ligneux (bois mort au sol, bois vivant et souche) ^[1152].

Nos résultats sont en cohérence avec d'autres travaux qui indiquent que les bryophytes forestières font partie des groupes dont la richesse spécifique est significativement plus élevée en réserve ^[3, 329, 1054] et diminue avec l'intensité de la gestion ^[1153]. Le bois mort, dont l'abondance et la diversité augmentent avec l'âge des peuplements et l'absence d'exploitation, constitue un substrat plus important pour les bryophytes (et les lichens) que pour les plantes vasculaires, notamment dans les zones de montagne ^[1154, 1155], même si le bois mort peut constituer un support accessoire pour certaines plantes vasculaires ^[1156].

En conclusion, l'ouverture de la canopée est la caractéristique structurelle la plus importante qui contrôle la diversité α des taxons épigés ^[1070, 1157], ce qui indique qu'outre la disponibilité en ressources alimentaires, des conditions microclimatiques favorables sont importantes pour la biodiversité locale. Cependant, pour la biodiversité à l'échelle du paysage, l'hétérogénéité du niveau des ressources entre peuplements (*i.e.* hétérogénéité des habitats) est un facteur prépondérant pour plusieurs groupes taxonomiques ^[1132, 1158].

²⁵⁹ A savoir les espèces présentes au sol ou sur l'humus, sans considérer les espèces présentes sur les autres substrats (base des arbres, souches, bois mort au sol, rochers).

²⁶⁰ Ce résultat n'est pas illustré au § 4.2.5.

4.1.8 Conclusions et perspectives : quel régime de perturbations appliquer en forêt pour conserver la biodiversité ?

Les perturbations jouent un rôle central dans le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes forestiers (cf. § 3.1.2.3), et quatre hypothèses peuvent être proposées quant au régime de perturbations auquel les espèces forestières seraient adaptées à long terme.

La première hypothèse est basée sur les changements d'origine anthropiques observés dans les forêts primaires²⁶¹ nord-américaines et scandinaves [260, 263, 1010, 1159-1161] : l'exploitation forestière de ces forêts primaires, en bouleversant le régime des perturbations, met en danger certaines espèces, notamment celles inféodées aux stades de fin de succession (oiseaux cavicoles, coléoptères saproxyliques, lichens, bryophytes). De manière générale, la sylviculture a pour effet de tronquer et d'accélérer les cycles sylvigénétiques en supprimant ou en réduisant fortement le début et la fin des successions mais aussi certains éléments structurels de l'écosystème, à savoir le bois mort au sol, les vieux arbres sur pied, les arbres morts debout et les dendro-microhabitats [18, 260, 1162]. Les espèces qui sont inféodées à ces stades ou qui en dépendent, même partiellement, peuvent avoir trouvé des habitats de substitution au cours du temps, mais les populations ont dû fortement décliner, voire disparaître.

Selon cette hypothèse, le principal moyen de maintenir et restaurer la biodiversité est de conserver toutes les phases de la sylvigénèse, car l'absence ou la rareté de certains stades pourrait continuer à faire disparaître les espèces associées aux phases les plus matures du cycle sylvigénétique [263], d'où l'hypothèse **H1** sur le régime de perturbations à respecter (cf. Encadré 2) [16].

Une seconde hypothèse (**H2**), proche de la première hypothèse, repose sur le constat que les régimes de perturbations naturelles dans les écosystèmes boréaux peuvent créer une plus grande diversité de types de peuplement et de successions forestières que ceux considérées jusqu'alors et reproduits par la gestion forestière [1163]. Elle intègre que les modes de gestion sont assez éloignés de la dynamique observée dans les peuplements naturels, et qu'au lieu de partager les forêts entre d'une côté des peuplements laissés en libre évolution et de l'autre des peuplements gérés par un régime de perturbations artificiel, il vaudrait mieux rapprocher les deux systèmes en cherchant à reproduire par la gestion le régime des perturbations naturelles, pour suivre le concept de "*natural disturbance emulation*" [253, 1012, 1141].

Mais, comme déjà évoqué au § 3.2.3, d'autres auteurs se posent la question de transposer à nos écosystèmes médio-européens ces deux hypothèses, car la quasi-totalité des forêts médio-européennes sont gérées et ont été profondément façonnées par l'homme depuis plusieurs siècles [530, 1164]. Proposée par plusieurs auteurs [110, 560, 1022, 1101, 1165-1167], l'hypothèse **H3** met l'accent sur l'adaptation à long terme des espèces à des régimes de perturbations d'origine anthropique [16], et sur le fait qu'abandonner ces pratiques passées risquent de porter préjudice à cette biodiversité. Cette hypothèse est parallèle de celle sous-jacente à la conservation des communautés d'espèces de nombreuses prairies pâturées, qui sont adaptées aux perturbations par les animaux domestiques et qui disparaissent plus ou moins rapidement lorsque le pâturage cesse.

En plus de ces considérations historiques, deux évolutions importantes ont émergé au cours des dernières décennies : (1) l'intérêt pour de nouvelles sylvicultures, auxquelles sont associés des régimes de perturbations et des conditions d'habitats différents : la futaie irrégulière ou sylviculture à couvert continu [348, 1168-1171] est préférée à la futaie régulière (cf. 3.2.3) ; le mélange d'essences est préféré aux peuplements monospécifiques (cf. § 3.2.4) ; et (2) les conséquences plus ou moins imprévisibles des changements globaux sur les écosystèmes forestiers. Ceci conduit à proposer l'hypothèse **H4**, qui englobe d'une certaine manière les trois hypothèses précédentes, sans en privilégier aucune [16, 1172].

²⁶¹ Forêt issue d'une succession primaire non significativement impactée par des activités humaines directes ; une succession primaire (progressive) correspond à la colonisation d'un substrat géologique nu (milieu abiotique ou exogène) par la végétation, suivie d'un enchaînement de stades de plus en plus complexes structurellement, avec développement simultané d'un sol à l'interface substrat-végétation et modifications biotiques des conditions environnementales (milieu endogène) [256].

Encadré 2. Quatre hypothèses sur le régime de perturbations auquel la biodiversité forestière serait adaptée à long terme.

H1 : Arrêter l'exploitation et la gestion forestière sur une partie du territoire et laisser se reproduire le régime des perturbations naturelles, car c'est à ce régime que les communautés forestières sont les mieux adaptées ; le régime de perturbations engendré par la sylviculture passée a réduit l'abondance des espèces associées à des stades ou à des éléments de l'écosystème supprimés ou devenus peu fréquents dans le paysage. Ces espèces pourraient retrouver des niveaux de population plus élevés si la gestion forestière reconstituait au niveau du paysage ces habitats en plus grande quantité.

H2 : Plutôt que d'arrêter l'exploitation et la gestion forestière sur une partie du territoire pour laisser se reproduire le régime des perturbations naturelles, reproduire par la gestion et dans toutes les forêts un régime de perturbations le plus proche possible d'un régime de perturbations naturelles.

H3 : Continuer à gérer et à exploiter les forêts selon les modes de traitement passés, car les communautés présentes actuellement dans les forêts sont adaptées à ces régimes de perturbations d'origine anthropique.

H4 : Offrir aux communautés une diversité des régimes de perturbations au travers de modes de gestion et de sylviculture très diversifiés, qui laissent une chance d'adaptation à toutes les espèces, sans privilégier un régime de perturbation particulier.

Cette dernière hypothèse relève d'un principe de précaution qui peut se résumer par "maintenir la biodiversité par la diversification" [1168, 1173]. Comme formalisé précédemment [16, 19, 1174] et confirmé par des travaux empiriques plus récents [331, 351, 1175, 1176], nous pensons que la meilleure façon de gérer en faveur de la biodiversité est de varier les structures forestières et les modes de traitement à l'échelle des paysages, allant de la réserve intégrale aux traitements en futaie régulière et en futaie irrégulière et peut-être aussi au maintien des modes de traitement passés, comme le taillis-sous-futaie et le taillis simple.

Cependant, cette hypothèse reste théorique et a été rarement testée jusqu'ici [351, 1132, 1177]. Un axe de mon projet de recherche visera à tester formellement cette hypothèse **H4**. Il s'agira de dépasser l'analyse des impacts des systèmes de gestion sur la biodiversité du seul point de vue de la diversité α et de s'intéresser à la diversité β , à savoir aux changements de composition spécifique entre communautés, pour arriver *in fine* à évaluer les impacts à l'échelle de la diversité γ (globale). Il cherchera aussi à aborder la biodiversité selon une approche pluri-taxonomique, même si ces travaux sont plus lourds à conduire [329], car la réponse apportée par un seul groupe taxonomique, quel qu'il soit, ne peut rendre compte de la variabilité de réponse rencontrée pour d'autres groupes taxonomiques [1102, 1132]. Notre question de recherche sera donc de savoir quelles proportions et quelles configurations spatiales de différents types de gestion forestière à l'échelle du paysage pourraient maximiser la diversité γ pour plusieurs groupes taxonomiques (*cf.* § 5.3.2).

4.2 Ecologie historique

Cette partie traite des effets de gradients anthropiques sur la biodiversité en étirant sensiblement l'échelle temporelle d'analyse pour remonter aux événements qui se sont produits depuis la première moitié du 19^{ème} siècle. A partir de la reconstitution des changements paysagers depuis cette période et par le biais d'une approche géo-historique²⁶² [1178], l'objectif général de ces travaux consiste à analyser et comprendre le rôle de l'histoire de l'utilisation passée des terres sur la richesse, l'abondance et la composition spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques de sous-bois.

Tout d'abord, nous avons documenté les déterminants biophysiques, socio-économiques et spatiaux des changements paysagers depuis le milieu du 19^{ème} siècle, avec pour cas d'étude le Parc Naturel Régional du Luberon (§ 4.2.1).

Cette analyse des processus de changements paysagers à long terme sur le PNR Luberon s'est poursuivie par l'étude des legs des anciens usages sur les sols et la flore dans ce contexte méditerranéen, où peu de travaux d'écologie historique avaient été menés jusqu'ici (§ 4.2.2) : nous avons interrogé d'une part la nature des sources pour aborder l'écologie historique des forêts (carte ou terrain) et d'autre part l'héritage des différents usages agricoles précédant la forêt (culture ou pâture).

Ensuite, nous avons cherché à comprendre dans le contexte d'une très grande forêt de plaine (la forêt domaniale d'Orléans) jusqu'à quel degré les caractères d'ancienneté d'une forêt peuvent être perturbés, voire effacés, par certaines actions sylvicoles (§ 4.2.3), avec l'hypothèse qu'une gestion sylvicole très intensive (coupe rase, travail du sol et plantation d'essences non indigène) a un effet plus fort qu'une gestion forestière plus extensive (régénération naturelle avec essence indigène).

Nous profitons de ce bilan pour mettre en lumière la question des écueils méthodologiques associés à l'étude des legs historiques, certes difficiles à résoudre, mais qui n'ont pas été assez soulignés (§ 4.2.4).

Cette partie se termine par la synthèse des résultats et des perspectives de recherche (§ 4.2.5).

4.2.1 Déterminants biophysiques, socio-économiques et paysagers des usages et de la reconquête forestière dans le PNR Luberon

4.2.1.1 Contexte et objectifs

Relevant aussi bien de l'écologie du paysage²⁶³ que du domaine de la science des usages du sol (*land use science*), l'étude des changements de couverture et d'usage du sol (*land use and land cover change, LULCC*) est d'une importance cruciale pour comprendre comment le passé façonne les paysages actuels et le fonctionnement des écosystèmes, et mieux prévoir les conséquences des modifications actuelles et futures du paysage [561, 1179-1182].

Les changements d'occupation du sol sont principalement induits par les activités humaines, elles-mêmes conditionnées par des facteurs de contrainte ou de facilitation externes [1183-1185]. A la suite des modèles conceptuels proposés par Myer et Turner [1186] et Bürgi *et al.* [1184] et Mitsuda et Ito [1185], Plieninger *et al.* [1187] proposent une synthèse des facteurs de forçages sous-jacents et des causes proximales des changements paysagers : facteurs politiques/institutionnels, économiques, technologiques, culturels, biophysiques/naturels et spatiaux (Figure 60). Quant aux causes proximales des changements paysagers, on peut les regrouper en six familles : (1) le développement des infrastructures et des zones urbaines, (2) l'expansion et l'intensification de

²⁶² L'auteur explique la genèse de la géohistoire chez Fernand Braudel dans le chapitre "Géohistoire : la société, l'espace et le temps" de l'ouvrage "Les ambitions de l'Histoire" : "La vie d'une société est dans la dépendance de facteurs physiques et biologiques ; elle est en contact, en symbiose avec eux, ils modèlent, aident ou gênent sa vie, donc son histoire... Non pas toute cette histoire mais une partie : celle pour laquelle nous proposons le mot de géohistoire" (Braudel, 1997 : 87 [1941-1944]).

²⁶³ Cette section pourrait faire partie du bilan des travaux mentionnés au chapitre suivant.

l'agriculture, (3) l'expansion et l'intensification de la foresterie, (4) l'extraction des ressources non renouvelables, (5) l'abandon ou l'extensification des pratiques, et (6) les activités dédiées à la conservation de la nature.

Cependant, les études sur les changements paysagers incluent rarement l'ensemble des facteurs de forçage sous-jacents et deux groupes de facteurs sont souvent pris en compte : les facteurs biophysiques et les facteurs socio-économiques [569, 1185]. Les facteurs biophysiques (climat, topographie, sol) contraignent ou au contraire facilitent l'utilisation des terres, tandis que les facteurs socio-économiques (taille et composition de la population, prix des terres, réseau d'infrastructures, etc.) reflètent les pressions humaines directes ou indirectes sur les terres au cours du temps [1185]. Ces deux groupes de facteurs de forçage peuvent être plus ou moins corrélés [1185], de sorte qu'il peut être difficile de clarifier les relations causales entre ces facteurs et les changements d'usage des terres. Selon le contexte géographique (plaine ou montagne), les facteurs biophysiques peuvent plus ou moins fortement guider les activités humaines (densité de l'habitat humain, infrastructures de transport, part de l'agriculture dans l'économie) et donc être un moteur important de l'utilisation des terres au regard des facteurs socio-économiques [1188].

Les facteurs fréquemment liés à la progression de la forêt ou à l'abandon des activités agricoles menant au rétablissement de la forêt sont la pente, la productivité ou la fertilité du sol, la distance des routes et la distance de la forêt préexistante. Des pentes plus abruptes et des sols improductifs ont tendance à maintenir le couvert forestier ou inversement à accélérer le retour de la forêt, et l'abandon des terres est plus probable loin des routes [1185, 1189-1191]. La progression forestière se produit le plus souvent à proximité de la forêt préexistante [569, 1192, 1193]. Parmi les études qui ont quantifié la variabilité des LULC ou des changements de LULC qui étaient expliqués par différents facteurs, ainsi que les effets purs et conjoints de chaque groupe de facteurs [1194, 1195], aucune n'inclut l'effet de la distance à une forêt déjà existante. Nous avons cherché à quantifier les effets additifs de trois types de facteurs (biophysiques, socioéconomiques et paysagers) pour démêler leurs parts pures et conjointes.

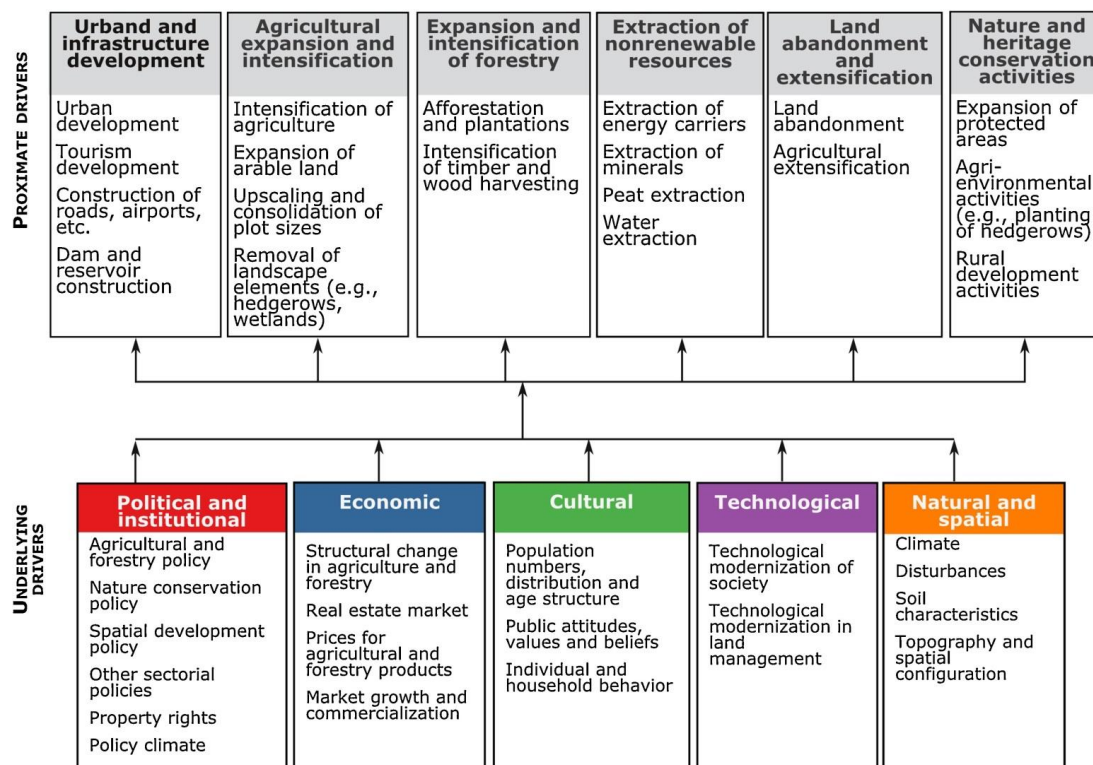


Figure 60. Cadre conceptuel des facteurs de forçage sous-jacents (*underlying drivers*) et des causes immédiates (*proximate drivers*) des changements du paysage. Tiré de Plieninger *et al.* [1187].

La zone d'étude pour ce travail est située en région méditerranéenne, caractérisée par de fortes contraintes biophysiques, limitant les ressources en eau (étés chauds et secs, substrat calcaire dur contenant beaucoup de gros cailloux) et induisant un système de production agricole adapté, composé notamment de vignes, oliveraies et lavandaies. Le paysage méditerranéen traditionnel se caractérise par des cultures en terrasses et du pâturage extensif, car les paysans étaient contraints à s'adapter aux terrains en pente. L'étude des paysages méditerranéens est donc particulièrement intéressante pour quantifier et démêler les effets respectifs des déterminants des usages du sol et de leurs changements. De plus, ces facteurs de changements et leurs poids respectifs peuvent différer de ceux rencontrés dans les paysages tempérés, du fait de conditions topographiques et d'une histoire socio-culturelle différente.

Comme les paysages actuels résultent de changements à très long terme ^[1196], l'accès à des données d'occupation du sol remontant à plus de quelques décennies est d'une importance cruciale ^[1195, 1197, 1198]. Partout en Europe, la disponibilité récente de cartes historiques précises remontant au début du 19^{ème} siècle permet aujourd'hui de reconstituer des paysages passés éloignés et de mieux comprendre les changements à long terme ^[561] (cf. § 3.3.3). Cependant, les facteurs de changement du couvert forestier ont rarement été évalués à grande échelle spatiale et temporelle, c'est-à-dire sur plus de 1000 km² et une période de plus de 100 ans (mais voir cependant ^[1189, 1195]). L'évaluation des changements d'usage du sol reposant sur au moins trois dates (soit au moins deux périodes successives) permet de quantifier plus finement les changements d'utilisation des terres et d'identifier les discontinuités temporelles des changements ^[1199]. Pourtant, les études des changements d'usage des sols portant sur une longue période de temps, avec une résolution temporelle élevée et sur une large étendue spatiale sont assez rares ^[528, 569].

La dynamique du couvert forestier ne peut être pleinement comprise qu'en combinant les transitions entre usages du sol (quel usage précède la forêt ?) et les facteurs de changement du couvert forestier (pourquoi cette transition a-t-elle eu lieu à cet endroit ?). Dans la thèse de J. Abadie ^[603], un premier volet ^[1123, 1200] a consisté à analyser les déterminants biophysiques et socio-économiques de la distribution des usages (forêt, pâture, culture) et de la reconquête forestière sur le territoire du Parc Naturel Régional du Luberon (départements 84 et 04), à partir de données cartographiques de 1860 (carte d'État-major), des photos aériennes de 1958 et de la couche d'occupation du sol de 2010 (Figure 61a). La vectorisation des usages passés sur la carte d'État-major avait été effectuée précédemment par le PNR du Luberon ^[1201], ce qui a permis de gagner du temps.

Nous avons tout d'abord caractérisé les transitions des usages du sol entre 1860 et 2010 en précisant la persistance et les changements des usages et en identifiant aux dépens de quels usages la reconquête forestière avait eu lieu (Figure 61b). Ensuite, nous avons identifié quels facteurs biophysiques et socio-économiques (Tableau 9) expliquaient la localisation de la forêt en 1860, 1958 et 2010 et comparé comment leur effet avait évolué entre 1860 et 2010. En complément, nous avons recherché quels facteurs parmi les facteurs biophysiques, socio-économiques et la distance aux forêts préexistantes expliquaient la localisation de la reconquête forestière et explicité leur mode d'action (Figure 62 et Figure 63), puis analysé comment ces effets avaient évolué entre 1860 et 2010 (Tableau 10).

Ces analyses ont montré notamment que les variables biophysiques ont joué un rôle important dans la localisation de la reconquête forestière et suggèrent clairement que les caractéristiques biophysiques des forêts actuelles varient selon leur continuité temporelle. Une troisième série d'analyses a donc visé à caractériser les différences biophysiques entre forêts de différentes continuités temporelles : forêts présentes depuis 1860, dites anciennes (FA) ; forêts apparues après 1860, dites récentes (FR) et forêts apparues après 1958, dites très récentes (FRR) (Figure 64).

4.2.1.2 Principaux résultats

4.2.1.2.1 Changements des usages du sol entre 1860 et 2010

En 1860, les trois usages les plus fréquents sont la culture, la forêt et la pâture, la culture étant dominante. En 2010, la forêt devient majoritaire et la pâture minoritaire. Entre 1860 et 2010, la forêt et la surface bâtie ont

augmenté de manière continue de +103% et de +664%, tandis que culture et pâture ont diminué de -31% et -72% (Figure 61b). En 1958, 56% de la forêt était issue de forêts existant en 1860, 27% de pâture et 16% de terres arables. En 2010, 74% de la forêt était issue de forêts existant en 1958, 12% de terres cultivées et 13% de pâture. A l'inverse, 79% des pâtures de 1860 et 28% des cultures de 1860 ont été reboisées en 2010.

4.2.1.2.2 Déterminants de la distribution spatiale de la forêt et de la reconquête forestière

De manière générale depuis 1860, la localisation de la forêt dépend principalement de la pente, du substrat et de la distance au bâti (Tableau 10) : la forêt est plus fréquemment située sur des pentes fortes, sur des substrats durs (Figure 62) et éloignée du bâti. De 1860 à 2010, les effets de la pente et de la distance au bâti augmentent alors que l'effet du type de substrat diminue. Les modèles expliquent de 46 à 50% de la déviance selon la date. Le ratio entre les parts propres des facteurs biophysiques et les parts propres des facteurs socio-économiques augmente fortement et passe de 0,9 en 1860 à 4,1 en 2010 (Tableau 10).

4.2.1.2.3 Reconquête forestière

La reconquête forestière a eu lieu plus fréquemment dans des pentes de 35 à 40%, loin du bâti et proche de la lisière des forêts préexistantes au cours des deux périodes (Tableau 10 et Figure 63). La reconquête forestière est aussi plus fréquente sur sols improductifs à fort taux d'éléments grossiers, mais seulement au cours de la première période. L'analyse détaillée des courbes indique que les pentes supérieures à 40% restent peu sujettes à reboisement jusqu'en 1958 mais que le phénomène est plus fréquent après 1958 (Figure 63). De la même manière, la courbe de réponse à l'effet distance au bâti est croissante sur la première période, ce qui indique que les secteurs les plus éloignés sont ceux qui se reboisent le plus, alors que la courbe de réponse montre un optimum net entre 400 et 900 m au cours de la période suivante, parce que la plupart des secteurs les plus éloignés sont déjà reboisés en 1958 (Figure 63). La pente et la distance au bâti expliquent mieux la reconquête forestière entre 1860 et 1958 qu'entre 1958 et 2010, alors que la proximité aux forêts préexistantes montre la tendance inverse.

Les deux modèles de reconquête forestière expliquent une part de déviance proche (38% et 33%). Pendant la première période, l'effet propre des facteurs biophysiques prédomine, alors qu'ensuite, l'effet propre de la distance aux forêts préexistantes devient plus fort. Une tendance remarquable est que tous les termes incluant les facteurs biophysiques et socio-économiques (parts propres et communes) ont diminué entre les deux périodes, alors que tous ceux incluant la distance aux forêts préexistantes ont augmenté (Tableau 10).

4.2.1.3 *Répartition des forêts actuelles selon leur continuité temporelle*

Les forêts anciennes sont plus fréquentes sur les pentes les plus fortes, sur substrat dur et sur des sols avec un plus fort taux d'éléments grossiers (Figure 62 et Figure 64). De plus, il apparaît un remarquable gradient de pente et de teneur en éléments grossiers selon la continuité de l'état boisé des forêts (Figure 64). Les forêts récentes sont plus fréquentes sur les substrats "autre" (de type marnes et argiles ou acides), alors que les forêts très récentes sont présentes sur tous les substrats, mais plus fréquentes sur substrat meuble (Figure 62).

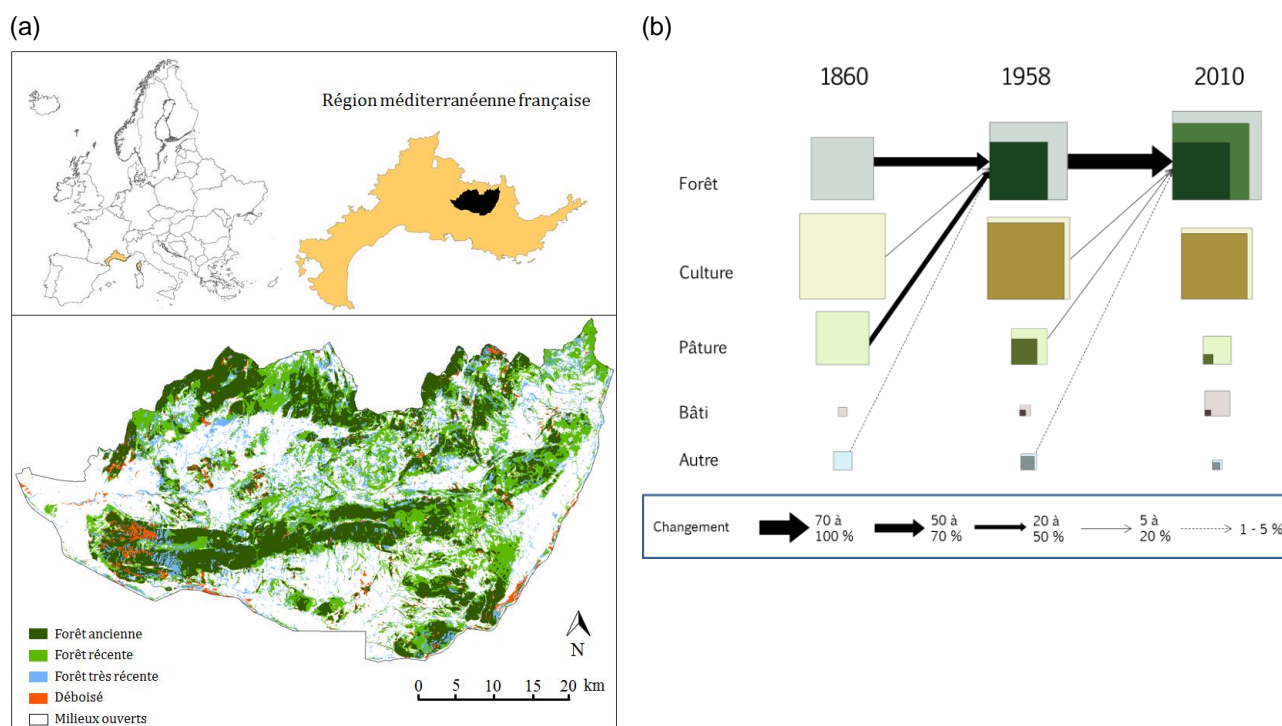


Figure 61. (a) Zone d'étude et évolution de la couverture forestière depuis 1860, selon les couvertures de 1860, 1958 et 2010. Forêt ancienne : présente depuis 1860 ; forêt récente : développée entre 1860 et 1958 ; forêt très récente : développée entre 1958 et 2010 ; déboisé : déboisé entre 1860 et 2010. (b) Transition des usages du sol entre 1860 et 2010. Chaque carré est proportionnel à la surface de chaque usage à une date donnée. La persistance est représentée par un carré plus sombre inclus dans le carré de la surface totale. Les flèches représentent le pourcentage de transition vers la forêt entre 1860 et 1958 (ou entre 1958 et 2010) par rapport à la surface totale de forêt en 1958 (ou 2010). Tiré d'Abadie *et al.* [1200].

Tableau 9. Facteurs biophysiques, socioéconomiques et distance aux forêts préexistantes : gamme de variation, unité, source et date de référence utilisée par rapport aux trois dates analysées (1860, 1958 et 2010). Tiré d'Abadie *et al.* [1200]

Facteur	Gamme et unité	Source	Date disponible
Biophysique			
Altitude	55 à 1210 m	Modèle numérique de terrain (MNT) 25 m	
Pente	0 à 98%	MNT 25 m	
TPI	-26.2 à 25.9 m	MNT 25 m ; calculé dans un rayon de 113 m (Jenness <i>et al.</i> 2013)	
Exposition	Indice d'exposition : -1 (Sud) à 1 (Nord)	MNT 25 m ; cosinus de l'exposition	
Type de substrat	3 catégories : 44% meuble (alluvions, colluvions, molasses), 38% dur (calcaires durs, conglomérats) et 18% autres substrats non productifs (acides, marnes, argiles)	Carte géologique 1:50000* ©BRGM	
RUE	0.08 à 0.13	ESDAC (http://esdac.jrc.ec.europa.eu/ ; (Panagos <i>et al.</i> 2012)); résolution 500 m	
SABLES	14.2 à 57.3%	IDEM	
EG	6.7 à 36.9%	IDEM	
D.RIV	0.8 à 7294 m	BD Carthage® 2013 (http://professionnels.ign.fr/bdcarthage)	
Socioéconomique			
DENS.POP	1861: 5 à 163.1; 1954: 1.7 à 323.4; 2012: 1.6 à 551.4 hab.km ⁻²	Archives (http://archives.vaucluse.fr ; http://www.archives04.fr) et INSEE (https://www.insee.fr)	1861, 1954, 2012
DENS.AGRI	1851: 4.2 à 58; 1968: 0 à 23.7; 1999: 0 à 11.6 hab.km ⁻²	IDEM	1851, 1968, 1999
D.BATI	1860: 0 à 2414; 1958: 0 à 2598; 2010: 0 à 2697 m	Cartes d'usage de 1860, 1958 et 2010 (bâti)	1860, 1958, 2010
D.ROUTE	1860: 1 à 7225; 1958: 0 à 2860; 2009: 0 à 2642 m	Cartes des routes principales de 1860 et 1958; BD Route® 2009	1860, 1958, 2009
D.CENTRE	41.2 à 10 300 m	Bourg	
DIFF.ALT	-294 à 789 m	MNT 25 m	
D.CANAL	0.1 à 19 060 m	BD Carthage® 2013	
D.FOR.PREEX	1958: 0 à 3174; 2010: 0 à 3209 m	Cartes d'usage des sols de 1860 et 1958 (forêt)	1860, 1958

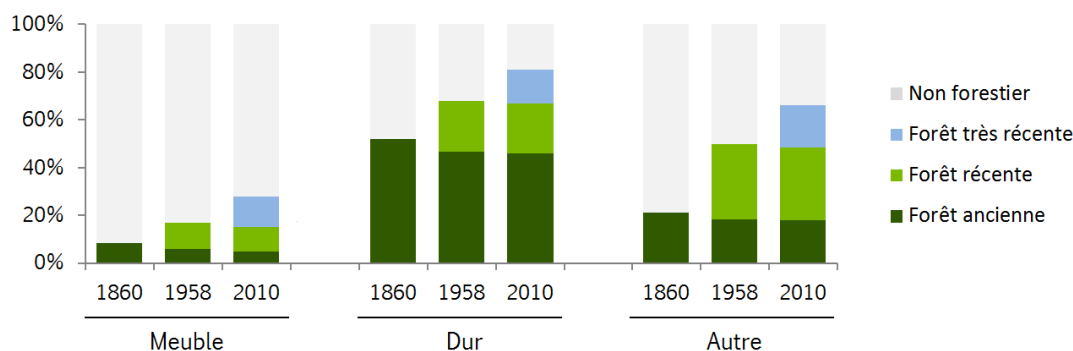


Figure 62. Proportion de forêt sur les différents types de substrat (meuble, dur et autre) en 1860, 1958 et 2010. Tiré d'Abadie *et al.* [1200].

Tableau 10. Modèles GAM (*generalised additive models*) finaux appliqués à l'occupation forêt aux trois dates (1916 points) et à la reconquête forestière entre 1860 et 1958 (1400 points) ou entre 1958 et 2010 (1115 points), avec partition de la déviance. Les valeurs présentées sont les valeurs du χ^2 des prédicteurs et la déviance expliquée (en %) pour chaque modèle utilisé pour la partition de déviance. Les variables exposition, RUE, DENS.POP, DENS.AGRI, et D.CANAL ont été analysées mais leur effet n'était pas significatif. Une relation positive entre type d'usage et variable explicative est indiquée par "+", une relation négative par "-" et une courbe en cloche par "opt". BIO = effet propre des facteurs biophysiques ; SOC = effet propre des facteurs socio-économiques ; SPA = effet propre du facteur spatial ; D.FOR = effet propre de la distance aux forêts préexistantes. Toutes les autres lignes correspondent aux effets communs des différentes combinaisons de ces groupes de facteurs (JE = effet joint). Tiré d'Abadie *et al.* [1200].

	FORÊT			RECONQUÊTE FORESTIÈRE	
	1860	1958	2010	1860-1958	1958-2010
Fréquence	0.27	0.42	0.55	0.25	0.24
Signification et sens des effets					
Facteurs biophysiques					
Altitude	-	-	20*** (+)	-	-
Pente	29*** (+)	81*** (+)	138*** (+)	97***	56***
TPI	-	35*** (-)	18** (-)	-	-
Type de substrat	26***	20***	17***	25***	-
EG	17*** (+)	19*** (+)	18*** (+)	6* (+)	-
SABLES	13* (opt)	-	-	-	-
D.RIV	-	-	32*** (-)	-	-
Facteurs socio-économiques					
D.ROUTE	9** (+)	-	-	-	-
D.BATI	60*** (+)	101*** (+)	99*** (+)	61***	24***
D.CENTRE	23*** (+)	7** (+)	-	-	-
DIFF.ALT	9* (+)	9* (+)	7* (+)	-	-
D.FOR.PREEX	-	-	-	32***	60***
Facteur spatial	180***	136***	17*	74***	14***
Partition de la déviance					
BIO	4.65	8.95	10.15	10.5	3.4
SOC	5.05	4.2	2.5	3.8	1.8
SPA	11.9	7.9	1.2	7	1.5
JE(BIO,SOC)	2.9	3.75	3.85	-0.1	-0.3
JE(BIO,SPA)	5.4	4.15	9	4.8	2.7
JE(SOC,SPA)	3.85	2.8	1.95	0.7	0.7
JE(BIO,SOC,SPA)	15.85	16.35	18.05	2.25	0
D.FOR	-	-	-	2.3	4.7
JE(BIO,D.FOR)	-	-	-	1.3	3.9
JE(SOC,D.FOR)	-	-	-	0.5	1.2
JE(D.FOR,SPA)	-	-	-	0.2	0.5
JE(BIO,SOC,D.FOR)	-	-	-	0.2	-0.1
JE(BIO,D.FOR,SPA)	-	-	-	5.05	11
JE(SOC,D.FOR,SPA)	-	-	-	-0.1	1.5
JE(BIO,SOC,D.FOR,SPA)	-	-	-	-0.6	0.6
Déviance totale expliquée	49.6	48.1	46.7	37.8	33.1

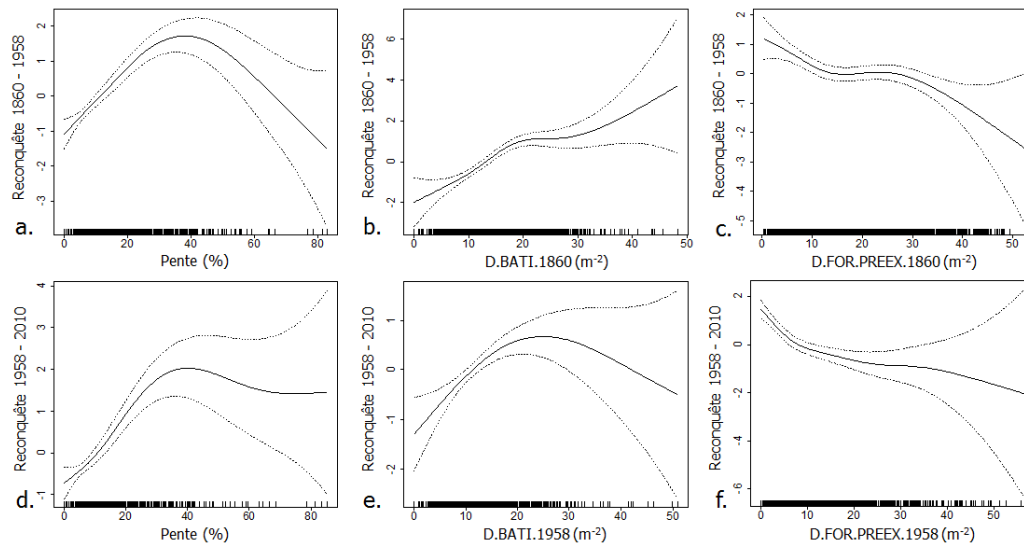


Figure 63. Courbes de réponse lissée du modèle de régression logistique (modèle GAM) de la reconquête forestière de 1860 à 1958 (a, b et c) et de 1958 à 2010 (d, e et f) en fonction de la pente (a et d), de la distance au bâti (b et e) et de la distance aux forêts préexistantes (c et f). Les valeurs prédites sont représentées par un trait plein et les intervalles de confiance en pointillés. Tiré d'Abadie *et al.* [1200].

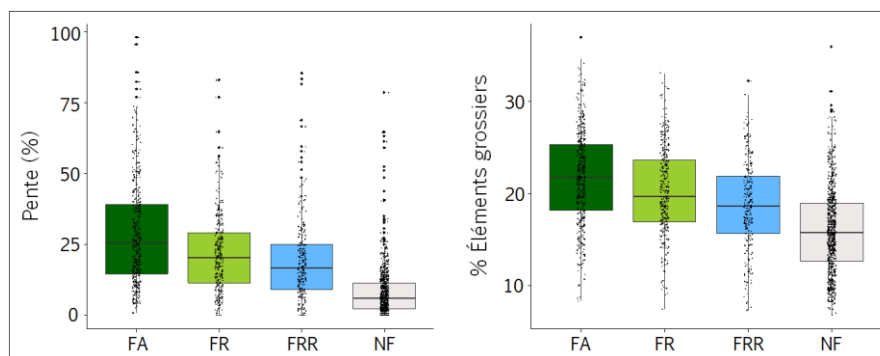


Figure 64. Pente et pourcentage en éléments grossiers dans les 20 premiers cm du sol pour des forêts de différentes continuités : FA = forêt ancienne, présente depuis 1860 ; FR = forêt récente, apparue après 1860 ; FRR = forêt très récente, apparue après 1958 ; et des espaces non forestiers (NF). Tiré d'Abadie *et al.* [1200].

4.2.1.4 Synthèse et discussion

Conformément à ce qui est connu mais généralement peu quantifié, nous avons observé que les forêts se sont maintenues sur les terres les moins productives (pente forte, substrats durs, loin du bâti) et que la reconquête forestière s'est faite sur des sols peu productifs, et à proximité des forêts préexistantes [528, 1189, 1195]. Les forêts récentes sont issues de l'abandon des espaces agricoles et pastoraux les moins productifs ; en particulier, l'abandon des pratiques traditionnelles a entraîné une réduction drastique des paysages typiques de la région méditerranéenne (restanques²⁶⁴, zones de pâturage extensif). Cinq résultats originaux ressortent de l'analyse des patrons et des processus de changements d'usage du sol :

- (1) les facteurs biophysiques et socio-économiques qui contrôlent les trois principales occupations du sol aux trois dates n'expliquent pas plus de 55% de la déviance totale, ouvrant le débat sur le fait que les défrichements ne se faisaient certes pas sans tenir compte de la productivité du sol, mais que des

²⁶⁴ Lorsque le besoin en terres agricoles nécessitait une exploitation des terrains en pente, l'épierrement du sol s'additionnait de travaux de terrassement pour obtenir des terrasses de culture, appelées *bancau* en provençal, ou *restanques* [603].

erreurs de diagnostics ou d'autres facteurs explicatifs – non pris en compte dans nos analyses – jouent un rôle important (cf. Tableau 10) ;

- (2) la part du territoire ayant connu au moins un changement d'usage au cours depuis 160 ans s'élève à 46%, ce qui est considérable, et en cohérence avec les chiffres annoncés à l'échelle mondiale [\[514, 1202-1204\]](#) (cf. § 2) ;
- (3) l'expansion de la forêt, supposée avoir démarré après 1860, est de moins en moins contrainte par les autres usages des terres, mais de plus en plus guidée par la proximité aux sources de graines forestières (Tableau 10) ;
- (4) pour la première fois en France, nous mettons en évidence que les forêts actuelles de différentes continuités se répartissent selon des gradients environnementaux, notamment pente et productivité des sols (Figure 64) ;
- (5) nous détectons le passage d'un modèle de paysage "agro-sylvo-pastoral" à l'œuvre jusqu'au début du 19^{ème} siècle vers un modèle "sylvo-agricole" après abandon des usages pastoraux, selon une dynamique semblable à celle des paysages de plaine ; comme ailleurs en Europe, nous voyons se dessiner les prémices d'un paysage où les surfaces artificialisées occupent une place certes encore mineure mais en très forte hausse (la surface artificialisée a été multipliée par 7,6 depuis 1860, cf. Figure 61b) et où l'étalement urbain gagne sans grande maîtrise sur les secteurs les plus propices aux activités agricoles.

4.2.2 Legs des usages passés sur le sol et la flore herbacée en forêt méditerranéenne

4.2.2.1 Contexte et objectifs

Les recherches en écologie historique forestière ont beaucoup concerné les milieux tempérés (Europe ou Amérique du Nord) [\[41, 497, 552\]](#) et peu les biomes méditerranéens [\[1205\]](#), même si le nombre de travaux a eu tendance à augmenter depuis quelques années [\[317, 1206-1210\]](#). Or, aborder les questions d'écologie historique dans ces écosystèmes peut être riche d'enseignement, car l'histoire des usages du sol et des pratiques de gestion de ces socio-écosystèmes diffère de celle des écosystèmes tempérés.

Une hypothèse en contexte méditerranéen est que les legs des usages passés sur les sols et la flore actuels sont de plus faible magnitude et ce, pour trois raisons : (a) des conditions d'habitat où le facteur alimentation hydrique est très limitant mais la disponibilité en cations basiques est favorable, du fait d'un substrat géologique (très) majoritairement calcaire ; (b) un socio-écosystème traditionnel d'agro-sylvo-pastoralisme où la frontière entre usage pastoral et forestier est assez floue (cf. les limites respectives du "*saltus*" et du "*silva*" dans la typologie héritée des romains "*ager-saltus-silva*" ²⁶⁵) et (c) une moindre fragmentation de la forêt, notamment dans certains territoires de l'arrière-pays méditerranéen.

En lien avec les spécificités des socio-écosystèmes méditerranéens, les recherches sur les différences de sol et de végétation de sous-bois liés aux usages passés ont peu étudié la nature de l'utilisation des terres avant la reconstitution des forêts. Pourtant, tous les usages précédant la forêt n'ont pas la même influence sur les écosystèmes forestiers actuels. Par exemple, plusieurs travaux ont souligné que les forêts développées sur d'anciens pâturages sont moins différentes des forêts anciennes que les forêts installées sur d'anciennes cultures [\[607, 636\]](#). En effet, les anciens sols arables sont transformés par le labour, l'homogénéisation de la micro-topographie et les apports de nutriments, tandis que les anciens sols pâturés sont plutôt modifiés par le

²⁶⁵ L'*ager* correspond aux zones cultivées à proprement parler : céréales, légumineuses ; ce sont des zones ouvertes, principalement labourées où la fertilité doit être importée car tout est exporté pour l'Homme. Le *saltus* correspond aux zones peu ou pas exploitées et comprend les prairies permanentes et tout un ensemble de zones semi-naturelles avec une dominance boisée : pré-vergers, ripisylves, haies, broussailles, zones humides ; c'est principalement le lieu du pacage, l'Homme laissant au bétail le soin d'entretenir le *saltus*. La *silva* correspond à la forêt sauvage ou exploitée.

piétinement des animaux ^[1189], et peuvent être appauvris par l'exportation de biomasse. En raison de l'intensité du travail du sol et de la fertilisation, il est probable que les effets hérités des anciennes cultures sur le sol et la végétation de sous-bois soient plus importants que les anciens pâturages ^[513, 626, 636]. Une hypothèse alternative est que la succession ligneuse et la mise en place d'un couvert arboré efface les différences liées aux usages passés et que la composition des communautés floristiques convergent après quelques dizaines d'années de succession ^[554].

En écologie historique, les anciennes cartes sont une source précieuse pour identifier les usages anciens ^[561, 1211]. Cependant, la comparaison entre l'utilisation passée et actuelle des terres peut être délicate, non seulement parce que la précision des cartes peut varier fortement entre les cartes anciennes et actuelles ^[1211, 1212], mais aussi parce que les définitions des usages et des types de couverture peuvent différer au fil du temps ^[1198, 1211]. En outre, un changement d'usage peut se produire entre deux cartes : une forêt peut être considérée comme ancienne parce qu'elle est enregistrée à la fois sur la carte historique et la carte actuelle, mais elle peut aussi avoir été déboisée puis reboisée entre ces deux dates.

Les objectifs de ce travail²⁶⁶ étaient doubles : (1) examiner l'effet de différents types d'usage passé sur les propriétés physico-chimiques du sol et la végétation de sous-bois en forêt méditerranéenne et (2) comparer la pertinence de deux sources différentes : les cartes anciennes et les vestiges observables sur le terrain. Plus précisément, nous avons posé les trois questions suivantes ^[571] :

- (1) Peut-on détecter l'effet à long terme des usages passés en forêt méditerranéenne sur le sol et la végétation du sous-bois ?
- (2) Les différents usages passés mentionnés sur la carte de 1860 (culture, pâture ou forêt) ou observés sur le terrain (terrasse, épierrement ou absence de traces) ont-ils des effets différents sur le sol et la végétation du sous-bois ?
- (3) Les legs des usages passés issus des cartes historiques ou les traces encore visibles sur le terrain sont-ils concordants : concernent-ils les mêmes caractéristiques, ont-ils la même ampleur et la même direction, et leurs effets sont-ils additifs ?

Nos hypothèses de travail étaient les suivantes : (a) le legs des usages passés sur les sols et la flore sont de même nature mais de plus faible magnitude que ceux observés en milieu tempéré ; (b) la nature des usages précédant la forêt (culture ou pâture) et le type de traces d'usage passé observée sur le terrain (terrasses, épierrement) ont des effets différents sur le sol et la flore ; (c) les effets des traces d'usage passé observés sur le terrain sont concordants avec ceux des usages issus des cartes historiques, mais les informations de terrain constituent un meilleur indicateur, du fait de la moindre précision des sources cartographiques.

4.2.2.2 Démarche

A partir des cartes historiques utilisées au paragraphe précédent (*cf.* § 4.2.1), 50 couples de placettes en forêt ancienne et en forêt récente répartis sur l'ensemble du PNR Luberon ont été sélectionnés et des données dendrométriques, floristiques, topographiques et pédologiques ont été collectées sur chaque placette en 2015.

Pour tester la fiabilité des sources historiques, nous avons confronté les éléments apportés par la carte d'État-major de 1860 avec les traces d'usages passés encore visibles sur le terrain (terrasses, clapiers²⁶⁷ ou témoin) dans les peuplements forestiers actuels. Les sites, tous forestiers aujourd'hui, ont été répartis entre des forêts, des cultures ou des pâtures d'après la carte d'État-major. Les cultures comprenaient les cultures annuelles, les prairies de fauche, les vignobles et les cultures arboricoles (production de fruits ou d'olives),

²⁶⁶ Il s'agit du second volet de la thèse de J. Abadie ^[603].

²⁶⁷ Dans cette région aux sols très caillouteux quand ils ne sont pas karstiques, il a fallu s'adapter à ces conditions pour tirer profit des terres. Là où le sol le permet, les pierres ont donc été enlevées du sol pour en augmenter la réserve en eau. Depuis le début de l'exploitation à aujourd'hui, la méthode la plus simple a été de rassembler les pierres en tas, appelés clapiers ou *clapas* en provençal (d'où tire son nom le plateau des Claparèdes sur le Luberon) ^[603].

souvent plantés avec des cultures annuelles. Les pâturages correspondaient aux prairies pâturées et aux garrigues méditerranéennes. Les traces d'usage passé ont été notées lors des relevés terrain : la modalité "épierrement" comprenaient de gros tas de pierres et des murs en pierre autour ou à côté immédiate du site et devrait correspondre à d'anciennes pâtures ; la modalité "terrasse", facilement repérable, correspondait très probablement à d'anciennes cultures d'oliviers, car nous avons trouvé des oliviers morts dans certaines parcelles²⁶⁸. La troisième modalité était l'absence de traces.

Logiquement, les deux types d'informations sur l'usage passé que nous souhaitions comparer ne sont pas indépendantes (Tableau 11) : les forêts de la carte de 1860 ne sont jamais situées sur des terrasses ; en revanche, les zones sans traces d'occupation sur le terrain sont plus souvent en forêt, mais ont été rencontrées en zone de culture ou en pâture selon la carte d'État-major.

4.2.2.3 Résultats

Nous avons montré que, par rapport aux forêts anciennes, les forêts récentes développées sur d'anciennes cultures ont des sols plus profonds et plus riches en nutriments et une richesse spécifique locale plus élevée, tandis que les forêts récentes développées sur d'anciennes pâtures ont des sols plus superficiels et plus pauvres en nutriments et une richesse spécifique similaire à celle des forêts anciennes (Tableau 12). La composition floristique varie selon les usages passés issus de la carte historique et les traces d'usage passé encore visibles sur le terrain (Figure 65). Pourtant, aucune plante n'est significativement associée à la forêt ancienne selon la carte ou à l'absence de traces d'occupation passée sur le terrain, ce qui constitue un résultat atypique par rapport aux milieux tempérés. Les traces d'usage passé observées sur le terrain constituent un meilleur indicateur des legs des usages anciens sur le sol et la flore que les usages du sol selon la carte d'État-major (Tableau 12). Enfin, les effets des deux sources historiques ne sont pas additifs, sauf dans le cas de la composition spécifique (Tableau 12).

Tableau 11. Répartition du type d'usage passé des placettes selon la carte historique de 1860 et selon les traces visibles sur le terrain.

		Traces d'usage passé selon la carte d'État-major de 1860			Total
		Forêt	Pâture	Culture	
Traces d'usage passé sur le terrain	Pas de traces	37	21	7	65
	Épierrement	13	4	3	20
	Terrasse	0	2	13	15
	Total	50	27	23	100

²⁶⁸ De plus, l'olivier était traditionnellement le principal arbre cultivé en terrasse dans la région méditerranéenne française, mais il était probablement très souvent planté avec des cultures annuelles.

Tableau 12. Variation des propriétés physico-chimiques du sol, des indices de diversité végétale (moyenne et écart-type) et de la composition des espèces végétales selon les types d'usage passé de la carte d'État-major, selon les traces d'usage passé observées in situ et selon l'effet additif des deux variables historiques (P(F1) et P(F2)). Les valeurs de probabilité ont été obtenues à partir d'un modèle linéaire à effets mixtes (avec le couple de placettes en effet aléatoire), sauf pour l'effet de l'essence dominante (obtenue à partir de test de Khi²) et pour la RDA. Les valeurs significatives sont en gras. Tiré d'Abadie *et al.* [571].

	(F1) Usages passés selon la carte d'État-major				(F2) Usages passés observés <i>in situ</i>				Effet additif	
	Forêt	Pâture	Culture	<i>P</i>	Absence	Epierrément	Terrasse	<i>P</i>	<i>P(F1)</i>	<i>P(F2)</i>
Nombre de relevés	50	27	23	-	65	20	15	-	-	-
Pente (%)	12.7 ± 6.9	12.5 ± 6.9	10.3 ± 5.1	0.02 *	14.0 ± 6.4	6.3 ± 4.3	11.6 ± 5.0	0.001 **	0.09 ns	0.006 **
Couvert de la canopée (%)	41.9 ± 19.5	42.8 ± 17.4	43.5 ± 19.7	0.8 ns	38.6 ± 20.1	53.0 ± 11.7	45.3 ± 15.5	0.008 **	0.8 ns	0.009 **
Essence dominante	-	-	-	-	P. hal & Q. ilex	Q. ilex & Q. pub	Q. pub	0.003 **	-	-
C organique (g.kg ⁻¹)	44.5 ± 23.2	45.1 ± 25.8	38.8 ± 24.9	0.1 ns	44.6 ± 23.1	50.3 ± 31.3	28.7 ± 9.4	0.003 **	0.6 ns	0.02 *
C/N	17.6 ± 2.4	17.5 ± 2.2	17.5 ± 3.5	0.9 ns	18.2 ± 2.8	16.7 ± 1.7	15.9 ± 1.7	0.01 *	0.3 ns	0.003 **
pH	7.9 ± 0.4	7.8 ± 0.5	8.1 ± 0.2	0.01 *	7.9 ± 0.4	7.8 ± 0.3	8.2 ± 0.2	0.02 *	0.3 ns	0.3 ns
P acide (g.kg ⁻¹)	0.008 ± 0.02	0.006 ± 0.02	0.005 ± 0.008	0.6 ns	0.004 ± 0.01	0.02 ± 0.03	0.005 ± 0.007	0.1 ns	0.7 ns	0.1 ns
P basique (g.kg ⁻¹)	0.04 ± 0.04	0.04 ± 0.05	0.04 ± 0.06	0.7 ns	0.03 ± 0.03	0.07 ± 0.07	0.03 ± 0.06	0.8 ns	0.7 ns	0.8 ns
Calcaire actif (g.100g ⁻¹)	3.8 ± 5.4	3.6 ± 6.5	5.2 ± 4.3	0.2 ns	4.3 ± 6.1	1.9 ± 2.3	5.8 ± 4.9	0.2 ns	0.8 ns	0.7 ns
Sable(%)	31.0 ± 18.5	22.8 ± 14.9	35.4 ± 18.4	0.2 ns	28.2 ± 17.2	29.9 ± 20.6	36.5 ± 17.3	0.8 ns	0.2 ns	0.8 ns
Ten. en élé. grossiers (%)	42.0 ± 22.2	44.5 ± 26.6	36.7 ± 25.5	0.3 ns	43.5 ± 23.7	46.8 ± 25.8	25.6 ± 17.9	0.02 *	0.4 ns	0.03 *
Profondeur de sol (cm)	30.5 ± 16.7	28.6 ± 15.6	41.6 ± 22.9	0.001 **	31.2 ± 17.4	22.2 ± 5.1	52.0 ± 21.1	<0.0001 ***	0.3 ns	<0.0001 ***
Epaisseur d'humus (cm)	4.1 ± 2.0	4.1 ± 2.1	4.0 ± 1.4	1 ns	4.1 ± 2.1	3.9 ± 1.5	3.8 ± 1.6	0.8 ns	1 ns	0.8 ns
Richesse spécifique	39.4 ± 12.9	42.7 ± 12.9	44.6 ± 15.4	0.03 *	38.3 ± 12.6	45.5 ± 11.3	49.8 ± 15.8	0.007 **	0.5 ns	0.1 ns
Indice de Simpson	0.78 ± 0.1	0.81 ± 0.1	0.82 ± 0.1	0.2 ns	0.79 ± 0.1	0.82 ± 0.1	0.83 ± 0.1	0.4 ns	0.4 ns	0.8 ns
Indice d'équitabilité	0.65 ± 0.1	0.67 ± 0.1	0.68 ± 0.1	0.4 ns	0.65 ± 0.1	0.68 ± 0.1	0.68 ± 0.1	0.6 ns	0.6 ns	0.9 ns
RDA	-	-	-	0.04 *	-	-	-	<0.001 ***	0.018 *	<0.001 ***

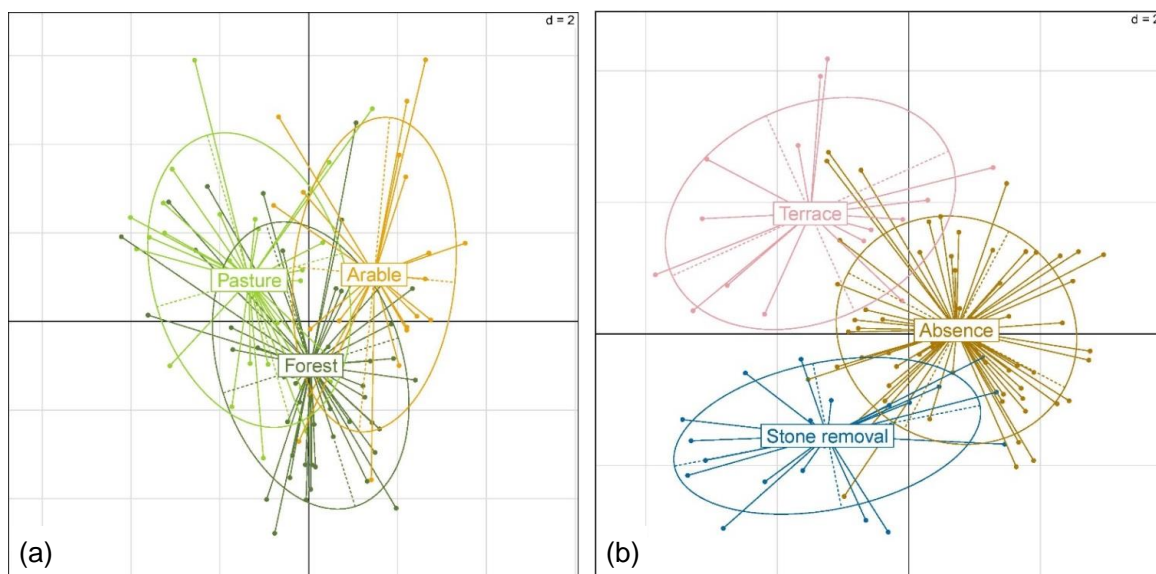


Figure 65. (a) Carte factorielle (1, 2) des relevés dans la RDA du tableau floristique en fonction du type d'usage passé du sol indiqué sur la carte d'État-major ; les relevés sont regroupés selon les types d'usage du sol (forêt, pâture ou culture). (b) Carte factorielle des relevés dans la RDA du même tableau floristique en fonction des traces d'usage passé observées sur le terrain : les relevés sont regroupés selon les traces d'usage passé : terrasse, épierrement ou absence de traces visibles. Tiré d'Abadie *et al.* [571].

4.2.2.1 Discussion

Ces résultats ne confirment qu'en partie nos différentes hypothèses. En se basant sur les données cartographiques, l'usage passé du sol est d'une magnitude plus faible qu'en milieu tempéré. Mais en se basant sur les données de terrain, l'usage ancien est beaucoup plus significatif. D'autres travaux sont donc nécessaires pour préciser l'ampleur des usages passés sur les sols et la flore de sous-bois en milieu méditerranéen.

L'impact varie selon le type d'usage précédant la forêt, à la fois en raison des pratiques passées mais aussi en raison de conditions stationnelles différentes préexistantes, avec notamment des sols plus profonds et plus riches en nutriments sur les terrasses et des sols moins profonds et plus pauvres en nutriments sur les zones épierrées.

Les usages passés observables sur le terrain ont des effets globalement cohérents avec ceux des usages cartographiques, mais les informations de terrain constituent un meilleur indicateur. Nous discutons plus en détail de ce dernier point.

4.2.2.1.1 Les sources historiques (terrain et cartes) ont des effets concordants qui ne s'additionnent pas

Nos résultats indiquent que les terrasses sur le terrain et les anciennes cultures sur la carte historique ont des effets cohérents : ces deux usages anciens montrent la même tendance pour la plupart des propriétés physico-chimiques du sol et pour la richesse floristique, et présentent la plus forte différence avec les deux autres catégories d'usage passé. Ce résultat n'est toutefois pas surprenant puisque la moitié des placettes sur anciennes cultures sont en terrasse. Cependant, l'effet de l'usage ancien observé sur le terrain est beaucoup plus important que celui issu des cartes, ce qui suggère que les anciennes cultures en terrasses ont les impacts les plus forts sur le sol et la végétation.

Nos résultats n'ont pas confirmé notre hypothèse initiale d'une utilisation agricole temporaire des zones d'épierrement : ces héritages écologiques sont différents de ceux détectés en terrasse mais proches de ceux observés sur les anciens pâturages. Il est intéressant de noter que les anciens pâturages et l'épierrement ont le même effet sur les sols et la richesse floristique : une plus forte teneur en éléments grossiers et en carbone organique, un pH plus faible, des sols moins profonds et une richesse spécifique intermédiaire.

Deux hypothèses peuvent être proposées pour expliquer ce résultat inattendu. Premièrement, nous ne pouvons pas exclure formellement que l'épierrement n'est pas lié à une ancienne utilisation pastorale, du moins dans certaines circonstances. Nous pouvons aussi supposer que les petits amas de pierres pourraient être liés à l'utilisation pastorale, tandis que les gros amas de pierres pourraient être liés à l'utilisation agricole. Néanmoins, nous n'avons pas trouvé d'archives ou de documents pour étayer cette hypothèse dans notre zone d'étude. Deuxièmement, nous pouvons supposer que ces tas de pierres ont en fait été utilisés pour stocker des pierres enlevées d'un champ arable adjacent, étant donné que la plupart de nos parcelles avec enlèvement de pierres sont adjacentes à une ancienne culture (neuf sur treize). Ces sites auraient pu être choisis pour stocker les pierres précisément en raison de conditions biophysiques moins favorables à l'agriculture. Dans ce cas, la fertilité du sol de la parcelle étudiée n'aurait certainement pas été modifiée par l'épierrement. Par conséquent, nos deux hypothèses pourraient expliquer la similitude écologique entre les parcelles avec des tas de pierres et les anciens pâturages : les parcelles avec des tas de pierres témoignent de conditions biophysiques difficiles, tandis que les anciens pâturages se trouvent pour la plupart sur les terres les moins productives. Par conséquent, une analyse plus approfondie de la taille, de la forme et de la configuration spatiale des amas de pierres et du paysage environnant est nécessaire pour élucider l'origine des amas de pierres et leur rôle agricole ou pastoral, et contribuerait à clarifier leur héritage écologique.

Étant donné la très longue histoire de l'agriculture en région méditerranéenne, n'importe quelle partie du territoire peut avoir été utilisée pour la culture pendant une période plus ou moins longue. Les zones sans traces visibles peuvent avoir été utilisées pour la culture, et l'absence de traces d'usage sur le terrain ne ferait que refléter la fertilité intrinsèque adéquate préexistante de la zone à des fins de culture, de sorte qu'aucune gestion ne serait nécessaire. Si les forêts comportant des vestiges d'épierrement étaient auparavant utilisées pour la culture, le gradient de fertilité "terrasse-absence-élimination des pierres" refléterait simplement le fait que même après épierrement, elles restent les zones les moins productives.

Enfin, nous n'avons détecté aucun effet additif des deux informations sur les usages passés, et la plupart des effets significatifs liés aux usages passés deviennent non significatifs après avoir contrôlé statistiquement l'influence des traces d'usage sur le terrain (sauf pour la composition spécifique). Ainsi, l'effet des usages passés d'après la carte pourrait être lié à l'effet des usages passés sur le terrain, car les deux facteurs historiques ne sont pas indépendants.

4.2.2.1.2 Peut-on utiliser la carte d'État-major en zone méditerranéenne ?

Notre étude a souligné l'importance de ne pas se fier uniquement aux cartes historiques. Dans certaines études, des observations sur le terrain sont effectuées pour confirmer l'exactitude de la carte historique ^[613], mais grâce à la disponibilité récente de cartes historiques à grande échelle ^[561], de plus en plus d'études sont réalisées sans enquête de terrain ^[601, 1207]. En effet, les cartes historiques ont des limites d'utilisation, en particulier dans le contexte méditerranéen.

Premièrement, contrairement à une vieille photo, une carte est une interprétation du paysage et il est évidemment impossible de vérifier à quoi ressemblait le paysage.

Deuxièmement, il existe des différences sémantiques entre l'interprétation des paysages passés et actuels. La carte actuelle du couvert forestier suit la définition actuelle de la FAO, c'est-à-dire une tache ayant au moins 10% de couvert boisé et une superficie minimale de 0,5 ha ^[1213]. Sur la carte d'État-major, cependant, le principal critère reconnu et utilisé pour classer une terre en forêt était son utilisation économique principale, et des limites floues existent la forêt et la pâture ^[1198]. En outre, les forêts méditerranéennes ont une physionomie très hétérogène, les forêts à faible couvert étant très fréquentes. Ainsi, une forêt ouverte²⁶⁹ aurait pu être classée comme pâturage en 1860 en raison d'une utilisation pastorale temporaire. Inversement, on ne peut exclure que certaines forêts de 1860 aient été cartographiées comme forêts mais utilisées comme pâtures. Ceci contribue sans doute à brouiller le signal laissé par des anciennes pâtures sur le sol et la végétation des forêts récentes.

²⁶⁹ 15-40% de couvert arboré selon la définition de l'IGN.

Troisièmement, comme la zone d'étude (et la région méditerranéenne en général) était caractérisée par un ancien système agro-sylvo-pastoral, les forêts ont pu être temporairement cultivées ("essartage") ou pâturées [1214, 1215]. Cependant, nous n'avons trouvé sur le terrain aucun vestige reflétant une ancienne utilisation pastorale. La carte d'État-major ou le cadastre restent donc les seuls outils sur lesquels nous appuyer pour documenter la pression pastorale passée à un endroit donné.

Enfin, une des limites de notre étude est l'absence de datation précise des traces d'usage passé sur le terrain. Les cultures en terrasses et l'épierrement se sont beaucoup développés au cours des 18 et 19^{ème} siècles [1216], au moment du pic de pression démographique [1123], mais dans certaines régions, ces pratiques traditionnelles pourraient avoir été maintenues jusqu'à récemment. Des terrasses encore bien visibles aujourd'hui peuvent indiquer une utilisation agricole après 1860. À l'inverse, des terrasses plus anciennes peuvent avoir été ratées parce que les vestiges ont été atténués avec le temps et l'érosion. Cependant, les terrasses que nous avons sélectionnées présentaient de façon générale des morphologies bien préservées.

4.2.2.2 Conclusions

Cette étude [571] est l'un des premières à mettre en évidence un effet à long terme des usages anciens sur les sols et la flore forestière en zone méditerranéenne, qui est globalement proche de celui observé en milieu tempéré. Les traces d'occupation passé observées sur le terrain ont des effets plus nets que ceux issus des cartes historiques, ce qui peut s'expliquer par deux raisons : soit la carte est moyennement précise et contient des erreurs, soit les traces d'usage du sol observées sur le terrain sont plus récentes que la carte. L'impact de l'usage précédant la forêt sur le sol et la composition spécifique des communautés dépend de la nature des anciens usages (anciennes terrasses, épierrement), principalement en raison de différences de fertilité des sols. Une partie de ces différences sont sans doute très anciennes et pourraient expliquer la localisation des usages passés (culture, pâture ou forêt) opérée avant la transition forestière (cf. § 4.2.4). Les anciens usages pastoraux n'ont pu être validés par aucun vestige sur le terrain et cette information n'est disponible que sur la carte d'État-major. Etant donné les avantages et inconvénients propres à chaque source historique, ce travail souligne que l'écologie historique a tout intérêt à reposer sur l'usage combiné de cartes historiques et d'enquête de terrain, en particulier dans les paysages méditerranéens.

4.2.3 Interaction entre continuité forestière et intensité de gestion sur les sols et la biodiversité floristique

4.2.3.1 Contexte et objectifs

Deux changements majeurs sont intervenus dans les paysages forestiers européens au cours des deux derniers siècles. D'une part, le couvert forestier a globalement augmenté dans de nombreux pays européens depuis la révolution industrielle en raison de l'exode rural et de la mise en jachère de terres agricoles (cf. § 3.3.3). En France et dans plusieurs autres pays européens, de nombreuses anciennes terres agricoles ont été plantées en utilisant des pins et épicéas [1217]. D'autre part, des surfaces parfois conséquentes de peuplements feuillus ont été converties en résineux en Europe occidentale et centrale depuis le début du 20^{ème} siècle, dans le but de développer une sylviculture industrielle plus rentable [1218]. Même si cela n'est pas une règle générale, de nombreuses plantations font l'objet d'une gestion intensive basée sur l'utilisation d'essences exotiques ou issus de l'amélioration génétique et sur des opérations sylvicoles lourdes (préparation du site : labour, hersage, utilisation d'engrais et d'herbicides ; éclaircies et récolte par coupe à blanc, souvent avec de courtes rotations : <30 ans entre la plantation et la récolte, voire 5-10 ans pour les peupliers et certaines espèces tropicales).

L'adoption de ce système de sylviculture est très critiquée par les associations environnementales et est souvent mal perçue par le public car considéré comme néfaste pour la biodiversité. Connaître dans quelle mesure les plantations contribuent à maintenir la biodiversité ou au contraire à la dégrader est donc un sujet de recherche important [1219-1222]. Certains auteurs considèrent que les plantations peuvent accélérer la régénération des espèces de sous-bois et ainsi contribuer à la conservation de la biodiversité [1223], tandis que

d'autres ont montré l'absence d'effet ou une diminution du nombre ou de la diversité des espèces forestières [1224, 1225]. En fait, la valeur des plantations pour la biodiversité dépend de plusieurs facteurs qu'il n'est pas toujours facile de démêler : (1) l'identité des essences présentes, (2) le couvert du sol précédent, (3) la distance à des sources d'espèces locales, (4) le type de sylviculture appliquée à la plantation et (5) les conditions stationnelles.

Le mode d'usage passé du sol a des effets à long terme sur les propriétés physico-chimiques et la composition des communautés floristiques (cf. § 3.3.4). Ainsi, en plus des caractéristiques paysagères, le recrutement des plantes forestières anciennes dans les forêts récentes est déterminé par la concurrence interspécifique, les caractéristiques du sol et le niveau de lumière au sol.

Les relations entre les strates arborée et herbacée ont souvent été étudiées sans tenir compte de l'utilisation passée des terres [114, 1226]. Plusieurs études sur le legs des usages passés du sol ont examiné l'influence de l'essence dominante ou du mode de régénération [1224, 1225, 1227-1230], mais elles présentent plusieurs limites : (1) elles n'ont pas inclus les forêts anciennes comme témoin dans leur analyse ; (2) elles ont exploré un court gradient d'âge depuis le boisement (<40 ans) et (3) elles ont rarement comparé les feuillus et les conifères. A l'époque de ces travaux, une seule étude avait examiné les deux gradients [1218] : elle constatait que les peuplements feuillus ne garantissaient pas une plus grande richesse des espèces spécialistes forestières et soulignait le rôle de l'usage passé du sol sur la colonisation des plantes forestières. Il est encore nécessaire d'explorer en détail les effets combinés de l'utilisation passée des terres et de l'essence dominante, en particulier la manière dont l'introduction de conifères peut influencer en forêt récente le rythme de reconstitution des communautés végétales typiques de forêt ancienne, en utilisant les forêts anciennes de conifères comme contrôle.

L'objectif de ce travail [553] était donc d'étudier dans quelle mesure les plantations de conifères modifient la composition spécifique et fonctionnelle des communautés végétales de sous-bois dans les forêts récentes et anciennes par rapport à des forêts feuillues similaires, en répondant aux trois questions suivantes :

- (1) Comment l'utilisation passée des terres et la plantation résineuse affectent les communautés végétales de sous-bois, et quel facteur a le plus d'influence ?
- (2) Quelles sont les différences de succession floristique dans des forêts récentes à base de conifères et de feuillues ?
- (3) Quels traits de vie des plantes (performances écologiques, besoins en ressources, persistance, régénération ou traits de dispersion) expliquent la réponse des plantes de sous-bois aux usages passés du sol et à la plantation de conifères ?

Notre hypothèse de travail était qu'une gestion forestière intensive perturbant le sol et la végétation du sous-bois est plus dommageable qu'une gestion forestière traditionnelle [1051]. Nous avons supposé que les communautés de sous-bois étaient proches en forêts récentes feuillues ou conifères, puis divergeaient avec le temps depuis le boisement, sous l'effet de plusieurs filtres écologiques : acidification des sols et accumulation de litière, plus prononcée dans les peuplements de conifères [368], développement du sous-étage, plus important et plus rapide dans les peuplements de feuillus régénérés par voie naturelle, degré d'ouverture de la canopée, plus ouvert dans les forêts de pins, et perturbations du sol, plus fréquentes dans les plantations [1051]. Nous avons fait l'hypothèse que les caractéristiques liées à la performance écologique, aux besoins en ressources, à la persistance, à la régénération et à la dispersion étaient liées à la continuité forestière [592], et que les caractéristiques liées à la performance écologique, aux besoins en ressources et à la régénération étaient plutôt dépendantes de l'essence dominante [114], mais qu'il était difficile de prévoir lequel des deux gradients avait au final le plus d'effet sur la composition fonctionnelle des communautés végétales. À la suite de Wulf et Heinken [1218], nous avons également émis l'hypothèse que la colonisation des espèces de cœur forestier (*sensu* [117]) était plus lente dans les forêts récentes résineuses que feuillues, en raison des limites de dispersion et de recrutement.

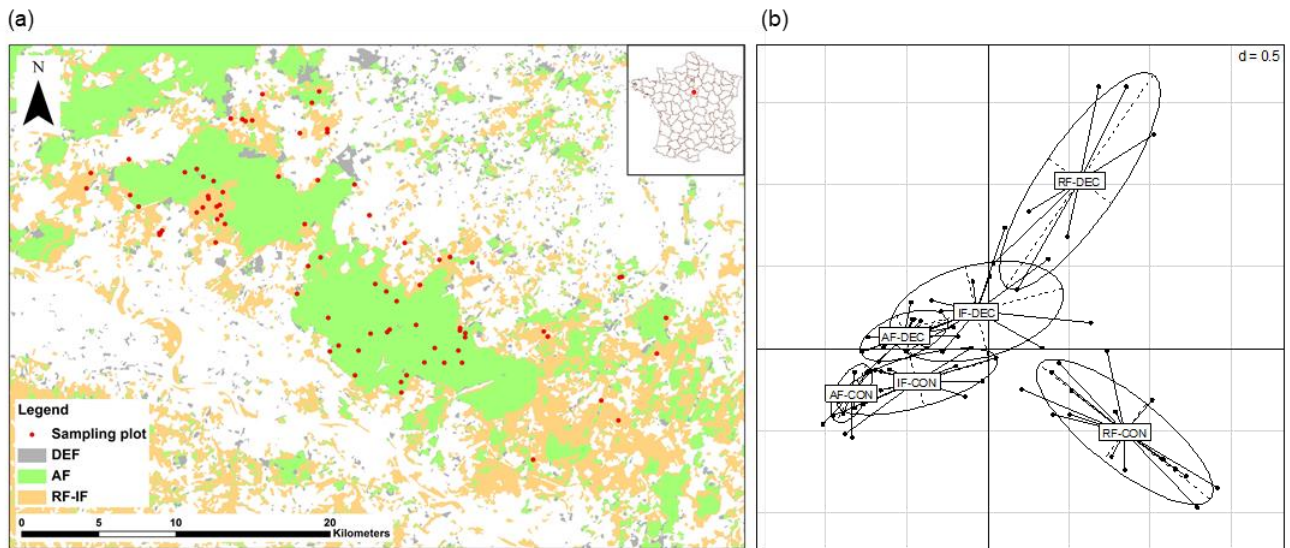


Figure 66. **(a)** Localisation des 80 placettes en forêt d'Orléans (Loiret, France) ; *AF* : forêt ancienne (présente en 1840 et en 2006) ; *RF / IF* : forêt récente ou forêt d'âge intermédiaire (absente en 1840 et présente après cette date) ; *DEF* : déforestation (forêt présente en 1840 et absente en 2006). **(b)** Carte factorielle (1, 2) de l'ACC appliquée au tableau floristique composé de 80 placettes et de 197 espèces en fonction de la continuité de la forêt et des espèces d'arbres. La valeur *d* donne la taille de la grille. Les placettes sont regroupées par type de peuplement : *AF* : forêt ancienne ; *IF* : forêt d'âge intermédiaire ; *RF* : forêt récente ; composition en essences : *DEC* : feuillu ; *CON* : conifère. Les ellipses comprennent 67% des points sous l'hypothèse que l'hétérogénéité est issue d'un échantillon aléatoire simple suivant une distribution normale bivariée. Tiré de Bergès et al. [553].

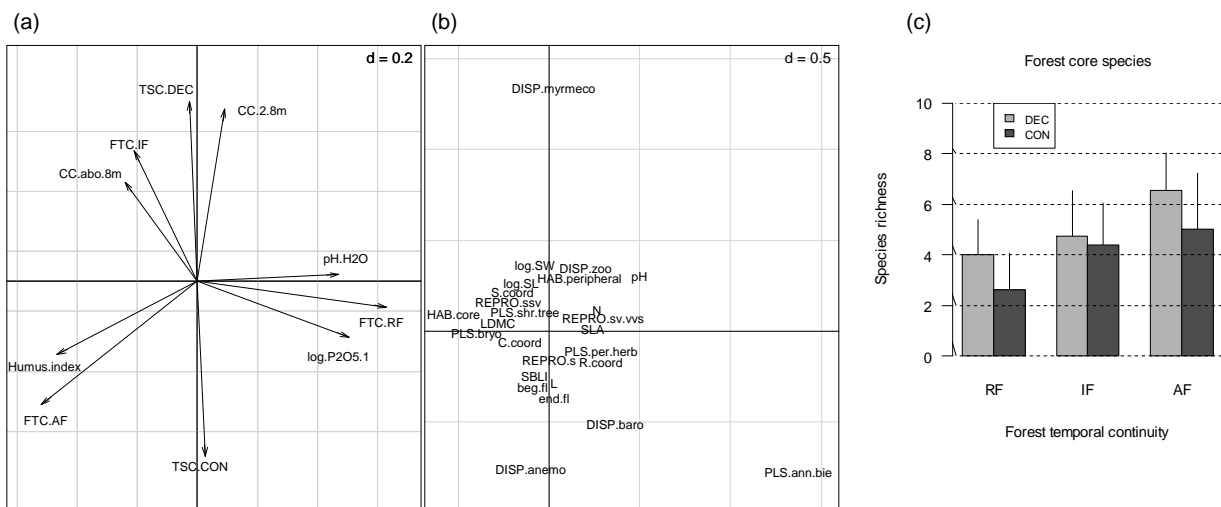


Figure 67. Ordination simultanée **(a)** de la continuité forestière, de la composition en essences et des variables environnementales et **(b)** des traits de vie des espèces dans le plan factoriel (1, 2) de l'analyse *RLQ*. La valeur *d* donne la taille de la grille. **(c)** Variation de la richesse spécifique moyenne (\pm écart-type) des plantes de cœur forestier (au sens de Pellissier *et al.* [117]) en fonction de la continuité de la forêt et du type d'essence (relevés de 100 m²). Codification des variables environnementales : *AF* : forêt ancienne ; *IF* : forêt d'âge intermédiaire ; *RF* : forêt récente ; *CON* : conifère ; *DEC* : feuillu ; *CC abo 8 m* : couvert forestier supérieur à 8 m ; *CC 2-8 m* : couvert forestier de 2 à 8 m. Voir la Table 2 de l'article [553] pour la codification des traits de vie des plantes. Résultats du modèle (c) : effet de la continuité forestière : $P < 0,0001$; effet du type d'essence : $P = 0,008$; interaction : $P = 0,39$; R^2 ajusté = 0,324. Tiré de Bergès et al. [553].

4.2.3.1 Démarche

Des relevés dendrométriques, floristiques et pédologiques ont été effectués sur 80 parcelles de 100 m² en forêt d'Orléans dans des plantations de *Pinus sylvestris* ou *P. nigra* et dans des régénérations naturelles de *Quercus petraea* et *Q. robur*, le long d'un gradient de continuité forestière (reconstitué à l'aide de cartes

historiques et de photos aériennes de 1840, 1949 et 2006, Figure 66a). Nous avons mis en relation 15 traits de vie des plantes²⁷⁰ avec l'utilisation passée des terres et l'essence dominante par une *RLQ* couplée à une analyse du quatrième coin [\[108\]](#).

4.2.3.2 Résultats

L'ancienneté forestière et le type d'essence ont des effets combinés sur les propriétés chimiques de la couche supérieure du sol et sur la composition spécifique et fonctionnelle des plantes (Figure 66b et Figure 67). Les forêts récentes, même 150 ans après le reboisement, sont différentes des forêts anciennes en termes de propriétés du sol (couche d'humus plus fine, teneur en phosphore plus élevée, pH plus élevé et rapport C/N plus faible) et de traits de vie. Les forêts anciennes abritent plus d'espèces de cœur forestier, d'espèces tolérantes au stress, d'espèces compétitives et de bryophytes, mais moins de rudérales, d'annuelles/biannuelles, d'arbustes et d'arbres et d'espèces exigeantes en nutriments, et ont un *SLA*²⁷⁰ plus faible et un *LDMC*²⁷⁰ plus élevé. Les plantations de conifères ont un humus plus épais, un pH plus faible et un rapport C/N plus élevé que les forêts de feuillus, et abritent plus d'espèces héliophiles mais moins d'espèces de cœur forestier.

L'effet de l'utilisation passée des terres est plus important que l'effet du type d'essence. Cette hiérarchie entre les deux effets est intéressante, mais doit être confirmée dans d'autres contextes écologiques et pour d'autres types d'essence dominante. La succession floristique est différente dans les plantations de pins et les chênaies issues de régénération naturelle (Figure 66b), sous l'influence de plusieurs facteurs écologiques : les perturbations du sol et l'élimination de la végétation du sous-bois au moment de la régénération, le type d'essence et le mode de gestion du peuplement lors des stades de futaie suivants, au cours desquels l'acidification du sol, l'accumulation de litière, le couvert forestier, la dispersion et le recrutement des plantes jouent un rôle majeur [\[553\]](#). Dans notre étude, la plantation de conifères a abouti à une composition spécifique et fonctionnelle distincte et durable (Figure 66b et Figure 67). Nous avons montré en particulier que les chênaies hébergeaient un nombre un peu plus élevé de plantes de cœur forestier *sensu* [\[117\]](#) que des plantations de pins sylvestres (Figure 67c), ce qui suggère que la migration ou le recrutement de plantes forestières spécialistes est moins bon ou retardé dans ces plantations de pins.

Cependant, nos résultats sont moins tranchés que ceux obtenus dans le cas des peupleraies en forêts anciennes en Champagne qui hébergent beaucoup moins d'espèces de forêts anciennes que des forêts anciennes non converties en peupleraie [\[1232\]](#). Il est donc possible que les modalités de gestion explorées dans le contexte de la forêt d'Orléans ne soient pas assez intensives ou soient très hétérogènes, ou qu'un renseignement plus précis des actes de gestion opérés dans les parcelles sélectionnées soit nécessaire pour mieux comprendre les différences observées.

4.2.3.3 Conclusions

A l'instar d'autres travaux [\[1230\]](#), cette étude souligne la lenteur du processus de reconstitution des forêts récentes vers les communautés floristiques de forêts anciennes, mais le signal est assez faible. Dans les forêts anciennes décidues, nous conseillons d'appliquer la régénération naturelle et de privilégier si possible les essences autochtones décidues pour maintenir ou restaurer les communautés forestières typiques de forêts anciennes de plaine. Ces résultats devront néanmoins être confirmés par d'autres travaux de recherche dans d'autres contextes.

²⁷⁰ Préférence par rapport à la distance à la lisière (espèces de cœur forestier ou de lisière), stratégie de Grime (CSR), valeur indicatrice pour le pH du sol, pour l'azote et pour la lumière, *SLA*, *LDMC*, durée de vie, type de reproduction (sexuée ou végétative), début et fin de la floraison, mode de dispersion, poids et longueur des graines et longévité de la banque de graines du sol [\[553\]](#). *SLA* : *specific leaf area* ou surface foliaire spécifique, rapport de la surface au poids sec de la feuille [\[1231\]](#). *LDMC* : *leaf dry matter content* ou taux de matière sèche de la feuille, rapport entre la masse sèche et la masse fraîche de la feuille [\[1231\]](#).

4.2.4 Ecueils méthodologiques dans l'analyse des legs historiques

Enquêter sur les legs historiques cache des écueils méthodologiques qui n'ont pas été assez soulignés dans les travaux d'écologie historique ^[541]. Un problème majeur consiste à déterminer dans quelle mesure les différences de sol et de végétation observées entre des forêts de différentes continuités sont antérieures à l'utilisation des terres ou en découlent ^[43, 572, 1233, 1234].

Une solution consiste à étudier des sites très homogènes du point de vue stationnel mais dont l'histoire varie, pour vérifier si les patrons de végétation sont contrôlés uniquement par l'utilisation passée des terres ^[1233, 1235], mais il est quasiment impossible de contrôler finement les variations des facteurs environnementaux avant l'utilisation des terres, car les conditions passées restent inconnues. En effet, les cas les plus fréquents relèvent de l'hypothèse "des terres sans valeur" ^[1121] : cette hypothèse stipule que les forêts les moins accessibles (forte pente, haute altitude, éloignées des villages) et les sites situés sur des sols moins productifs (sols peu profonds, pauvres en éléments nutritifs et soumis à des contraintes d'engorgement - hydromorphie), en raison de leur utilité économique minimale, ont eu tendance à être préservés du défrichement pour l'agriculture, et après le déclin de l'agriculture traditionnelle, les plus susceptibles d'être reboisés en premier ^[528, 552, 1122, 1123, 1195] (cf. § 4.2.1).

Cependant, les modèles statistiques de changement d'utilisation des sols qui incluent un grand nombre de facteurs biophysiques et socio-économiques ne sont pas capables d'expliquer plus de 50 à 60% de ces changements d'usage des terres à long terme ^[1123, 1236] (cf. § 4.2.1). Sous réserve d'avoir recherché tous les facteurs explicatifs, cela signifie *in fine* que les changements d'usage des sols ne sont pas des processus purement déterministes mais recèlent également une part stochastique non négligeable.

Ainsi, sauf dans de rares conditions d'environnement très homogène, séparer proprement les différences abiotiques préexistantes avant le déboisement (parfois très ancien), des changements induits par les usages agricoles qui ont précédé le reboisement reste une tâche assez ardue. Dans le cas du pH du sol par exemple, dans la mesure où les déboisements anciens pour l'agriculture ont été réalisés plus souvent sur les terres les plus riches chimiquement, et où les amendements liés aux pratiques agricoles ont eu pour effet d'accroître le pH, la succession des deux phases (déboisement puis reboisement) produit les mêmes effets et accentue les différences actuelles entre forêt ancienne et récente (Figure 68). Ainsi, sans précaution au moment de la phase de l'échantillonnage, nous risquons de sélectionner des parcelles de forêt récente qui avaient à l'origine un pH plus élevé, pour conclure ensuite abusivement à la présence de legs historiques en forêt récente, alors que cette différence est liée à des différences stationnelles préexistantes.

Une précaution pour réduire les biais consiste à échantillonner des grappes adjacentes de placettes ayant des historiques d'utilisation des terres différents, tout en s'assurant que les autres sources de variabilité environnementale sont comparables : substrat rocheux, topographie et climat local, essence dominante, comme dans Abadie *et al.* ^[571]. Une deuxième précaution consiste à mesurer des caractéristiques pédologiques qui sont des marqueurs confirmés des usages agricoles (teneur en phosphore ou $\delta^{15}\text{N}$) ou à contrôler *a posteriori* que les différences pédologiques dans les horizons inférieurs du sol ne sont pas significatives. Nous avons pris cette précaution dans Bergès *et al.* ^[553] en collectant des paramètres physico-chimiques du sol dans l'horizon de 15-20 cm pour contrôler l'homogénéité entre placettes, car la littérature indique que l'effet essence est présent dans les horizons superficiels (0 à 15 cm), mais diminue fortement avec la profondeur du sol, avec des différences non significatives se produisant dès 15-20 cm ^[1237, 1238-1243].

Néanmoins, contrôler la composition en essences des placettes peut être assez discutable et induire un autre problème, car succession forestière et composition en essences ne sont pas indépendantes ^[43, 1244]. Mais laisser la composition en essences varier sans aucun contrôle entre placettes ayant des historiques d'utilisation des sols différents peut conduire, si on ne prend pas garde à croiser continuité forestière et essence dominante dans le plan d'échantillonnage, à ne pouvoir lors de l'analyse statistique à quel facteur (essence dominante ou utilisation antérieure des terres) attribuer les différences édaphiques et floristiques ^[553].

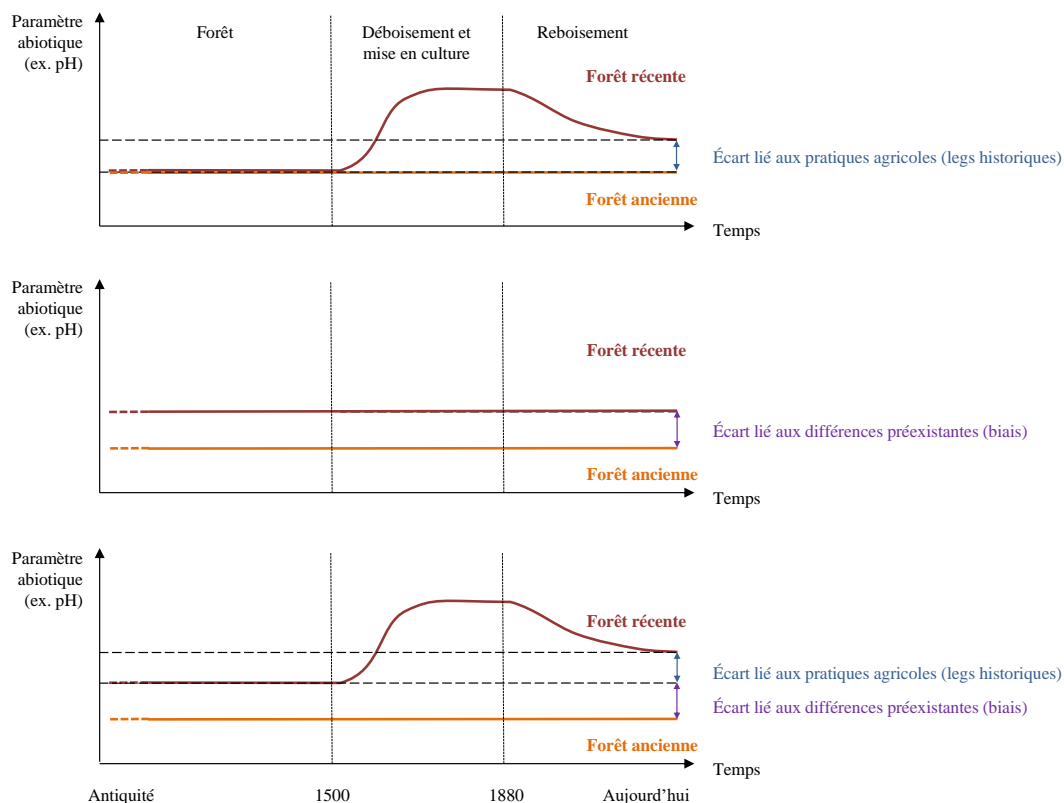


Figure 68. Illustration de la difficulté méthodologique des études en écologie historique pour pouvoir affecter les différences observées aujourd'hui à des legs historiques ou à des différences écologiques préexistantes. La figure montre les trajectoires temporelles d'un paramètre abiotique (ex. le pH de l'horizon organo-minéral) au cours du temps pour deux forêts ayant connu un historique des usages différent. Le premier cas illustre l'absence de biais où les deux types de forêt étaient similaires avant la phase de déboisement, et où l'on peut attribuer en confiance les écarts actuels de pH aux legs des anciens usages agricoles. Les deux autres cas illustrent la présence de biais avec des forêts qui présentaient des différences avant le déboisement : le second cas correspond à des écarts actuels entre forêt ancienne et récente qui sont liées entièrement aux différences préexistantes entre forêt ancienne et récente (en supposant donc que les usages agricoles n'ont pas eu d'effet, ou que ces effets sont résorbés) et le troisième cas correspond à la combinaison des deux effets, pour partie liés aux anciens usages agricoles et pour partie aux différences préexistantes. Dans ces deux derniers cas, les legs sont surestimés.

4.2.5 Conclusions et perspectives

Les principales avancées et conclusions tirées de mes travaux d'écologie historique peuvent être structurées en cinq points.

1- Nous avons une meilleure connaissance des dynamiques paysagères depuis 150 ans et sur des zones assez étendues, alors que la plupart des travaux de *land use change* se limitent encore aujourd'hui à remonter sur une période de 50 à 80 ans [554, 1209, 1210], concernent des zones assez restreintes ou bien donnent une image plus générale des tendances à des échelles spatiales plus larges [1202, 1203, 1245]. Même si notre analyse concerne surtout la dynamique forestière, les facteurs de forçage sous-jacents aux dynamiques paysagères (par exemple le fait que les facteurs biophysiques et socio-économiques qui contrôlent les trois principales occupations du sol aux trois dates n'expliquent qu'un peu plus de la moitié de la déviance totale, ou que l'expansion de la forêt, supposée avoir démarré après 1860, est de moins en moins contrainte par les autres usages des terres, mais de plus en plus guidée par la proximité aux sources de graines forestières) pourraient – ou devraient – être utilisés pour alimenter et affiner des scénarios de changements futurs²⁷¹ ;

²⁷¹ Il s'agit d'un thème sur lequel nous n'avons pas l'intention de travailler directement, malgré tout son intérêt.

2- L'analyse fine de ces trajectoires met en lumière l'ampleur des changements opérés sur les territoires étudiés, avec près de la moitié des terres qui ont connu un changement d'usage au cours des 150 dernières années, alors même que l'artificialisation occupe une place mineure dans le territoire étudié. Ces tendances lourdes, en cohérence avec les chiffres annoncés à des échelles plus globales ^[514, 1204] montrent que les changements d'usage du sol sont un phénomène majeur ancien et que ces modifications du paysage pèsent depuis longtemps sur l'ensemble de la biodiversité, forçant les espèces à s'adapter en migrant pour trouver de nouveaux habitats. L'ampleur des changements passés relativisent l'importance accordée au plan politique et scientifique aux changements climatiques, qui prend la première place des préoccupations environnementales, mais en mettant en second plan les autres pressions listées sous le vocable des changements globaux. Bien entendu, sauvegarder la biodiversité au niveau mondial dépend de la réduction drastique des émissions de gaz à effet de serre, mais aussi de la maîtrise des autres pressions (changement d'usage des terres, surexploitation directe des ressources, pollutions, espèces exotiques envahissantes) ^[496] ;

3- L'effet à long terme des usages passés sur les sols et les communautés floristiques, observé depuis près de 30 ans en milieu tempéré s'applique aussi au milieu méditerranéen, en dépit d'un contexte historique très différent. L'importance du pâturage et du modèle agro-sylvo-pastoral est une particularité qui ressort des études menées sur le PNR Luberon et qui justifie l'intérêt de transposer les études d'écologie historique à la zone méditerranéenne. Les analyses montrent que le type d'usage précédant la forêt, selon qu'il s'agit d'une culture ou d'une pâture, laisse des traces variables sur les sols et la flore du sous-bois, malgré l'effacement induit par la succession forestière. Au-delà de ces résultats, il reste à mieux comprendre (1) comment se déroulent ces successions, (2) quels sont les impacts à long terme des usages sur la diversité fonctionnelle des communautés, (3) à quelle vitesse les espèces de forêts anciennes s'installent en fonction de l'origine agricole ou pastorale des forêts récentes. Ces perspectives sont développées dans le projet (cf. § 5.2.4).

4- L'analyse des effets croisés entre ancienneté de l'état boisé et intensité de la gestion forestière sur les sols et la composition spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques en forêt d'Orléans met en évidence des différences de succession floristique entre les plantations de pins et les chênaies issues de régénération naturelle. Nous avons identifié les différents facteurs écologiques qui contribuent à expliquer ces différences de succession : perturbations du sol et élimination de la végétation du sous-bois au moment de la régénération, type d'essence et mode de gestion du peuplement lors des phases suivantes. Au cours de la succession forestière, l'acidification du sol, l'accumulation de litière, le couvert forestier, la dispersion et le recrutement des plantes déterminent les changements de composition spécifique et fonctionnelle des communautés. Nos résultats indiquent que les plantations résineuses hébergent un nombre plus réduit d'espèces de cœur forestier, ce qui tend à montrer que la migration ou le recrutement de plantes forestières spécialistes est moins bon ou retardé dans ces plantations de pins. Malgré les avancées réalisées, d'autres recherches sont nécessaires pour mieux connaître comment les caractères d'ancienneté d'une forêt sont perturbés, voire effacés, par certaines actions sylvicoles et quel degré d'artificialisation une forêt ancienne peut supporter sans perdre son caractère d'ancienneté. Nous pensons que bien documenter le travail du sol et les dégâts sur la végétation présente au moment de la régénération pourrait permettre de clarifier cette question. Ces perspectives sont développées dans le projet (cf. § 5.2.3).

5- Quelles que soient les précautions apportées au moment de la recherche des sites échantillonnées et même s'il existe des marqueurs confirmés des usages agricoles, séparer les différences abiotiques préexistantes avant le déboisement des changements induits par les usages agricoles qui ont précédé le reboisement demeure une difficulté inhérente aux recherches en écologie historique. Des progrès restent à accomplir pour mieux évaluer et quantifier le rôle respectif des legs historiques et des différences abiotiques préexistantes.

4.3 *Ecologie du paysage*

Cette partie aborde les effets des gradients de pression anthropique sur la biodiversité non plus au niveau local mais au niveau du paysage, en changeant l'échelle spatiale de l'analyse. L'objectif général de ces travaux consiste à analyser comment la composition et la structure du paysage environnant déterminent la richesse, l'abondance et la composition spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques de sous-bois. En écho aux concepts et processus écologiques présentés au § 3.4, nos travaux ont porté sur plusieurs gradients paysagers, qui correspondent à des façons différentes et complémentaires d'aborder le paysage.

Dans la cadre de la thèse de C. Avon, nous nous sommes intéressés au paysage en considérant la nature et la structure des habitats forestiers au sein de la mosaïque paysagère intraforestière : nous avons analysé les effets de la composition et de la structure du paysage sur la composition spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques selon différentes typologies d'habitat (§ 4.3.1).

A l'occasion d'une collaboration dans le cadre de la thèse de M. Redon, nous avons abordé le paysage forestier par son hétérogénéité de composition et de structure et avons analysé l'effet de cette hétérogénéité paysagère sur la richesse spécifique des communautés floristiques de sous-bois, dans le but de tester l'hypothèse de l'hétérogénéité intermédiaire du paysage (§ 4.3.2).

Toujours dans le cadre de la thèse de C. Avon, nous avons caractérisé l'échelle d'influence du paysage sur la flore forestière à partir des mêmes données utilisées dans la partie 4.3.1 (§ 4.3.3).

Un autre angle d'approche du paysage est celui qui s'intéresse aux interfaces ou aux zones de lisières entre différents types d'habitat, notamment entre forêt et milieu ouvert ou entre forêt et routes. Trois travaux ont porté sur ces effets "lisière" et ces effets "route" sur la diversité des communautés floristiques forestières.

Un premier travail s'est intéressé à la portée des effets lisière sur la flore forestière en explorant des gradients de distance allant jusqu'à 1000 m, là où la littérature sur les effets lisière estime que l'effet lisière en forêt ne porte que sur quelques dizaines de mètres ou atteint tout au plus une centaine de mètres ; dans ce travail, nous avons fait l'hypothèse que l'effet lisière allait bien plus profondément au cœur des massifs forestiers actuels (§ 4.3.4).

En prolongement direct, et en adoptant une approche combinant écologie historique et écologie du paysage, un second travail a testé l'hypothèse que ces effets lisière à longue distance sur la flore du sous-bois sont expliqués en partie par le déplacement des lisières au cours du temps, en lien avec la reconquête forestière massive depuis le milieu du 19^{ème} siècle, et révèle à la fois une dette d'extinction et un crédit de colonisation des communautés floristiques dans les forêts récentes qui est fonction de la distance à la lisière forestière passée (§ 4.3.5).

Un dernier lot de recherches a concerné l'effet des routes forestières sur la biodiversité floristique, un élément paysager linéaire et réticulaire qui couvre une faible surface, mais qui contribue à la fragmentation des habitats forestiers. Les différents projets menés nous ont permis de tester la portée de l'effet route et d'évaluer dans quelle mesure la route constitue un habitat, un conduit ou un corridor pour les espèces forestières et les non forestières en forêt (§ 4.3.6).

Dans ces différents sujets de recherche, nous avons cherché comment les traits de vie des espèces répondaient aux gradients paysagers, avec l'hypothèse que ce sont les traits liés à la dispersion des espèces qui répondent le plus aux gradients paysagers (*cf.* § 3.4.2). Nous avons pris en compte dans la réponse des communautés floristiques les conditions d'habitat local (type de station forestière, climat local, type de peuplement) et cherché à évaluer le poids relatif des facteurs paysagers, en comparaison de celui des facteurs locaux.

Cette partie se termine par une synthèse des avancées réalisées et des perspectives de recherche (§ 4.3.7).

4.3.1 Rôle du paysage environnant actuel sur la flore forestière : prise en compte de la mosaïque paysagère intra-forestière actuelle

4.3.1.1 Contexte et objectifs

Dans un grand nombre de travaux sur la fragmentation forestière ^[839, 1246, 1247], la forêt est vue comme un habitat homogène au sein d'une matrice non forestière (agricole ou urbaine). Pourtant, la forêt est elle aussi une véritable mosaïque d'habitats évoluant en fonction des perturbations naturelles et anthropiques (cf. § 3.1.4) : cette mosaïque se compose de parcelles de tailles et de formes variées, qui se différencient selon leur composition en essences, le degré d'ouverture du peuplement, l'âge ou la structure verticale, et qui sont séparées par un réseau plus ou moins dense de routes et parfois ponctuées de clairières permanentes ^[1172, 1248].

La question de la conservation de la biodiversité en forêt ne peut donc pas se résumer à la seule surface totale ou la répartition spatiale des taches forestières au sein d'une matrice non forestière. Dans la mesure où l'on s'intéresse à des paysages plus ou moins anthropisés, il est donc important de tenir compte de la mosaïque paysagère intra-forestière ^[251, 1175, 1249-1251].

Les études portant sur le rôle de la quantité et de la répartition spatiale des types de peuplements ont souvent concerné les oiseaux ^[1252-1257], les chauves-souris ^[1258], les arthropodes ou les carabes ^[1096, 1255, 1256, 1259]. Concernant les plantes, l'approche de la mosaïque intra-forestière reste assez grossière ^[1260-1262].

De plus, l'étude des effets de la mosaïque paysagère implique de distinguer les effets de la composition, *i.e.* la quantité des habitats présents, et de leur configuration, *i.e.* leur structure spatiale dans le paysage ^[68, 852, 1263, 1264]. Plusieurs études ont montré que si la taille des habitats ou leur quantité dans le paysage déterminent la présence des espèces, la distance entre taches, la distance à la lisière de la tache, la longueur des interfaces ou encore le nombre de taches d'habitats peuvent jouer un rôle important ^[1248, 1261, 1265-1268].

Aborder les relations complexes entre les plantes et le paysage ne peut se faire en ignorant les filtres environnementaux à l'origine des patrons de distribution des plantes (climat, sol, lumière) ^[1269, 1270]. Pour autant, la part respective de ces facteurs dans l'explication de la variabilité de la végétation en forêt n'est pas toujours étudiée ou bien quantifiée ^[1246, 1262, 1271].

Dans la thèse de C. Avon ^[1249], nous avons abordé les effets de la composition et de la structure de la mosaïque paysagère environnante actuelle sur les communautés de plantes de sous-bois dans un contexte de forêts de plaine²⁷². Plus précisément, les objectifs du travail étaient les suivants :

- (1) analyser les effets de la composition et de la structure du paysage sur la composition spécifique des communautés floristiques selon différentes typologies paysagères ;
- (2) comparer l'importance des effets de la composition et la structure du paysage ;
- (3) évaluer l'importance des ouvertures du paysage environnant ;
- (4) analyser et comprendre la réponse des traits de vie aux différents gradients paysagers ;
- (5) évaluer les poids respectifs des facteurs locaux et des facteurs paysagers dans la réponse des communautés floristiques.

4.3.1.2 Démarche suivie

La zone d'étude couvrait 15 départements situés dans les anciennes régions Picardie, Ile-de-France, Centre, Haute et Basse Normandie²⁷³. Dans ces départements, 1932 placettes ont été sélectionnés parmi les données

²⁷² D'autres questions ont été abordés : l'échelle d'influence du paysage (cf. § 4.3.3) et l'effet des routes forestières (cf. § 4.3.6).

²⁷³ Aisne (02), Eure (27), Eure-et-Loir (28), Loiret (45), Oise (60), Orne (61), Seine-et-Marne (77), Somme (80) et l'ensemble des autres départements de l'Ile-de-France regroupés par l'IGN-Ifn sous la dénomination 75 (départements 75, 78 et 91 à 95).

écologiques de l'IGN-Ifn en contrôlant la distance à la lisière du massif²⁷⁴. Sur l'ensemble des 1932 relevés, 428 taxons ont été échantillonnés²⁷⁵.

Pour préciser l'influence de la mosaïque intraforestière, plusieurs typologies ont été utilisées et une série d'indices paysagers ont été calculés pour chaque typologie :

(a) une première typologie élaborée spécifiquement pour la thèse, basée sur une photo-interprétation des ortho-photographies aériennes (BD ORTHO® de l'IGN-Ifn²⁷⁶), où ont été distingués : les landes, les espaces ouverts avec ou sans façons culturales, les zones non végétalisées, les milieux aquatiques, les clairières, les coupes, les peuplements forestiers jeunes et les peuplements forestiers adultes (Figure 69a) ;

(b) quatre autres typologies basées sur les cartes forestières numériques de l'IGN-Ifn : composition en essences (feuillus, résineux, mixte), structure du peuplement forestier (futaie, taillis, taillis-sous-futaie), types forestiers nationaux (12 types, cf. Figure 69b) et types de propriété foncière (privé, domanial, autre forêt soumise au régime forestier).

Sur la typologie d'habitats issue de la photo-interprétation, ont été mesurés, dans la limite d'un rayon de recherche de 1000 m ou sur des buffers paysagers carrés allant jusqu'à 400 ha, les indices paysagers suivants : distance au plus proche habitat "ouvert végétalisé extra-forêt"²⁷⁷, proportion d'habitats ouverts extra-forestiers²⁷⁸, proportion d'habitats ouverts intra-forestiers²⁷⁹, proportion d'habitats ouverts²⁸⁰. De plus, d'autres indices ont été calculés pour les habitats "avec façons culturales", "peuplements jeunes", "peuplement adultes" et "coupes" : longueur de lisière entre deux types d'habitats²⁸¹, nombre de taches par type d'habitat, distance moyenne à la tache²⁸², surface moyenne des taches²⁸³ et surface pondérée par la distance²⁸⁴.

Sur les quatre autres typologies, des indices de composition et de structure paysagère ont été calculés pour quatre buffers paysagers (R=250, 500, 1000 et 1414 m) : surface totale du type d'habitat, périmètre total des taches et nombre de taches.

En plus des variables paysagères, l'environnement local de chaque placette a été caractérisé par une série de variables stationnelles (date du relevé, climat, topographie, sol, couverture de la canopée, caractéristiques dendrométriques du peuplement : structure, âge, composition en essences, type foncier), à partir des données collectées sur le terrain par l'IGN-Ifn ou à partir de géodonnées climatiques.

²⁷⁴ Seuls ont été retenus les points suffisamment éloignés des lisières (plus de 300 m), puisque l'objectif de la thèse est de mettre l'accent sur l'étude de l'impact des structures paysagères intra-forestières.

²⁷⁵ Dont 411 identifiés à l'espèce et 17 au genre.

²⁷⁶ En effet les cartes forestières numériques de l'IGN-Ifn ne faisaient pas état à ce moment-là des habitats ouverts dans le paysage et notamment des coupes en forêt ; le seul moyen d'analyser l'effet de la présence des habitats cultivés et des coupes était de les répertorier par le biais d'une nouvelle photo-interprétation.

²⁷⁷ Le minimum de la distance aux plus proches habitats avec ou sans façons culturales.

²⁷⁸ Somme des habitats avec et sans façons culturales.

²⁷⁹ Somme des habitats coupes et clairières.

²⁸⁰ Somme des deux indices précédents.

²⁸¹ Pour cet indice, ont été considérées en plus les interfaces avec les habitats "sans façons culturales" et "non végétalisé".

²⁸² Somme des distances à toutes les taches voisines d'un type d'habitat divisée par le nombre de taches.

²⁸³ Quantité d'habitat divisée par le nombre de taches.

²⁸⁴ Somme des rapports surface/distance à la tache pour toutes les taches d'un type d'habitat, avec la distance prise en compte de façon exponentielle selon le type d'habitat.

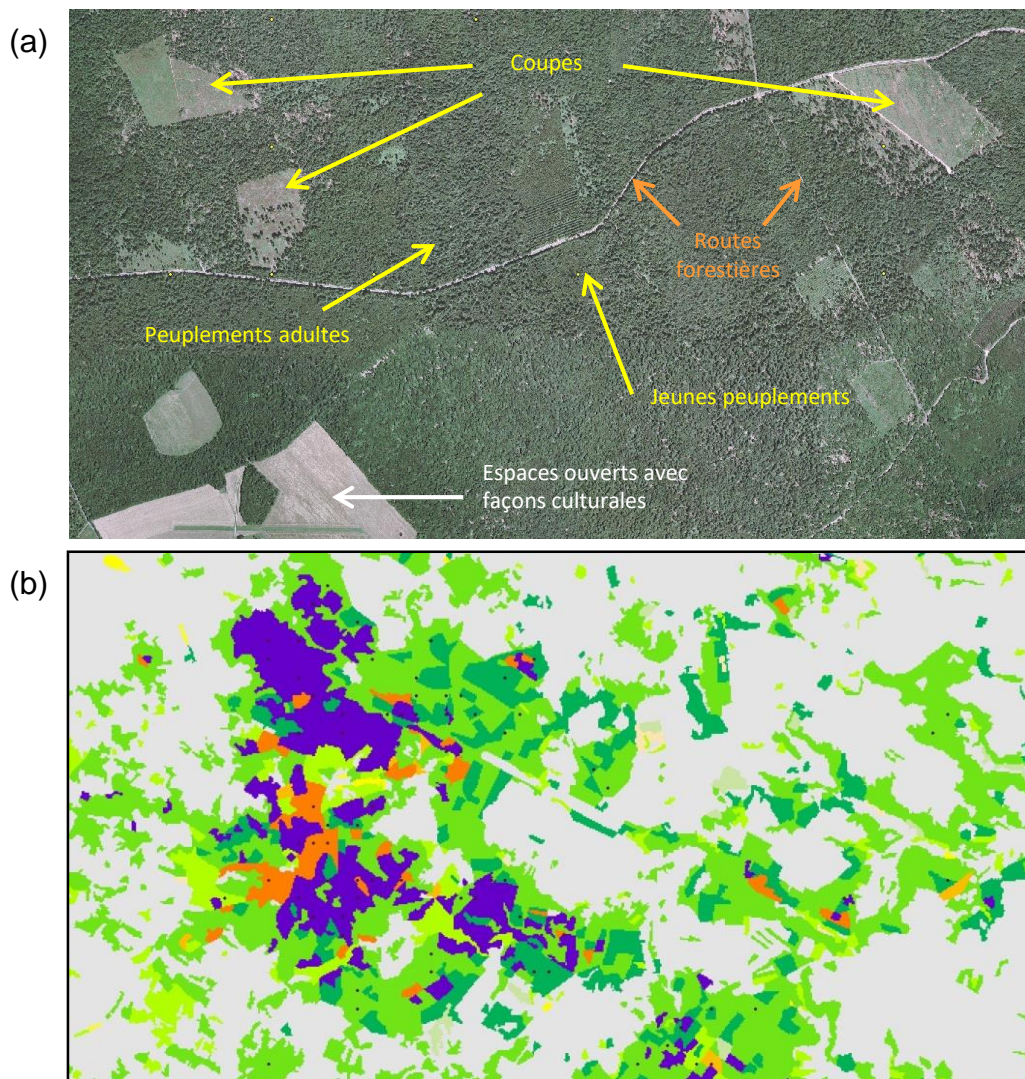


Figure 69. Illustration de deux des typologies paysagères utilisées pour caractériser la composition et la structure des paysages à dominante forestière. **(a)** Typologie basée sur la photo-interprétation de la BD ORTHO® de l'IGN-Ifn. Sont visibles sur l'image : les espaces ouverts avec façons culturales, les coupes, les peuplements jeunes, les peuplements adultes et les routes. À noter que le rôle des routes forestières n'est pas abordé ici et est traité spécifiquement au § 4.3.6. **(b)** Typologie basée sur les types forestiers nationaux de la BDForêt® de l'IGN-Ifn : futaie de conifères (violet) ; futaie de feuillus (vert foncé) ; futaie mixte (orange foncé) ; mélange de futaie de feuillus-taillis (vert prairie) ; taillis (vert citron) ; mélange de futaie de conifères-taillis (orange clair) ; peupleraie (jaune) ; forêt ouverte (vert grisé) ; lande (saumon) ; non forêt (gris). Tiré d'Avon [1249].

Les traits de vie des plantes ont été collectés dans deux bases de données²⁸⁵ : *Baseflor* [1049] et *Biolflor*²⁸⁶ [1126]. Les différents traits analysés étaient les suivants : (1) la forme biologique selon Raunkier et l'appartenance au groupe des graminoides²⁸⁷, (2) l'habitat préférentiel : espèce forestière, péri-forestière ou non forestière, (3) la présence de l'espèce dans des habitats de type "coupe forestière", (4) l'appartenance au groupe des espèces de forêt ancienne (*AFS*) selon Hermy *et al.* [509], (5) la préférence écologique selon un gradient d'urbanité et (6) selon un gradient d'hémérobie, (7) le type de stratégie adaptative *CSR* de Grime [1273], (8) le mode préférentiel de reproduction, (9) de dispersion et (10) de pollinisation, (11) le poids moyen des graines et (12) la combinaison poids-longueur des graines.

²⁸⁵ La base de données *TRY* [1272] n'existait pas encore au moment de la thèse.

²⁸⁶ Cf. <http://www.ufz.de/biolflor/index.jsp>.

²⁸⁷ Les graminoides regroupent les Joncacées, les Cypéracées et les Graminées.

Les effets du paysage environnant ont été testés à l'échelle du relevé (diversité α) sur trois composantes de la communauté floristique : (1) la richesse spécifique par groupe écologique ou biologique, par des modèles linéaires à effets mixtes ; (2) l'occurrence des 105 espèces avec 40 à 908 occurrences, au moyen de modèle de régression logistique, et (3) la composition spécifique des relevés, par ACC et ACC partielles [1274].

Quelle que soit la composante floristique analysée, la structure des modèles comprenait dans la mesure du possible trois types de variables : (1) la qualité d'habitat local définie par des variables climatiques, topographiques, édaphiques et dendrométriques ; (2) les effets du paysage environnant, décomposés en plusieurs groupes : surfaces couvertes par les différents types d'habitats (avec des variables intra- et extra-forestières), indices de distance aux linéaires intra-forestiers et indices de structure paysagère (nombre de tâches, longueur d'interfaces, indice de connectivité) ; (3) les facteurs spatiaux, appréhendés par la position des relevés [1253] en incluant un effet aléatoire "région" (pour la richesse spécifique), ou les coordonnées géographiques (pour l'ACC).

Pour mettre en évidence les principaux gradients paysagers qui déterminent la composition des communautés floristiques et quantifier le poids respectifs des variables locales, des variables paysagères et des contraintes spatiales, des ACC ont été appliquées à chaque typologie paysagère et l'inertie totale du tableau floristique a été décomposée en fonction de ces typologies et des caractéristiques locales [1253]. De la même façon, des ACC suivies d'une décomposition de la variance ont été appliquées pour comparer les poids respectifs de la structure et de la composition paysagère, tout en tenant compte de la qualité d'habitat local. L'analyse de la réponse des traits des espèces aux variables paysagères a été menée selon deux approches différentes : réponse de la richesse spécifique regroupée par trait et projection des traits dans les ACC partielles prenant en compte l'effet de la qualité d'habitat local²⁸⁸.

4.3.1.3 Résultats et discussion

4.3.1.3.1 Effet de la composition du paysage selon les différentes typologies paysagères

La composition spécifique des communautés floristiques répond à trois principaux gradients paysagers. Le premier gradient de réponse est lié à la nature forestière ou non forestière du paysage. La prédominance de la nature forestière ou non du paysage environnant ressort notamment dans les analyses sur les espèces où le modèle "avec façons culturales" est bien plus souvent meilleur que les autres modèles (coupe, peuplement jeune, peuplement adulte). Ceci démontre une hiérarchie dans les facteurs paysagers déterminants pour la flore, où c'est l'ambiance forestière du paysage qui prévaut. Contrairement à notre hypothèse de travail et aux limites supposées des approches d'écologie du paysage qui considèrent la forêt comme un milieu homogène, une simple typologie paysagère forêt/non forêt explique déjà une part importante des effets paysagers. Toutefois, il est difficile de trancher entre une vision où la flore réagit positivement à la quantité de forêt disponible dans le paysage, quelle que soit la nature de la matrice non forestière environnante, et une vision dans laquelle la matrice avec façons culturales et l'habitat forestier interagissent. En effet, dans notre échantillon la quantité d'habitat avec façons culturales est quasiment l'opposé de la somme des habitats intra-forestiers (coupes, peuplements jeunes et adultes). Pour trancher entre ces deux visions, il faudrait rendre plus indépendants les deux paramètres, ce qui suppose de ré-équilibrer l'échantillon avec moins de zones rurales et davantage de forêts à proximité de zones urbaines ou aquatiques [1249]. Ce fort effet de la nature forestière ou non forestière du paysage est à rapprocher de la mise en évidence d'un effet lisière à longue portée sur un jeu de données plus vaste (cf. § 4.3.4), car il existe une relation entre distance à la lisière actuelle et quantité de forêt dans les buffers paysagers.

Le second gradient paysager est associé à la présence de coupes et de jeunes peuplements. Ce gradient oppose les communautés floristiques de paysages contenant des stades forestiers ouverts/jeunes à des paysages contenant des peuplements plus âgés et en général plus fermés. Le rôle des ouvertures intra-

²⁸⁸ L'analyse RLQ [1275] n'a pas été utilisée ici, car elle ne permet pas de corriger l'effet de covariables, ce qui était nécessaire dans notre cas vu le poids de la qualité d'habitat local dans la variance du tableau floristique [1249].

forestières à l'échelle du paysage n'avait pas été observé jusque-là sur la flore forestière ; seul l'effet local des ouvertures avait fait l'objet de nombreux travaux, avec un effet globalement positif sur la flore forestière de l'ouverture du peuplement (*cf.* § 4.1.7). Plus d'espèces sont favorisées par la présence de coupes et de peuplements jeunes à l'échelle du paysage (26 espèces) que d'espèces favorisées par les peuplements adultes (6 espèces) ; cette tendance est similaire à celle observée pour l'ouverture de la canopée au niveau local ^[1103, 1276]. Ce résultat met en exergue que la flore forestière bénéficie des ouvertures aussi bien à l'échelle locale que paysagère ^[1249].

Le troisième gradient paysager reflète la composition en essences des peuplements forestiers. Il oppose les communautés floristiques favorisées par des paysages de feuillus et celles associées à des paysages de résineux, en cohérence avec les effets de la composition en essences au niveau local sur la flore (*cf.* § 3.2.4). Les réponses au niveau espèce identifient 17 espèces qui préfèrent les paysages composés de feuillus contre 5 espèces qui aiment davantage les paysages composés de résineux. Ces préférences tiennent compte des variations stationnelles entre relevés, notamment du pH du sol. De manière surprenante, le nombre d'espèces préférant les feuillus à l'échelle du paysage est nettement supérieur au nombre d'espèces ($n=4$) préférant les feuillus au niveau local ^[1249].

4.3.1.3.2 Effets de la composition et la structure du paysage

Le paysage influence la composition spécifique des communautés floristiques tant par le biais de la composition en habitats que par la configuration spatiale de ces habitats dans le paysage. Bien que structure et composition du paysage soient en partie liées (quantité et configuration spatiale des habitats ne sont pas indépendantes ^[68]), la relation observée est souvent complexe et spécifique à l'habitat ou à l'indice paysager considéré ^[1249]. Nous avons mis en évidence aussi que la structure et la composition ont des impacts différents sur la composition des communautés floristiques, car la part d'inertie pure expliquée par l'une ou l'autre est plus importante que leur part commune, avec une contribution un peu plus élevée de la structure par rapport à la composition ^[1249]. Ce résultat est contraire à l'*HAH* ^[655], qui prédit que la quantité d'habitat est le déterminant majeur de la biodiversité et que la configuration des habitats n'a qu'un effet secondaire (*cf.* § 3.4.2).

4.3.1.3.1 Importance des ouvertures dans le paysage environnant pour la flore

En cohérence avec les résultats précédents, la configuration spatiale des habitats ouverts (zones extra-forestières cultivées, coupes forestières, peuplements jeunes) joue un rôle déterminant sur la composition spécifique des communautés floristiques à travers le nombre de taches et la longueur des interfaces, en plus de la quantité de ces habitats ouverts à l'échelle du paysage. De plus, ces milieux ouverts ont d'autant plus d'effet qu'ils sont inter-connectés ^[1249].

Ce résultat peut s'expliquer par le fait que les peuplements adultes sont très abondants, recouvrant en moyenne 75% du paysage environnant, ce qui laisse peu de possibilités pour faire varier leur configuration spatiale. Leur gamme de variation est donc faible et la majorité des relevés floristiques analysés ont été faits dans des peuplements adultes : ils forment ainsi un habitat particulièrement stable à la fois dans l'espace et dans le temps (à l'échelle de la vie du peuplement), contribuant en quelque sorte à l'inertie du fonctionnement écologique du paysage.

Au contraire, les coupes et les peuplements jeunes forment l'élément dynamique du paysage dans le temps et dans l'espace : à la coupe, relativement brève, succède le peuplement jeune dont la fenêtre temporelle reste aussi assez courte²⁸⁹. La quantité totale ou la superficie individuelle des coupes au sein des massifs forestiers peut varier fortement d'un massif ou d'une partie de massif à l'autre²⁹⁰. En particulier, ces variations dépendent

²⁸⁹ Les coupes vont de 0 à 5 ans et les peuplements jeunes de 5 à 30 ans dans notre typologie.

²⁹⁰ Même si cette part est contrôlée par la planification dans les forêts gérées. En effet, lorsque la forêt est gérée en futaie régulière, un des objectifs de l'aménagement forestier est d'essayer, dans la mesure du possible, de respecter un équilibre des classes d'âge des peuplements au niveau de chaque essence à l'échelle du massif forestier, mais il n'y a pas dans l'aménagement forestier de contraintes

de la mise en œuvre des coupes, de l'évolution du peuplement, des essences et leur usage et des perturbations naturelles. En dépit de la planification forestière, tout cela contribue à l'hétérogénéité de la quantité et de la disposition des coupes à l'échelle du paysage forestier environnant, et par la suite à celle des peuplements jeunes²⁹¹.

De la même manière, les habitats extra-forestiers avec façons culturales sont très dynamiques dans le temps – changement d'usage du sol au cours de l'histoire (longue échelle temporelle) ou changement de types de cultures (courte échelle temporelle) – mais surtout forment l'entité paysagère contrastante avec notre paysage forestier. Ces habitats ouverts hors forêt offrent des caractéristiques très différentes des autres habitats ouverts – coupes et peuplements jeunes – qui eux restent dans une ambiance forestière et hébergent des communautés floristiques différentes. Leurs effets sur la flore en forêt peuvent donc être spécifiques (par exemple en terme d'espèces propagées ou hébergées à la lisière) ou plus forts que ceux des habitats ouverts cernés par la matrice forestière (par exemple en terme de gradients climatiques/abiotiques créés) ^[1249] (cf. § 3.4.6).

Les coupes (et dans une moindre mesure les peuplements jeunes) et les espaces avec façons culturales sont les sources de graines permettant de réalimenter la diversité forestière, et par la création de lisières contrastées, sont à l'origine de flux environnementaux majeurs. L'ensemble des dynamiques ou des gradients créés par ces habitats expliquent qu'au-delà de leur abondance à l'échelle du paysage, la manière dont ils sont structurés dans l'espace détermine les assemblages floristiques : leur proximité ou au contraire leur éloignement, le nombre de tâches ou leur surface individuelle sont autant de moyens d'influencer la composition des communautés floristiques ^[1249].

4.3.1.3.2 Réponse des traits de vie aux gradients paysagers

Alors que la réponse de la composition spécifique aux gradients paysagers est très significative, celle des traits de vie est moins marquée.

Toutefois, les habitats avec façons culturales dans le paysage favorisent les espèces anémochores, les compétitrices (type C), les phanérophyles et les espèces à graines lourdes et longues ; au contraire, les ouvertures intra-forestières favorisent les épizoochores, les graminoides, et des stratégies de tolérance au stress (type CSR, CS et S). L'absence de réponse nette des traits au contexte paysager forestier tranche avec d'autres études dans des paysages dominés par les milieux agricoles ^[704, 708, 1277].

Le rôle positif des coupes et des peuplements jeunes à l'échelle du paysage suggère que les disperseurs de graines, notamment les grands mammifères tels que le chevreuil et le cerf dont la région d'étude est largement pourvue, disséminent les espèces présentes dans les coupes vers les parcelles plus fermées, permettant ainsi leur enrichissement. Ceci fait de l'épizoochorie un phénomène important pour la dissémination des plantes forestières, en contradiction avec d'autres conclusions ^[1278]. De plus, le patron que nous observons ne confirme pas que les épizoochores des habitats ouverts intra-forestiers soient dispersées des zones ouvertes non forestières vers la forêt par les grands mammifères ^[1279], puisqu'au contraire il y a évitement des espaces avec façons culturales et des interfaces qu'ils forment avec les coupes (ou avec les peuplements jeunes). Les liens entre anémochorie et quantité d'espaces non forestiers avec façons culturales, et entre épizoochorie et quantité des coupes et des jeunes peuplements soulignent que la composition du paysage a une influence sur les espèces qui ont des distances de dispersion plus élevées et pas d'effet sur les espèces ayant des modes de dispersion moins efficaces (sans assistance, barochorie, myrmécochorie) ^[667, 673].

particulières imposées pour la localisation spatiale des coupes (coupes de régénération ou coupes rases pour plantation) et celles-ci sont souvent guidées par les choix de gestion passés ou par les perturbations naturelles (tempêtes, incendies, attaques de ravageurs).
²⁹¹ Coupes et peuplements jeunes restent toutefois assez modérément liés ($R < 0,4$). Ceci s'explique par la différence de pas de temps entre les deux peuplements (peuplements jeunes, coupes) et par le fait de réaliser les coupes de manière à respecter l'équilibre des classes d'âge au sein du massif. Au final, à une date donnée, il y a bien plus de peuplements jeunes (résultats de toutes les coupes précédentes) que de coupes dans le massif, sans que l'emplacement des unes ne soit réalisé en fonction de la localisation des autres.

Concernant le gradient paysager de composition en essences, les espèces préférant les paysages de feuillus sont plutôt des espèces neutrophiles à neutrocalcicoles tandis que celles préférant les paysages de résineux sont davantage des acidiphiles. Parmi les 17 espèces préférant les paysages de feuillus, 11 sont des *AFS* selon Hermy *et al.* [509] et aucune des 5 espèces retenues comme préférant les paysages de résineux n'est référencée comme *AFS*. Cette réponse différenciée des *AFS* pourrait s'expliquer par une dépendance spatiale entre composition en essences et ancienneté de la forêt, c'est-à-dire que la part de feuillus et celle de forêts anciennes dans le paysage varieraient dans le même sens, mais cela n'est pas confirmé au niveau local où composition en essences et ancienneté de la forêt ne sont pas corrélées [1249]. L'effet de la composition en essences au niveau du paysage mérite donc de plus amples recherches, car les forêts résineuses issues de plantations sur des forêts anciennes sont considérées par certains auteurs comme des milieux très défavorables aux espèces de forêts anciennes [315, 1280, 1281] (*cf.* § 5.2.1).

4.3.1.3 Poids respectifs des facteurs locaux et paysagers

Un autre résultat instructif est la part expliquée par les facteurs paysagers dans la réponse des communautés floristiques, qui reste nettement inférieure à celle expliquée par la qualité de l'habitat local (sol, climat, peuplement) : en effet, les décompositions de variance indiquent que la part pure de l'habitat local varie de 58 à 61%, celle des facteurs paysagers de 16 à 19%, soit au moins 3 fois moins, tandis que la part commune s'élève à 23% [1249]. Ces valeurs se rapprochent des valeurs trouvées pour la flore en prairie fauchée [1282] ou pour les écureuils en forêt [1283].

4.3.1.4 Conclusions

Cette thèse a permis de défricher un domaine de recherche encore peu exploré, à savoir mieux cerner les relations complexes entre les plantes de sous-bois forestier et la mosaïque paysagère à dominante forestière. Les analyses ont porté sur un échantillon conséquent de placettes distribuées dans une gamme variée de paysages forestiers de plaine, permettant de pallier les problèmes statistiques rencontrés régulièrement lorsque le nombre de paysages testés est faible [655]. Un résultat central est le rôle globalement positif des ouvertures paysagères (extra-forestière cultivées, coupes forestières, jeunes peuplements), ce qui suggère un rôle de ces ouvertures dans le maintien de la diversité floristique dans les massifs forestiers. De plus, la configuration spatiale des habitats ouverts joue un rôle déterminant sur la composition spécifique des communautés floristiques à travers le nombre de taches et la longueur des interfaces, en plus de la quantité de ces habitats ouverts à l'échelle du paysage. Un autre gradient paysager important est celui de la distribution des feuillus et résineux dans le paysage, avec un plus grand nombre d'espèces qui préfèrent les paysages dominés par les feuillus que par les résineux. Les effets de ces deux gradients paysagers sur les communautés floristiques s'ajoutent à ceux des filtres environnementaux locaux pour façonner les communautés floristiques forestières, avec cependant une part expliquée par le paysage bien inférieure à celle des facteurs locaux.

4.3.2 Rôle de l'hétérogénéité paysagère sur la richesse des communautés floristiques forestières

Un des objectifs de l'écologie du paysage est d'explorer les relations entre hétérogénéité du paysage (structure et composition) et réponse de la biodiversité et les recherches ont conduit à proposer de nouvelles hypothèses scientifiques [68, 696]. L'une de ces hypothèses est la relation positive entre l'hétérogénéité du paysage et richesse spécifique à différentes échelles spatiales (*cf.* § 3.4.4).

A cet égard, il est probable que les mosaïques d'habitat forestier soient plus concernées par le manque d'hétérogénéité que par la fragmentation structurelle. Néanmoins, l'augmentation de l'hétérogénéité à une échelle spatiale donnée peut aussi conduire à une baisse de la taille des taches d'habitat, avec des conséquences négatives pour les espèces spécialistes. Un tel effet peut conduire à une courbe en cloche entre richesse spécifique et hétérogénéité paysagère, et entraîner trois hypothèses connexes : (a) à de faibles niveaux d'hétérogénéité, une augmentation de l'hétérogénéité favorise la richesse locale et régionale (b) il existe un

niveau d'hétérogénéité optimale où le nombre d'espèces atteint un maximum (c) une augmentation de l'hétérogénéité spatiale au-delà de ce seuil a un effet négatif sur la richesse spécifique locale et régionale, en raison des plus forts effets négatifs de la faible taille des taches (fragmentation de l'habitat). C'est l'hypothèse de l'hétérogénéité intermédiaire (cf. § 3.4.4).

Dans la thèse de Mathilde Redon²⁹² [1284], nous avons testé l'hypothèse d'une relation à optimum entre la richesse α des plantes de sous-bois et l'hétérogénéité du paysage forestier sur une mosaïque forestière complexe dans les Alpes françaises [776]. L'hétérogénéité du paysage forestier a été quantifiée selon cinq critères indépendants : l'hétérogénéité spatiale résultant des gradients naturels environnementaux (hétérogénéité spatiale des types d'habitats forestiers et diversité de composition en essences) et l'hétérogénéité spatiale résultant des pratiques de gestion (hétérogénéité spatiale des types de peuplements, complémentarité spatiale des types de structure et moyenne de la complexité de structure des peuplements) (Figure 70).

En accord avec notre hypothèse, une relation significative de forme quadratique entre la richesse spécifique forestière et deux indicateurs d'hétérogénéité a été observée, avec une légère diminution de la richesse en espèces forestières à des niveaux d'hétérogénéité très élevés (Figure 71). De plus, les relations entre richesse spécifique α et hétérogénéité paysagère varient en fonction des variables d'hétérogénéité utilisées et du type de richesse spécifique considéré. Ces résultats confirment l'hypothèse que des niveaux intermédiaires d'hétérogénéité peuvent héberger plus d'espèces que de très hauts niveaux d'hétérogénéité, mais nous n'avons pas pu conclure à un effet négatif systématique d'une très forte hétérogénéité sur la richesse α des plantes forestières [776].

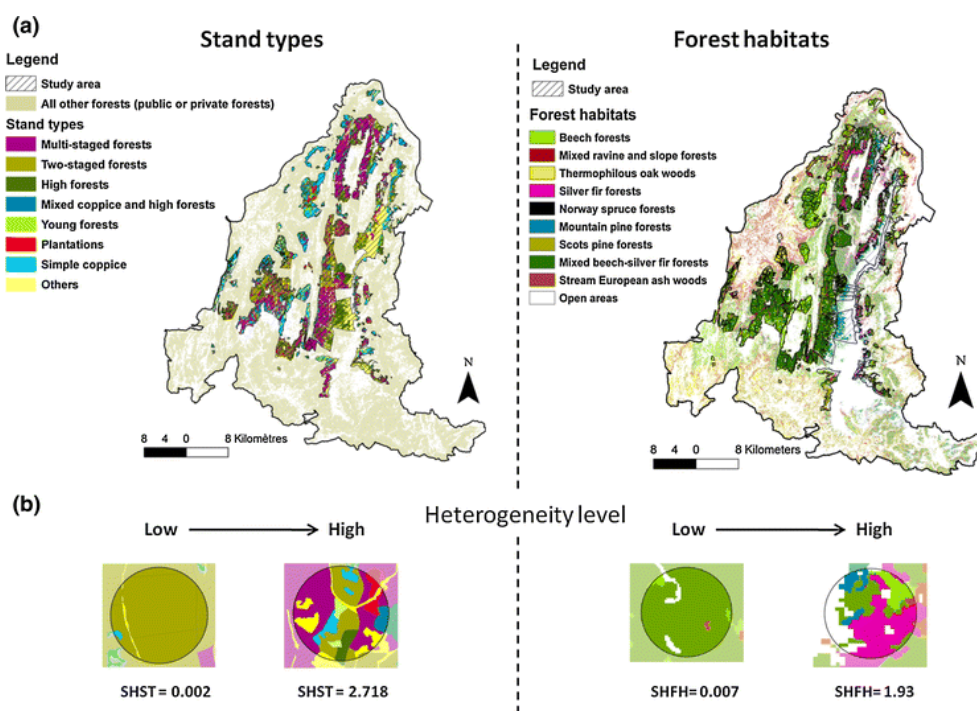


Figure 70. Cartographie et illustration des niveaux contrastés d'hétérogénéité globale : (a) cartes des types de peuplements forestiers (à gauche) et des habitats forestiers à droite dans la zone d'étude (résolution de 10 m) ; (b) buffers paysagers avec niveaux contrastés d'hétérogénéité spatiale pour les types de peuplements forestiers (SHST) et les habitats forestiers (SHFH).

²⁹² Je n'ai pas fait partie de l'encadrement de la thèse de M. Redon mais j'ai contribué à cet article, après y avoir été cordialement invité par M. Redon et ses encadrants (S. Luque et T. Cordonnier).

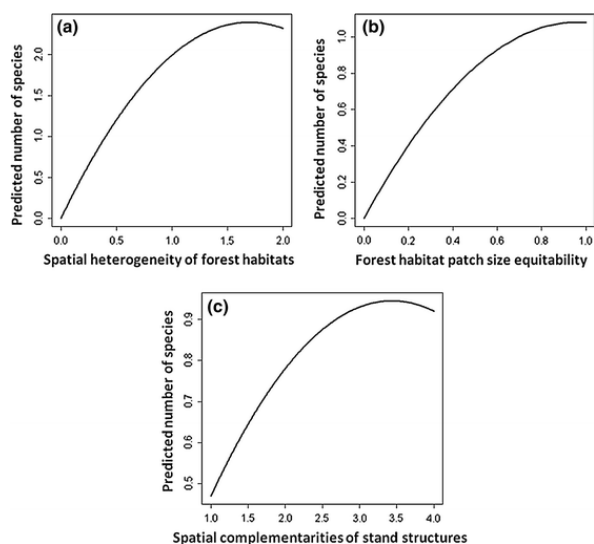


Figure 71. Relations quadratiques entre la richesse alpha en espèces forestières et (a) l'hétérogénéité spatiale des habitats forestiers (*spatial heterogeneity of forest habitats*, SHFH), (b) l'équitabilité de la taille des taches (SIEI_FH), et (c) les complémentarités spatiales des structures de peuplement (*spatial complementarities of stand structures*, SCS).

4.3.3 Echelle d'influence fonctionnelle du paysage forestier

Les études qui analysent les effets du paysage sur les plantes comparent rarement l'effet de plusieurs échelles de paysage, ce qui signifie qu'elles ne peuvent pas vérifier que l'échelle paysagère utilisée est l'échelle la plus appropriée pour les modèles de réponse observés [793, 1285] (cf. § 3.4.5). En forêt, les études s'intéressant aux effets du paysage environnant sur les plantes sont très souvent limitées à un petit rayon, souvent inférieur à 500 m [616, 776, 841, 1282]. Cette distance est justifiée par la faible distance de dispersion que l'on attribue aux plantes [511, 1286-1288] (cf. § 3.4.2). En particulier, on peut supposer que les plantes dispersées sur de longues distances sont influencées par la composition du paysage à plus grande échelle par rapport aux espèces végétales dispersées sur de courtes distances, comme démontré pour les espèces animales (cf. § 3.4.5).

A partir des données paysagères acquises dans la thèse de C. Avon [1249], l'effet de la composition du paysage sur la réponse des communautés végétales a été étudiée à trois échelles spatiales autour du relevé (400 ha, 100 ha et 25 ha) dans 263 forêts de la moitié nord de la France [801]. Nous avons émis l'hypothèse que la composition du paysage à l'échelle de 400 ha prédisait mieux la réponse des plantes que les plus petites échelles. A partir d'un jeu de données de 1902 relevés floristiques²⁹³, nous avons appliqué des modèles au niveau espèce et communauté pour comparer les effets de chaque échelle paysagère, en prenant soin de décomposer la variabilité expliquée par les trois échelles paysagères en effets purs et conjoints.

Nous avons montré sur ce jeu de données de taille importante que la composition du paysage évaluée au moins jusqu'à 400 ha autour du point avait plus d'effet sur la composition floristique locale, ce qui suggère que les études à une échelle spatiale plus réduite pourraient passer à côté de la mise en évidence d'un effet du paysage environnant sur les communautés floristiques [801].

Par ailleurs, cette influence du paysage à large échelle spatiale pourrait refléter les héritages du paysage passé ou la capacité de dispersion à longue distance des plantes, même si nous n'avons pas observé dans ce travail de lien entre mode de dispersion des espèces et échelle d'influence.

Ces résultats militent toutefois pour une meilleure prise en compte des effets à large échelle du paysage sur les plantes, tant au niveau scientifique que de la gestion forestière [801].

²⁹³ L'inventaire floristique de la placette est réalisé par les agents de l'IGN-Ifn sur une surface de 700 m².

Tableau 13. Variance expliquée par chacune des trois échelles (quantité d'habitat) et issue de plusieurs *ACC* partielles sur la matrice de 1902 relevés \times 150 espèces. Toutes les analyses incluent des facteurs locaux en condition. Le pourcentage de variance est le rapport entre la somme des valeurs propres de la contrainte dans l'*ACC* partielle (une échelle) et la somme des valeurs propres de la contrainte dans l'*ACC* (les trois échelles plus les facteurs locaux). L'importance de la contrainte dans chaque *ACC* partielle est indiquée entre parenthèses et vérifiée par des tests de permutation après suppression de l'effet condition, avec 1000 permutations pour chaque test. Les données ont été analysées sous R avec le package *vegan* [1289]. Seuils de probabilité utilisés : $P < 0,05$ (*); $P < 0,01$ (**); $P < 0,001$ (***)

	CONTRAINTE	CONDITION	25 ha	100 ha	400 ha
Effet global de l'échelle	une échelle	facteurs locaux	5,4% (***)	6% (***)	7,7% (***)
Effet additif de l'échelle supérieure	100-ha	25 ha + facteurs locaux		4,7% (***)	
	400-ha	100-ha + facteurs locaux			5,6% (***)
Effet pur de l'échelle	une échelle	les deux autres échelles + facteurs locaux	3,9% (*)	3,1%	5,4% (***)

Tableau 14. Importance de l'effet d'échelle pour déterminer la réponse de 105 espèces aux variables paysagères aux trois échelles spatiales (25, 100 et 400 ha). Le tableau indique le nombre d'espèces pour lesquelles un modèle à une échelle spatiale s'ajuste mieux à la réponse des espèces que les deux autres échelles spatiales pour les quatre principaux types d'habitat (quantité d'habitat dans le buffer paysager). Les modèles ont été comparés par *AIC* et incluent toujours les facteurs locaux en covariables. Pour être retenu, le meilleur modèle doit avoir un delta d'*AIC* supérieur à 5 (soit $p < 0,01$) par rapport aux deux autres modèles et au modèle local.

	Meilleure échelle paysagère		
	25 ha	100 ha	400 ha
Zones agricoles	0	2	18
Peuplements en régénération	2	0	10
Jeunes peuplements	1	0	6
Peuplements adultes	3	0	6
Nombre total d'espèces ²⁹⁴	5	2	28

4.3.4 Mise en évidence d'un effet lisière à longue portée

4.3.4.1 Contexte et objectifs

Comme défini précédemment, la portée de l'effet lisière (*DEI*) correspond la distance de pénétration significative de ces changements à l'intérieur de l'habitat (cf. § 3.4.6). Mais la plupart des études sur les effets de lisière se sont limitées à des échelles spatiales réduites et n'ont mesuré la portée de l'effet lisière que sur des gradients de distance relativement courts, de 20 à 250 m [828, 833, 838-840, 1290, 1291], car l'étude de ces phénomènes à plus large échelle reste difficile [1292]. Un nombre réduit d'études dans les forêts du Brésil et de Nouvelle-Zélande ont pourtant suggéré que les effets lisière pouvaient pénétrer jusqu'à 1 km au cœur des taches d'habitat [820, 846, 850, 858, 1292] (Figure 72). De la même manière, un nombre plutôt limité d'études en Europe se sont intéressés à des effets lisière à longue portée, c'est-à-dire jusqu'à 800 ou 1000 m [832, 1293-1295].

²⁹⁴ C'est le nombre d'espèces pour lesquelles une échelle spatiale explique mieux la réponse de l'espèce que les deux autres échelles (par exemple, la quantité de différents habitats prédit mieux la réponse de ces mêmes espèces à l'échelle de 400 ha).

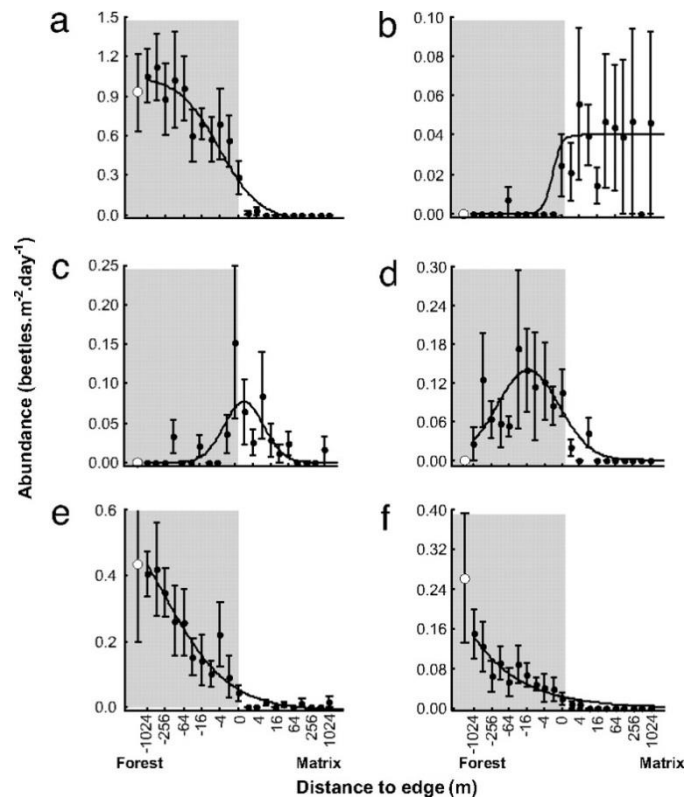


Figure 72. Changement d'abondance de six espèces de coléoptères selon la distance à la lisière forestière en Nouvelle-Zélande. Sont présentés des exemples d'espèces ayant une préférence pour l'habitat forestier (a, e et f), la matrice prairiale (b) et la lisière (c et d). Les valeurs négatives de distance à la lisière se trouvent dans la forêt (zone grisée), et les valeurs positives dans la matrice prairiale environnante. Les courbes de réponse correspondent au meilleur modèle choisi parmi cinq modèles concurrents. Les espèces présentées sont les suivantes : *Enicmus* sp. (Latridiidae) (a), *Sepedophilus* sp. (Staphylinidae) (b), *Scaptotetus* sp. (Aderidae) (c), *Nestrius* sp. (Curculionidae) (d), *Micrambina* sp. (Cryptophagidae) (e) et *Melanophthalma fulgurita* (Latridiidae) (f). Tiré d'Ewers et Didham [858].

Une littérature abondante sur les communautés de plantes forestières européennes souligne la préférence des espèces pour les habitats de lisière, et ces connaissances ont été incluses dans des listes d'espèces régionales ou nationales [1039, 1296] et des bases de données sur les caractéristiques des plantes (par exemple *Biolflor*, [1126]). La propension de certaines espèces à préférer l'intérieur de l'habitat ou à éviter les lisières n'est souvent basée que sur avis d'expert et non sur des observations de terrain [509, 596, 1297, 1298]. En Europe, les préférences des espèces font en général la distinction entre espèces de forêt, de lisière, de clairières ou d'habitats ouverts. Ces classifications peuvent être basées sur plusieurs caractéristiques : tolérance à l'ombre, sensibilité aux perturbations [845] ou préférence pour les forêts anciennes [509]. En fait, l'expression "espèces d'intérieur des forêts" est trompeuse car ces classifications ne reposent pas sur une analyse directe du patron de distribution des espèces selon la distance à la lisière [596, 1296-1298]. Un nom plus approprié pour ces espèces serait celui d'espèces de "forêts fermées", ou à la rigueur de "vraies espèces forestières". Il est donc nécessaire de caractériser de manière analytique la distribution des plantes forestières selon la distance à la lisière forestière, afin de définir plus proprement des espèces de cœur et des espèces de lisière, comme c'est le cas pour les oiseaux [1299-1302].

Sur la base de résultats antérieurs sur de petits fragments forestiers, nous avons émis l'hypothèse que d'autres mécanismes et processus écologiques ou biologiques non liés à l'effet de lisière habituel pourraient expliquer la présence d'un gradient périphérie-cœur à longue portée pour les plantes forestières de sous-bois [1303, 1304]. Une première hypothèse est que ce gradient hypothétique à longue distance n'est pas attribuable à l'influence de la lisière extérieure, mais en partie aux variations du sol, du climat et de la gestion forestière en fonction de la distance à la lisière et de la taille des massifs forestiers. Par exemple, les types de sol peuvent être répartis différemment entre la périphérie et l'intérieur des massifs forestiers, mais ceci n'a jamais été

vraiment exploré. Une seconde hypothèse est que les dépôts atmosphériques pourraient pénétrer plus loin au cœur des forêts, comme le montrent deux études qui détectent une des teneurs en azote dans le sol plus élevée jusqu'à 500 m à l'intérieur des forêts [832, 1294]. Une troisième explication possible résulte de trois processus : le déplacement des lisières suite au reboisement créant des patrons écologiques dans l'espace et le temps [835], l'effet persistant de l'utilisation passée des terres sur les sols forestiers et les communautés végétales (cf. § 3.3.4), et le fait que les forêts récentes pourraient être situées plus fréquemment en périphérie des forêts anciennes [628].

Ces mécanismes écologiques liés à l'effet lisière sont susceptibles d'influencer ou d'être influencés par les traits de vie des espèces [273, 842]. Une analyse fonctionnelle de la réponse des communautés floristiques forestières à la distance à la lisière permet de comprendre comment joue ce filtre écologique paysager sur les traits des espèces [74].

En parallèle de l'approche fonctionnelle, les caractéristiques du sol, de lumière et du climat sont fréquemment évaluées à l'aide de la bioindication des espèces et des communautés végétales²⁹⁵ [1305-1316], en utilisant par exemple le système d'Ellenberg des valeurs indicatrices des plantes [1125]. Cette méthode est appliquée dans le cas de la biosurveillance, car elle fournit des informations fiables sur différents paramètres environnementaux, telles que les changements résultant de la succession végétale et de l'utilisation passée des terres [1317] ou l'acidification et l'eutrophisation des sols dans les forêts [1318-1320].

Un premier article s'est intéressé au gradient périphérie-cœur forestier à longue portée pour les plantes de sous-bois dans les forêts de plaine de la moitié Nord de la France [117]. Un second article a examiné sur la même zone d'étude les variations des facteurs environnementaux bioindiqués par la flore du sous-bois en fonction de la distance à la lisière et de la taille des massifs [1321]. Plus précisément, les objectifs de ces deux articles étaient les suivants :

- (1) Analyser la distribution des plantes dans les taches forestières en fonction de la distance à la lisière dans un large contexte biogéographique et détecter les profils des espèces de cœur et de périphérie par le biais d'une approche quantitative [117] ;
- (2) Déterminer quels traits de vie distinguent les espèces de cœur forestier des espèces de périphérie forestière [117] ;
- (3) Analyser les effets de la distance à la lisière et de la taille des massifs forestiers sur les valeurs indicatrices moyenne de la flore du sous-bois (*mean indicator value, MIV*) pour la température²⁹⁶, la lumière, le pH, la disponibilité en azote et l'humidité du sol²⁹⁷ et évaluer la portée de l'effet lisière pour chaque *MIV* [1321] ;
- (4) Analyser l'effet de la distance à la lisière sur ces *MIV* après avoir tenu compte des différences de climat, de sol et de gestion forestière, afin de tester si un effet résiduel de distance à la lisière subsiste et, selon le cas, émettre des hypothèses sur les processus qui créent ces gradients [1321].

²⁹⁵ Ces différents travaux ont montré que les valeurs indicatrices moyennes des plantes pour l'acidité du sol, l'azote, l'humidité, la lumière et la température de l'air sont fortement corrélées avec une série de paramètres abiotiques tels que le pH et l'azote du sol, les rapports C/N dans les horizons de surface, l'intensité lumineuse relative en forêt, la teneur moyenne en eau du sol au printemps et sur l'année, la plus faible teneur en eau du sol en été, dans divers écosystèmes et plusieurs pays d'Europe.

²⁹⁶ Valeur indicatrice pour le pH du sol et la température moyenne annuelle selon Ecoplant [1124].

²⁹⁷ Valeur indicatrice pour la lumière, l'azote et l'humidité du sol selon Ellenberg [1125].

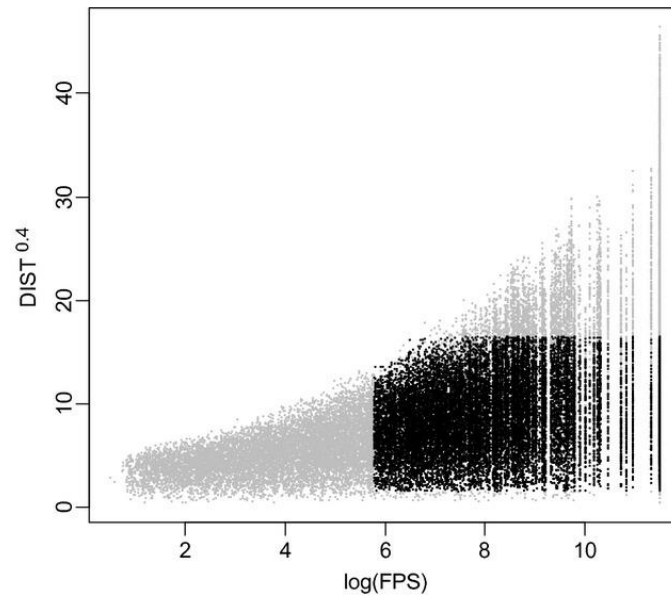


Figure 73. Construction d'un plan quasi-complet à deux facteurs croisant distance à la lisière et taille des massifs forestiers. Les points conservés dans les analyses sont en noir, les points supprimés sont en gris. La distance est en $m^{0.4}$, la taille des massifs forestiers en ha selon une échelle logarithmique en base 10. Tiré de Pellissier *et al.* [117].

4.3.4.1 Démarche

Les données écologiques, dendrométriques et stationnelles mis à disposition par l'IGN-Ifn nous ont permis d'explorer un très large gradient de distance à la lisière et de taille des taches, ainsi qu'une très large diversité de conditions locales de conditions écologiques (climat, sol, topographie, type de peuplement), le tout permettant d'atteindre un certain niveau de généralité des résultats [116]. Nous avons pris soin dans ces travaux de réduire le plus possible la corrélation entre distance à la lisière et taille des massifs forestiers en construisant un plan factoriel (distance à la lisière x taille de massif) de façon quasi-expérimentale à partir de l'ensemble des placettes disponibles, comme conseillé par Pasher *et al.* [718] (Figure 73).

4.3.4.2 Résultats

Dans ces deux études qui portent sur près de 20000 relevés floristiques répartis dans la moitié Nord de la France, nous avons tout d'abord mis en évidence un effet lisière forestière à très longue portée (>750 m) détecté pour un nombre important de plantes du sous-bois (Figure 74). Ce résultat peut sans doute être généralisé puisqu'il concerne la moitié Nord de la France et a été établi à partir des bases de données écologiques et floristiques de l'IGN-Ifn. Cet effet lisière est beaucoup plus profond qu'attendu, habituellement de l'ordre de quelques mètres à 250 m selon les auteurs [828, 838]. Les traits de vie des espèces discriminent bien les espèces de cœur et de périphérie (Figure 75 et Figure 76).

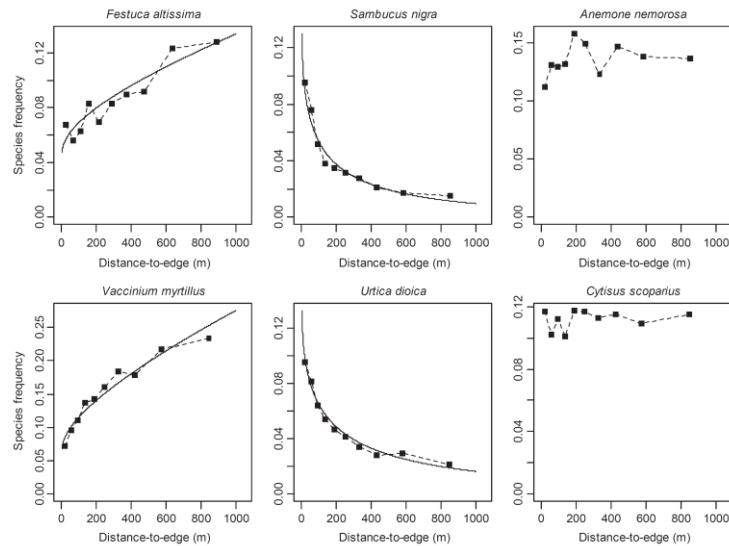


Figure 74. Fréquence observée de l'espèce et courbe de réponse prédite en fonction de la distance à la lisière forestière la plus proche (décile de la distribution) pour deux espèces de cœur (*Festuca altissima*, *Vaccinium myrtillus*), deux espèces de périphérie (*Sambucus nigra*, *Urtica dioica*) et deux espèces indifférentes ou neutres (*Anemone nemorosa*, *Cytisus scoparius*). Les points sont placés en abscisse à la distance moyenne du décile correspondant. Extrait de Pellissier *et al.* [117].

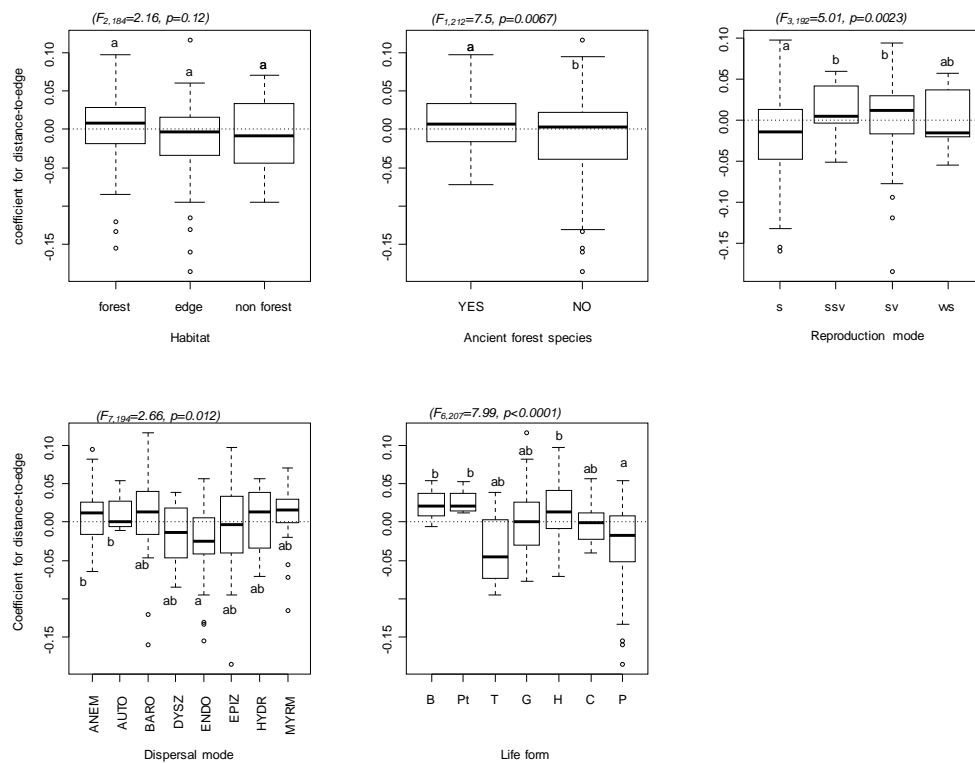


Figure 75. Variations du coefficient associé à l'effet distance à la lisière forestière actuelle pour chaque espèce (issu d'un modèle de régression logistique en fonction de la distance à la lisière forestière actuelle et de variables environnementales) en fonction des traits de vie des plantes. Test d'ANOVA suivie d'un test de Tukey HSD pour taille d'échantillon inégale ; les moyennes sans lettres communes diffèrent à $p < 0,05$. Légende pour les traits : préférence d'habitat : forestière, péri-forestière, non forestière ; espèces forestières anciennes selon Hermy *et al.* [509] ou Dupouey *et al.* [600] ; mode de reproduction : s=par graine uniquement ; ssv=principalement par graine, rarement par voie végétative ; sv=par graine et par voie végétative ; vvs=principalement par voie végétative, rarement par graine ; dispersion des graines : ANEM=anémochore ; AUTO=autochtone ; BARO=barochore ; DYSZ=dyszoochore ; ENDO=endozoochore ; EPIZ=épizoochore ; HYDR=hydrochore ; MYRM=myrmécochore ; forme de vie : B=bryophyte ; Pt=ptéridophyte ; T=thérophyte ; G=géophyte ; H=hémicryptophyte ; C=chaméphyte ; P=phanérophyte. Les traits de vie sont issus de *Baseflor* [1049] et *Biolflor* [1126]. Tiré de Pellissier *et al.* [117].

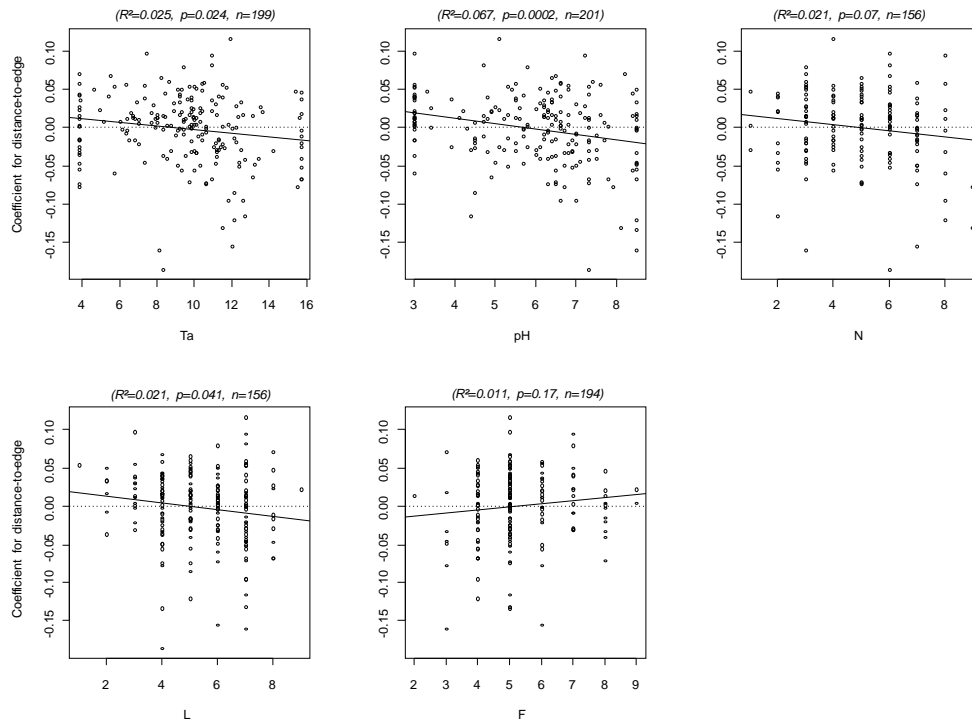


Figure 76. Variations du coefficient associé à l'effet distance à la lisière forestière actuelle dans la régression logistique, en fonction des valeurs indicatrices de l'espèce pour la température de l'air (T_a), le pH du sol (pH), l'azote du sol (N), la lumière (L) et l'humidité du sol (F). Chaque point représente une espèce. Valeurs de R^2 de la régression linéaire et probabilité correspondante (indiqué au-dessus de chaque graphique). Extrait de Pellissier *et al.* [117].

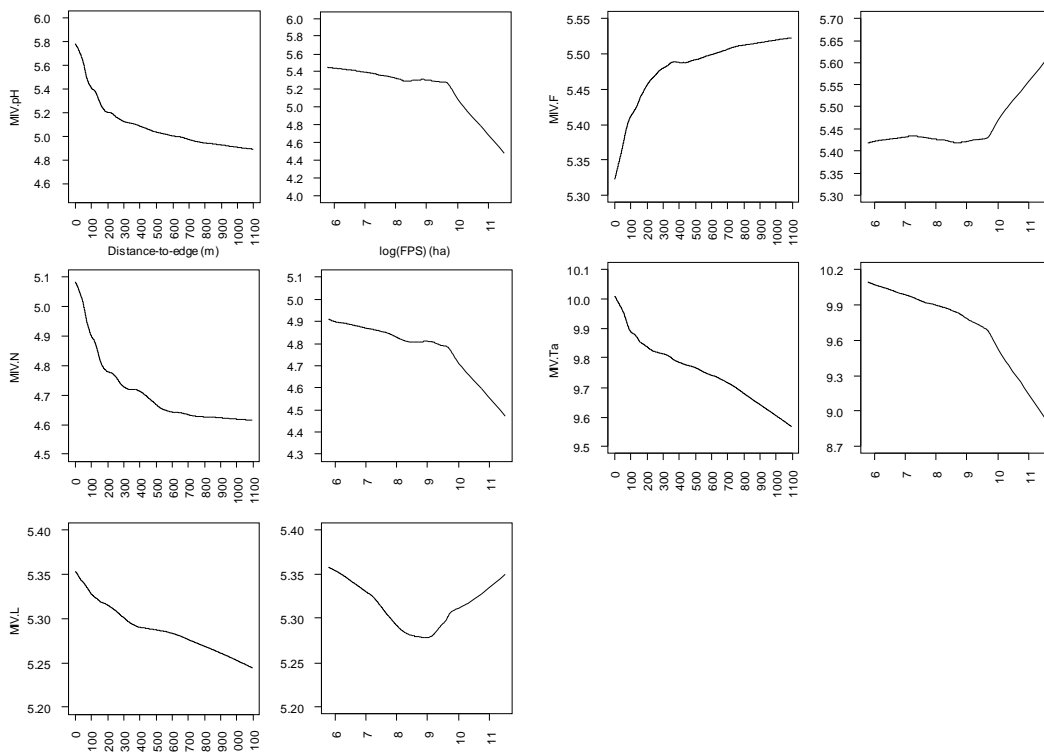


Figure 77. Courbe de régression polynomiale pondérée localement (*locally-weighted polynomial regression*) de la valeur indicatrice moyenne du relevé floristique pour le pH du sol ($MIV.pH$), l'azote du sol ($MIV.N$), la lumière ($MIV.L$) l'humidité du sol ($MIV.F$) et la température de l'air ($MIV.T_a$) en fonction de la distance à la lisière forestière actuelle du relevé ($Distance-to-edge$, en m) et du logarithme de la taille de la tache forestière dans lequel se situe le relevé ($log(FPS)$, en ha). Les valeurs indicatrices de la flore sont tirées d'Ellenberg *et al.* [1125] et de la base *Ecoplant* [1124]. Extrait de Bergès *et al.* [1321].

De plus, nous avons mis en évidence un effet lisière très profond (supérieur à 500 m et jusqu'à 1000 m pour certains) pour six gradients environnementaux appréciés par bio-indication de la flore de sous-bois (Figure 77) : pH, azote et humidité du sol, éclaircissement et température de l'air (valeurs indicatrices d'Ellenberg et d'Ecoplant), tout en tenant compte de la taille de la tache forestière et de covariables environnementales [1321]. En particulier, le pH, la teneur en azote et la température moyenne annuelle diminue de la périphérie vers l'intérieur des massifs et des petits vers les grands massifs.

4.3.4.3 Conclusions

Ces variations à longue distance des principaux gradients écologiques bioindiqués par la flore ne peuvent être expliquées pleinement ni par l'effet lisière habituellement observée entre forêt et matrice paysagère environnante, ni par des gradients édaphiques ou sylvoles au sein des taches forestières. Deux hypothèses ont été discutées pour le pH et l'azote du sol : (1) l'eutrophisation du sol due aux dépôts atmosphériques azotés, qui pourrait pénétrer plus profondément dans le cœur des massifs forestiers que ce qui est habituellement admis ; (2) les legs des usages passés, dans la mesure où la périphérie des forêts actuelles est plus souvent occupée par des forêts récentes et où les anciennes pratiques agricoles ont pu modifier de façon durable les propriétés chimiques des horizons superficiels du sol ; ces variations ne sont pas captés lorsqu'on détermine un type de sol sur le terrain. Par la suite, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle ce profond effet lisière pourrait être lié à la persistance à long terme du legs des usages passés du sol (cf. § 4.3.5).

4.3.5 Rôle du paysage passé sur la distribution actuelle des plantes de sous-bois

4.3.5.1 Contexte

Suite aux travaux concernant la portée de l'effet lisière sur les plantes de sous-bois (cf. § 4.3.4), nous avons cherché à tester si ce profond effet lisière mis en évidence pouvait être expliqué par le déplacement de la lisière au cours du temps [117]. En effet, les statistiques d'occupation du sol indiquent que la surface forestière en France est passée de 9 à 16 millions d'ha entre 1830 et 2009 [1322] et que des changements d'usage du sol similaires se sont produits dans de nombreux pays d'Europe [1323]. Pour la moitié nord de la France, cette expansion forestière correspond à peu près à un déplacement moyen de la lisière de 440 m [117].

Le rôle du paysage historique sur la longue portée d'effet lisière pourrait s'expliquer de la manière suivante [117, 1295] : les espèces de cœur colonisent lentement et ne parviennent pas à suivre l'expansion forestière et le déplacement de la lisière, ce qui se traduit par un crédit de colonisation dans les forêts récentes [299, 307]. Ce délai de réponse crée un gradient décroissant d'occurrence des espèces du cœur vers la périphérie qui dépend de l'expansion forestière aux alentours de la forêt ancienne (Figure 78). À l'inverse, les espèces de périphérie sont des colonisatrices rapides, des compétitrices médiocres et des espèces plus héliophiles ; elles suivraient facilement l'expansion de la forêt et persisteraient temporairement dans les forêts récentes à la suite du déplacement des lisières ; au final, elles régresseraient de façon graduelle de la lisière vers le cœur des massifs, affichant ainsi une dette d'extinction dans les forêts récentes (Figure 78).

Cependant, ces gradients à longue distance peuvent être masqués par l'hétérogénéité des habitats forestiers liés au type de sol, au régime de perturbations, à l'âge et à la nature des peuplements forestiers [1324-1326]. L'utilisation de gros jeux de données et de paysages contrastés et répliqués sont nécessaires pour déterminer l'influence respective de ces différents facteurs écologiques [801].

En résumé, deux processus principaux peuvent expliquer le gradient actuel de distribution des espèces de plantes forestières entre la périphérie et le cœur des massifs forestiers, mais leur rôle respectif reste à clarifier : (1) les processus spatio-temporels liés à l'utilisation passée des terres et au déplacement de la lisière forestière au cours du temps et (2) les effet lisière, c'est-à-dire les processus écologiques liés à la présence d'une frontière écologique entre l'habitat forestier et la matrice environnante.

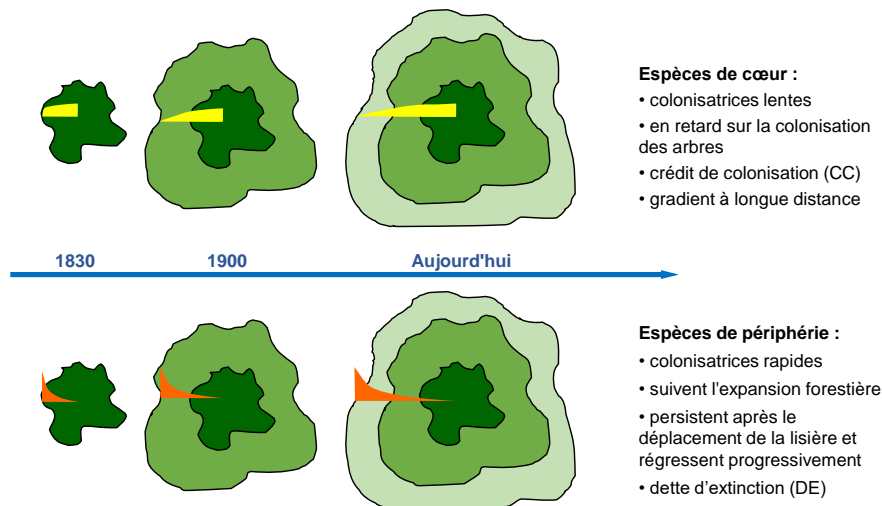


Figure 78. Hypothèse selon laquelle le gradient à longue portée de répartition des plantes de sous-bois est expliqué par l'expansion forestière depuis 1830 et le déplacement progressif des lisières vers l'extérieur des noyaux forestiers de 1830. Les courbes en jaune et orange représentent la fréquence ou l'abondance décroissante (espèces de cœur) ou croissante (espèces de périphérie) des espèces le long du gradient du cœur du massif à sa périphérie.

4.3.5.2 Objectifs et hypothèses

Notre objectif dans ce travail était d'étudier, dans un contexte géographique large, si ce gradient à longue distance périphérie-cœur pouvait être attribué au paysage forestier passé en plus d'autres processus écologiques, tout en contrôlant les autres sources de variation liées au climat, au sol et à la nature des peuplements forestiers. En utilisant les cartes d'État-major, qui datent en moyenne de 1831 (1818-1844) sur notre zone d'étude (cf. § 3.3.3), notre approche considère conjointement l'écologie du paysage et l'écologie historique. Plus précisément, nous avons cherché à répondre aux quatre questions suivantes :

- (1) Les forêts récentes sont-elles situées à la périphérie des forêts anciennes, c'est-à-dire plus proches de la lisière actuelle que les forêts anciennes ?
- (2) La réponse des espèces à l'utilisation passée des terres (forêt ancienne vs récente) est-elle cohérente avec la réponse des espèces à la distance à la lisière forestière actuelle ?
- (3) Quels traits d'histoire de vie expliquent la réponse des espèces végétales à la distance à la lisière forestière actuelle et à l'utilisation passée des terres, en termes de capacité de colonisation, de mode de dispersion, de forme de vie et d'exigences en matière d'habitat ?
- (4) La distance à la plus proche lisière forestière de 1831 explique-t-elle mieux la distribution spatiale actuelle des espèces que la distance à la plus proche lisière actuelle ou l'utilisation passée des terres ?

Nos hypothèses étaient les suivantes: (1) les forêts récentes sont globalement plus proches de la lisière actuelle que les forêts anciennes ; (2) les espèces de cœur préfèrent les forêts anciennes et les espèces de périphérie préfèrent les forêts récentes (Figure 79a-b) ; (3) les patrons de distribution des espèces le long du gradient cœur-périphérie sont principalement expliqués par des traits liés à la capacité de colonisation des plantes et (4) la distance à la lisière forestière passée la plus proche explique mieux le patron de répartition des espèces que l'usage passé du sol seul ^[598], ce qui peut être illustré de la façon suivante (Figure 79c) : pour les espèces préférant la forêt ancienne et colonisant lentement la forêt récente, l'occurrence de l'espèce ne devrait pas varier en forêt ancienne et diminuer avec l'augmentation de la distance à la lisière en 1831 en forêt récente. Pour les espèces préférant la forêt récente, la fréquence devrait diminuer en s'éloignant de la lisière forestière actuelle en forêt récente jusqu'à la lisière forestière de 1831, puis ne plus varier en forêt ancienne.

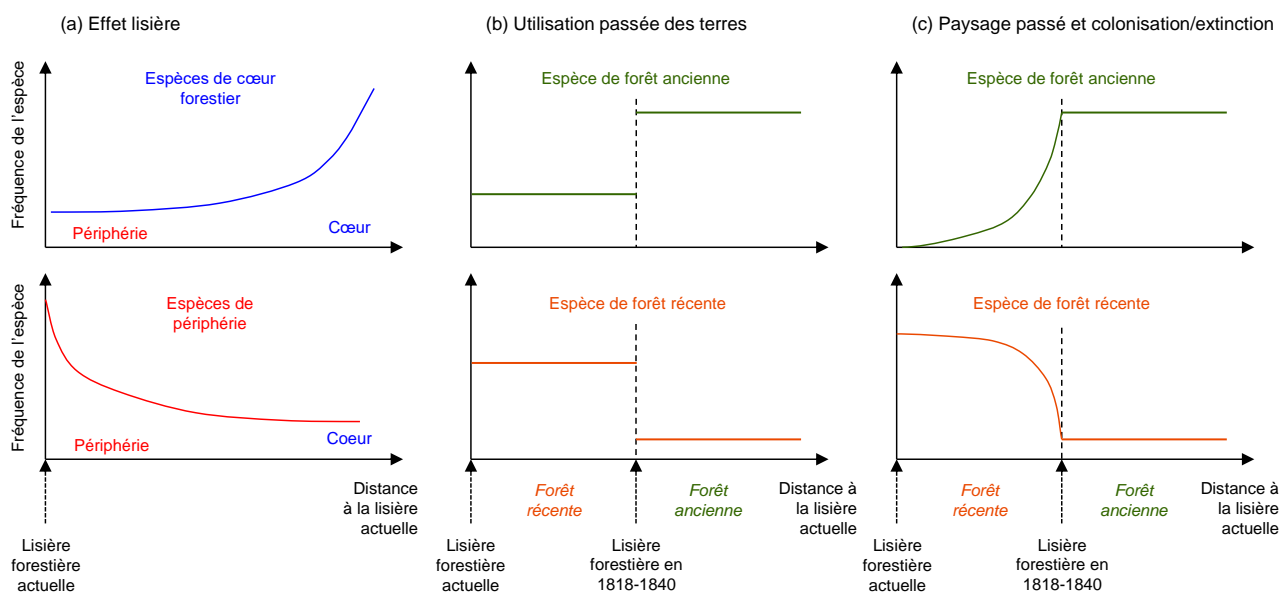


Figure 79. Illustration des trois hypothèses alternatives pour expliquer le gradient à longue distance de cœur à périphérie des plantes forestières de sous-bois : (a) effet lisière, (b) usage passé du sol ou (c) paysage passé et processus de colonisation et d'extinction. Tiré de Bergès *et al.* [601].

Tableau 15. Synthèse des traits de vie analysés. Tiré de Bergès *et al.* [601].

Trait	Description	Unité	Nb esp. rensei. (%)	Source des données
AFS*	Espèces de forêt ancienne dans les publications précédentes (73 espèces)	Facteur	181 (100%)	[509, 600]
Forme biologique	7 classes : bryophyte, ptéridophyte, thérophyte, géophyte, hémicryptophyte, chaméphyte, phanérophyte	Facteur	181 (100%)	[1049]
Mode de dispersion	8 classes : anémochorie, autochorie (bryophytes), barochorie, hydrochorie, myrmécochorie, épizoochorie, endozoochorie, dyszoochorie	Facteur	165 (91%)	[1049]
CCI	Indice de capacité de colonisation : de +100 : espèce à colonisation lente à -100 : espèce à colonisation rapide	-	79 (44%)	[592]
Poids de graine	Poids moyen des graines	mg	117 (65%)	[1126]
Taille de graine	Longueur moyenne des graines	mm	131 (72%)	[1126]
pH	pH du sol [3 – 8,5]	Unité pH	175 (97%)	[1124]
N	Azote du sol : de 1 à 9 (espèce nitrophile)	Ordinal	134 (74%)	[1125]
F	Humidité du sol : de 1 to 9 (espèce hygrophile)	Ordinal	146 (81%)	[1125]
Ta	Température annuelle moyenne de l'air [3,8 – 15,7]	°C	171 (94%)	[1124]
L	Lumière : de 1 à 9 (espèce héliophile)	Ordinal	169 (93%)	[1125]
Urbanité	5 classes : de 1 (esp. urbanophobe) à 5 : (esp. urbanophile)	Ordinal	160 (88%)	[1126]

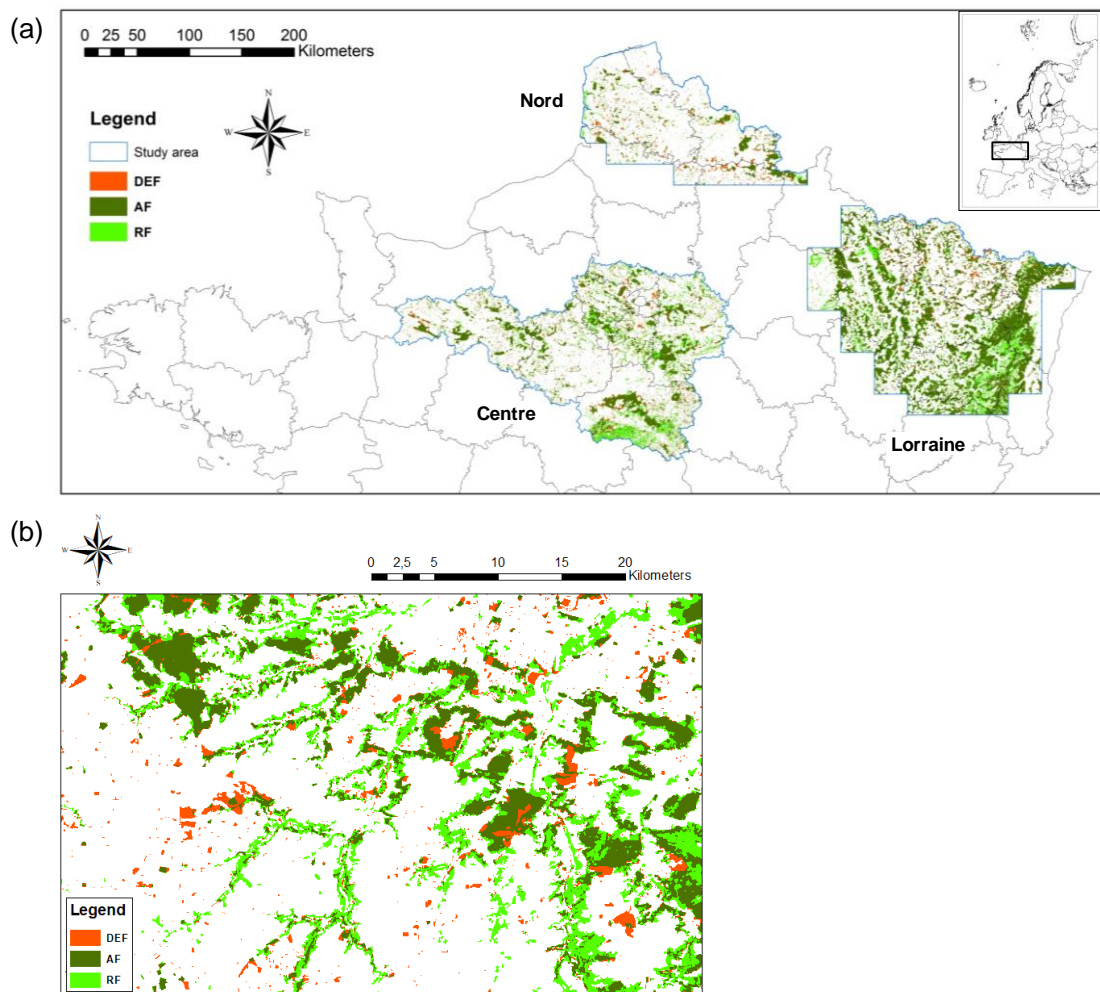


Figure 80. **(a)** Zone d'étude utilisée dans Bergès *et al.* [601]. Les forêts anciennes sont en vert foncé (AF), les forêts récentes en vert clair (RF), les zones déboisées en orange (DEF). Les trois secteurs d'étude représentent une surface de 8 M d'ha et couvrent les départements suivants : secteur *Nord* : Nord, Pas-de-Calais et partie des départements limitrophes ; secteur *Lorraine* : région Lorraine (Meuse, Moselle, Meurthe et Moselle) et partie des départements limitrophes ; secteur *Centre* : région Ile-de-France, Loiret, Eure-et-Loir et Orne. **(b)** Zoom de la figure précédente pour illustrer la répartition spatiale des taches de forêt ancienne, de forêt récente et le déboisement dans le secteur *Centre* de l'étude. Noter la localisation des forêts récentes dans le paysage par rapport aux forêts anciennes et la part importante du déboisement. Tiré de Bergès *et al.* [601].

4.3.5.3 Principaux résultats

4.3.5.3.1 Répartition spatiale des forêts anciennes et récentes

Une analyse de la distribution spatiale des forêts anciennes et récentes effectuée sur ces trois grandes régions montre que les forêts récentes sont en moyenne plus proches des lisières externes des massifs forestiers que les forêts anciennes : 444 m contre 141 m. Un examen plus approfondi révèle que ce patron spatial n'est pas uniquement dû à un accroissement régulier de la forêt à la périphérie des taches anciennes (Figure 81, patron A, 29% de la surface forestière analysée), mais que trois autres configurations existent : les taches de forêt récente peuvent connecter entre elles des taches de forêts anciennes auparavant isolées (patron B, 55%), c'est-à-dire que les taches de forêt récente peuvent se retrouver au centre d'une tache forestière actuelle ; les forêts récentes peuvent être déconnectées des taches de forêt ancienne (patron C, 12%) ; la dernière configuration correspond au comblement de trous au sein des taches de forêt ancienne (patron D, 4%). Le cas le plus courant n'est donc pas le patron A mais le patron B, ce qui module la vision de la façon dont les masses forestières ont évolué depuis 160 ans. De plus, analysée par type de configuration, la distance moyenne à la lisière du massif forestier reste toujours plus faible en forêt récente, la distance la plus courte étant pour le patron C (50 m) et la plus élevée celle du patron D (424 m).

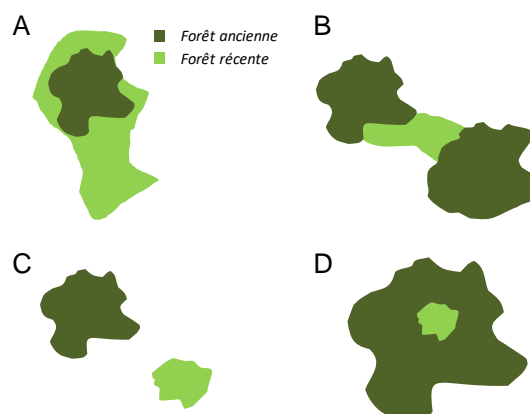


Figure 81. Quatre configurations spatiales possibles des taches de forêts anciennes et récentes. Tiré de Bergès *et al.* [601].

4.3.5.3.2 Cohérence des réponses à la distance à la lisière actuelle et à l'usage passé du sol

Parmi les 181 espèces analysées, 62 espèces répondent de façon significative à la distance à la lisière actuelle et à l'usage passé du sol, 31 à la distance à la lisière actuelle seulement, 31 espèces l'usage passé du sol seulement et 57 ne répondent à aucune variable (Tableau 16). Sur les 62 espèces qui répondent de manière significative à ces deux variables (Tableau 16), 37 espèces préfèrent le cœur forestier et les forêts anciennes, 21 espèces préfèrent la périphérie et la forêt récente, trois la périphérie forestière et la forêt ancienne (*Hyacinthoides non-scripta*, *Polygonatum multiflorum* et *Rubus fruticosus*) et une le cœur forestier et la forêt récente (*Brachypodium sylvaticum*).

4.3.5.3.3 Réponse des traits de vie à la distance à la lisière forêt actuelle et l'usage passée des terres

Les ptéridophytes et les hémicryptophytes affichent des proportions plus élevées dans le pool des espèces de cœur forestier, tandis que les phanérophytes et les espèces endozoochores ont des proportions plus élevées dans le pool des espèces de périphérie (Figure 82a). En moyenne, les espèces de cœur forestier ont des graines plus légères et plus petites et de plus faibles valeurs indicatrices pour l'urbanité, le pH et l'azote que les espèces de périphérie (Figure 83). Les espèces classées précédemment comme espèces de forêts anciennes, les hémicryptophytes et les espèces myrmécochores ont des proportions plus élevées dans notre pool d'AFS, tandis que les phanérophytes et les espèces endozoochores ont des proportions plus élevées dans notre pool de RFS (Figure 82b). Les espèces associées aux forêts anciennes dans notre jeu de données présentent un indice de capacité de colonisation (CCI) plus élevé, une taille de graine plus faible et des valeurs indicatrices inférieures pour l'urbanité, le pH, N et L que les espèces associées aux forêts récentes (Figure 84).

4.3.5.3.4 Réponse de l'espèce à la distance jusqu'à la forêt la plus proche en 1831

La comparaison de cinq modèles statistiques concurrents sur la base de l'AIC fournit sept schémas de réponse parmi les 181 espèces analysées : un modèle intégrant des covariables environnementales uniquement (climat, sol, peuplement forestier) est le meilleur modèle pour 52 espèces, un modèle intégrant covariables environnementales et distance à lisière actuelle est le meilleur pour 37 espèces, un modèle intégrant covariables environnementales et continuité temporelle est le meilleur pour 17 espèces, les deux modèles précédents sont équivalents pour deux espèces, un modèle intégrant covariables environnementales, distance à lisière actuelle et usage passé du sol est le meilleur pour 24 espèces, un modèle intégrant covariables environnementales et distance à la lisière historique est le meilleur pour 42 espèces, et les deux modèles précédents se montrent équivalents pour sept espèces. Par conséquent, les espèces peuvent être classées en trois groupes : un premier groupe mieux expliqué par l'utilisation passée des terres et le paysage passé ($42+17=59$) ; un deuxième groupe mieux expliqué par la distance à la lisière actuelle seulement (37) ; et un troisième groupe où les deux effets sont difficiles à séparer ou s'additionnent ($2+7+24=33$).

Nous illustrons ces résultats avec six espèces pour lesquelles le modèle combinant covariables environnementales et distance à la lisière passée est le meilleur modèle et deux pour lesquelles la continuité

temporelle est le meilleur modèle (*Stellaria holostea* et *Vinca minor*), avec différentes formes de courbe de réponse (Figure 85) : la probabilité de présence de *S. holostea* et *V. minor* diminue fortement avec l'augmentation de la distance par rapport à la lisière historique en forêt récente, alors qu'elle est plutôt plate vers l'intérieur des forêts anciennes. La probabilité de présence de *Convallaria majalis* et *Euphorbia amygdaloides* montre à peu près le même schéma de réponse en forêt récente que les deux espèces précédentes, mais augmente avec la distance à la lisière passée en forêt ancienne, au lieu d'être constante. La réponse prédite pour les espèces de forêt récente (*Brachypodium pinnatum*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna* et *Listera ovata*) est variable avec une courbe plus ou moins aplatie en forêt ancienne.

Tableau 16. Répartition des 181 espèces de plantes de sous-bois selon leur réponse à la distance à la lisière forestière actuelle et à la continuité forestière. Tiré de Bergès *et al.* [60].

		Réponse à la distance à la lisière forestière actuelle				
		Cœur	Périphérie	NS	Total	
Réponse à la continuité forestière	Forêt ancienne	37	3	19	59	93
	Forêt récente	1	21	12	34	
	NS	20	11	57	88	
	Total	58	35	88	181	

93

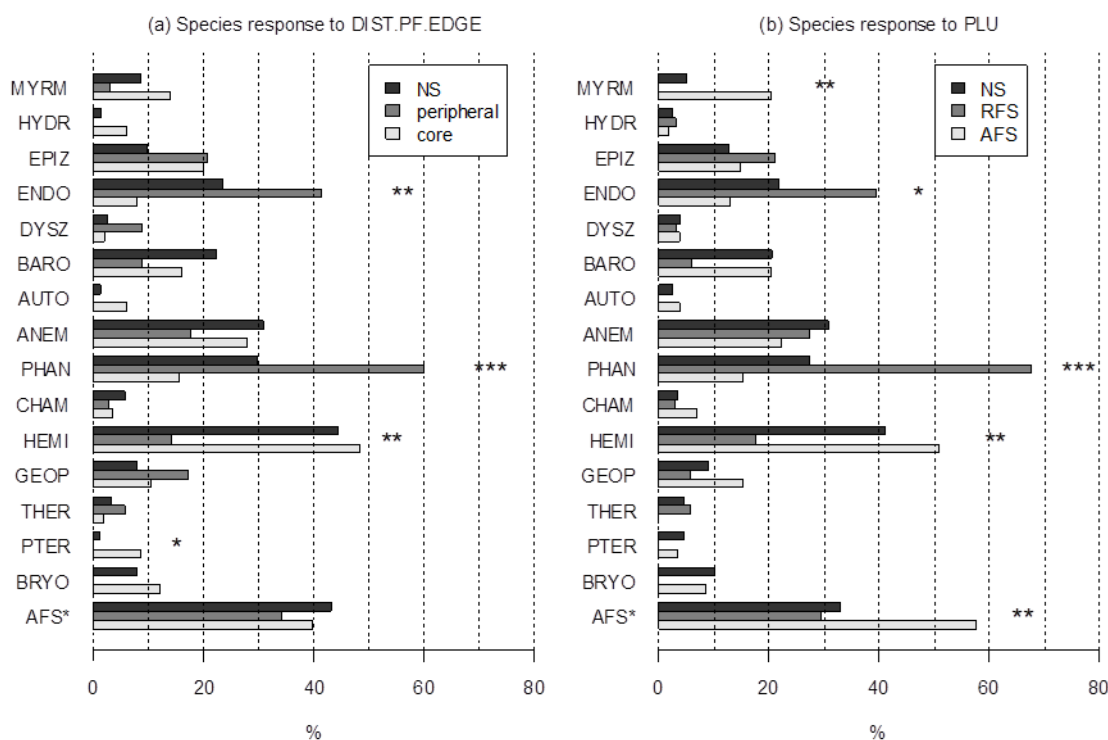


Figure 82. Distribution des traits de vie selon (a) la réponse des espèces à la distance à la lisière forestière actuelle : espèces de cœur, de périphérie, réponse non significative NS et (b) la réponse des espèces à l'utilisation passée des terres : espèces de forêt ancienne : AFS ; espèce de forêt récente : RFS, réponse non significative : NS. Les pourcentages indiquent la proportion d'espèces présentant un trait donné parmi le nombre total d'espèces de cœur, d'espèces de périphérie ou d'espèces non significatives (ou parmi le nombre total d'espèces de forêts anciennes, d'espèces de forêts récentes ou d'espèces non significatives) : AFS* : espèces de forêt ancienne définies comme telles dans les publications précédentes ; BRYO=bryophytes ; PTER=ptéridophytes ; THER=thérophytes ; GEOP=géophytes ; HEMI=hémicryptophytes ; CHAM=chaméphyte ; PHAN=phanérophYTE ; ANEM=anémochorie ; AUTO=autochorie ; BARO=barochorie ; DYSZ=dyszoochorie ; ENDO=endozoochorie ; EPIZ=épizoochorie ; HYDR=hydrochorie ; MYRM=myrmécochorie. Niveau de significativité usuels du test du χ^2 appliqué aux différences de proportion entre groupes d'espèces : * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. Tiré de Bergès *et al.* [60].

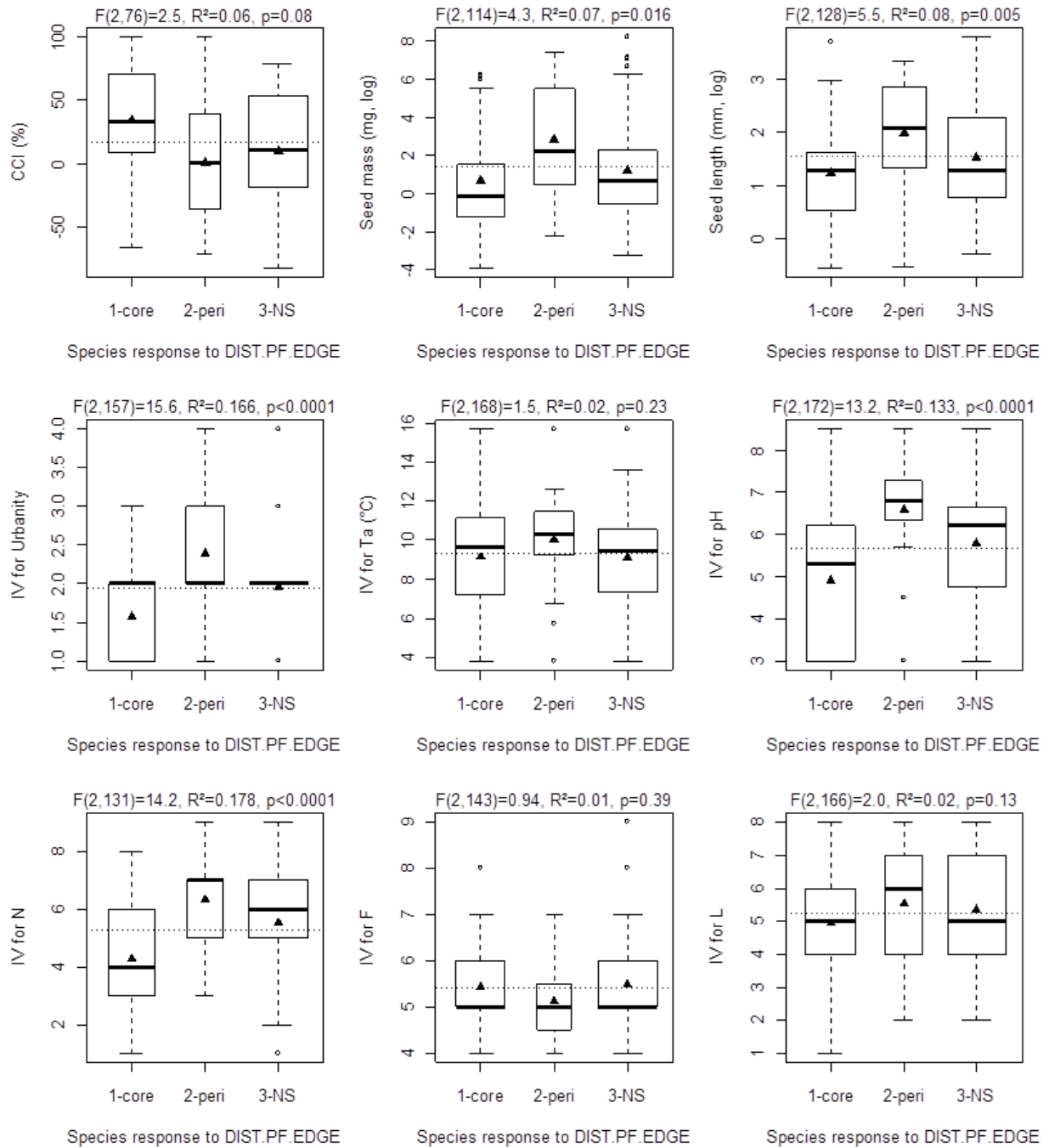


Figure 83. Variation des traits de vie (traits continus ou ordinaux) en fonction du profil de réponse à la distance à la lisière forestière actuelle : espèces de cœur, de périphérie ou non significatives (NS). Représentation en boîte à moustaches : extrême de la moustache inférieure, quantile 25%, médiane (bande épaisse noire), quantile 75% et extrême de la moustache supérieure. Le triangle noir indique la moyenne. Au-dessus de chaque graphe sont indiqués les résultats d'une analyse de variance à un facteur appliqué au trait en fonction du groupe de réponse à la lisière actuelle : valeur de F , coefficient de détermination et probabilité associée. Voir Tableau 15 pour les traits de vie des espèces. Tiré de Bergès *et al.* [601].

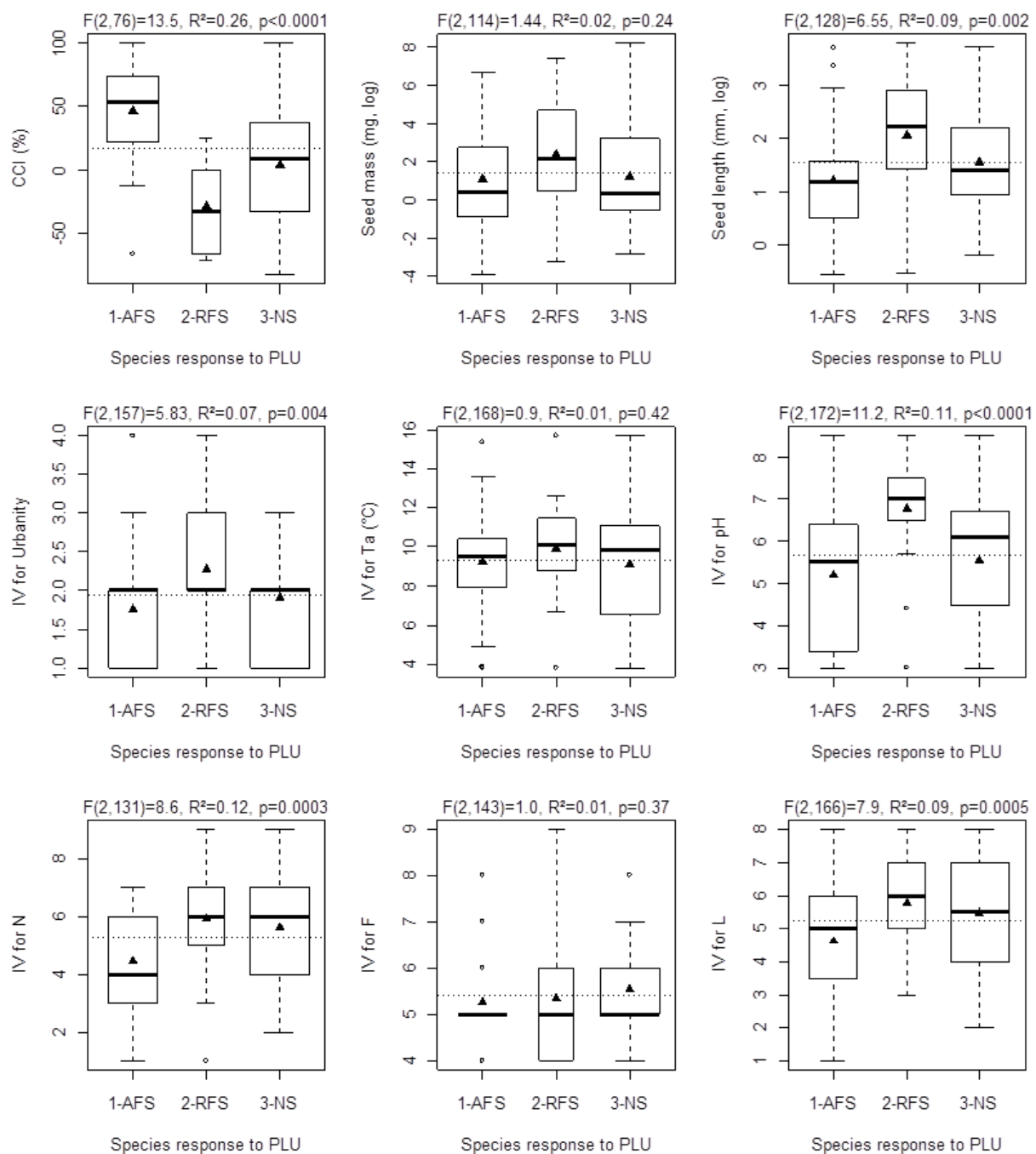


Figure 84. Variation des traits de vie (traits continus ou ordinaux) en fonction du profil de réponse à l'utilisation passée de terres : espèces de forêt ancienne (*AFS*), de forêt récente (*RFS*) ou non significatives (*NS*). Même légende que Figure 83. Tiré de Bergès *et al.* [601].

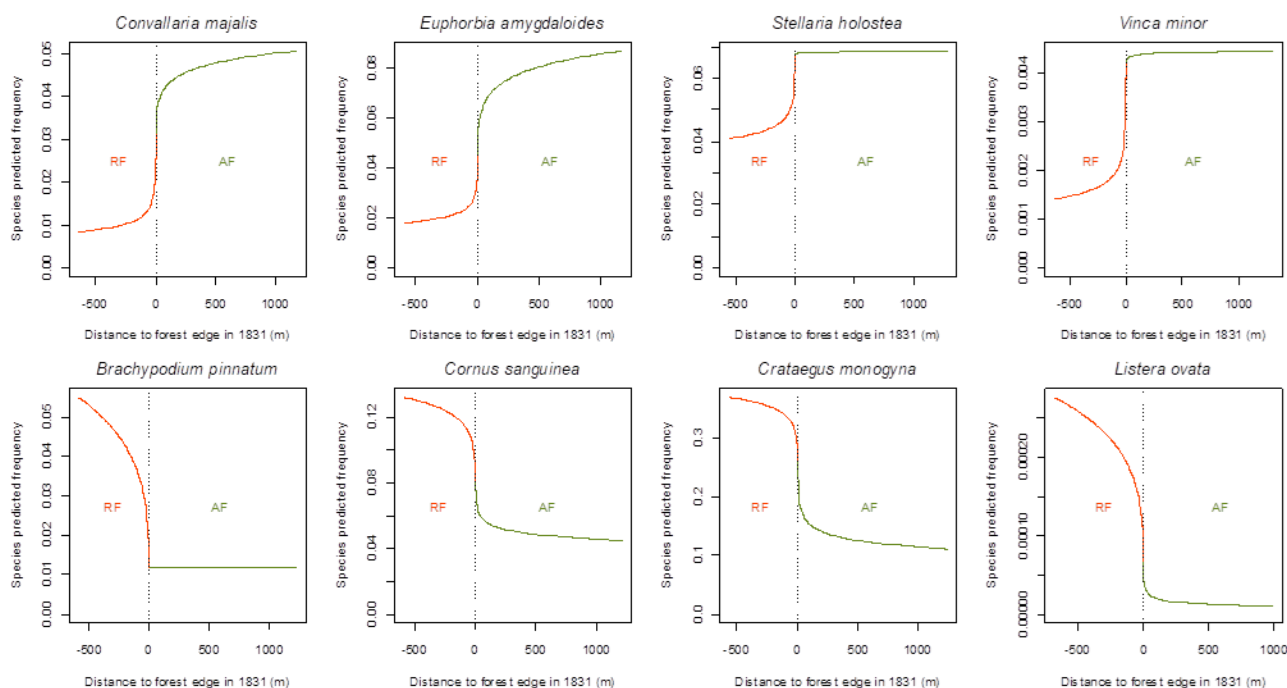


Figure 85. Probabilité de présence de l'espèce en fonction de la distance à la lisière de 1831, comme le prévoit le modèle incluant l'interaction entre la distance à la lisière en 1831 et l'utilisation passée des terres comme prédicteurs pour quatre plantes préférant les forêts anciennes : *Convallaria majalis*, *Euphorbia amygdaloides*, *Stellaria holostea* et *Vinca minor*; et quatre plantes préférant les forêts récentes : *Brachypodium pinnatum*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna* et *Listera ovata*. Par convention, les valeurs négatives de distance par rapport à la lisière forestière en 1831 correspondent aux points en forêt récente et les valeurs positives aux points en forêt ancienne. Le meilleur modèle retenu est le modèle incluant covariables environnementales et usage passée du sol pour *S. holostea* et *V. minor* et le modèle incluant covariables environnementales et distance à la lisière historique pour les six autres espèces. Tiré de Bergès *et al.* [601].

4.3.5.4 Discussion

L'analyse spatiale a révélé que les forêts récentes sont en moyenne plus proches de la lisière actuelle de la forêt que les forêts anciennes, ce qui confirme notre première hypothèse. Nous nous attendions à ce que la réponse des espèces à l'utilisation passée des terres concorde bien avec leur réponse à la distance à la lisière forestière actuelle. En effet, 37 espèces de cœur (63%) préfèrent la forêt ancienne et 21 espèces de périphérie (60%) préfèrent la forêt récente, confirmant ainsi notre seconde hypothèse : les espèces de forêts récentes présentent un profil de périphérie, alors que les espèces de forêts anciennes ont un profil de cœur [1295]. Par conséquent, l'effet lisière classiquement invoqué pour expliquer les variations spatiales liées aux filtres environnementaux de part et d'autre de la lisière [821] n'est pas le seul processus expliquant ce gradient à longue distance [117].

Conformément à notre troisième hypothèse, plusieurs traits liés à la capacité de dispersion des plantes discriminent la réponse à la distance à la lisière actuelle et à l'utilisation passée des terres.

Nous avons mis en évidence que la répartition spatiale de 42 plantes forestières n'était pas seulement expliquée par l'usage passé des terres, mais encore mieux par la distance à la lisière forestière la plus proche sur la carte d'État-major, ce qui confirme notre quatrième hypothèse pour ces espèces-là. Nous démontrons sur un gros jeu de données qu'une partie de la flore forestière (23% des espèces analysées) répond mieux au paysage historique qu'au paysage actuel et mettons en évidence un crédit de colonisation pour la flore de sous-bois en forêt récente. Ces résultats pourraient servir à quantifier la vitesse de colonisation des espèces associées aux forêts à longue continuité temporelle.

Enfin, pour d'autres espèces, le gradient à longue distance de la distribution des plantes entre périphérie et cœur des taches forestières s'explique mieux par les processus écologiques liés aux effets de lisière actuels que par le paysage passé.

La réponse des espèces en termes de trait de vie à la distance à la lisière forestière actuelle est conforme à l'effet lisière habituellement identifié dans la littérature [838, 840, 1291] : les espèces pionnières, rudérales, compétitives, exigeantes en nutriments et synanthropes sont plus fréquentes près des lisières forestières [840, 841], en raison de conditions microclimatiques spécifiques, d'apports agrochimiques plus élevés [832] et de perturbations plus fréquentes [834]. Cependant, nous avons détecté des gradients périphérie-noyau ayant une portée d'effet lisière beaucoup plus longue qu'on ne le pensait auparavant, ce qui suggère des processus sous-jacents autres que l'effet lisière à courte distance habituel, à savoir les dépôts atmosphériques, la pression d'abrouissement par les animaux ou la pression de semence. Les dépôts atmosphériques d'azote et de soufre diminuent de façon exponentielle avec l'augmentation de la distance de la lisière jusqu'à 8-180 m à l'intérieur de la forêt [833, 1327], car les lisières forestières perturbent le profil vertical du vent et causent une turbulence atmosphérique [1291]. En utilisant le même réseau de placettes de l'IFN-Ign et couvrant une plus grande superficie que la présente étude, nous avons montré précédemment (cf. § 4.3.4) que la valeur indicatrice moyenne d'Ellenberg pour l'azote (MIV.N) diminuait significativement sur plus de 500 m depuis la lisière externe et que cette portée d'effet lisière restait significative après contrôle des différences de climat, de sol et de type de peuplement forestier. Nous avons émis l'hypothèse que les gradients à longue distance pouvaient s'expliquer par des dépôts atmosphériques d'azote qui pénètrent plus profondément à l'intérieur de la forêt, ce qui va dans le sens d'études antérieures ayant détecté des effets lisière à plus de 500 m à l'intérieur de la forêt pour la valeur indicatrice moyenne d'Ellenberg de l'azote [832, 1294]. Ces effets à longue distance sont peut-être le signe d'effet distant de l'addition de nutriments dans les écosystèmes, qui les déséquilibrent à large échelle [1328]. D'autres processus écologiques pourraient être en cause, liés aux mouvements d'ongulés entre les habitats forestiers et les cultures pour se nourrir en lisière des forêts [1329] et à leur rôle en termes de dispersion des graines – endo- et épizoochorie – [1330] et de pression d'abrouissement [1331] dans les paysages tempérés.

Nos analyses soulignent aussi la difficulté pour séparer les différents mécanismes à l'œuvre et l'importance de considérer l'usage passé pour analyser l'effet d'autres facteurs de changement global [555, 1332]. Le meilleur modèle était un modèle combinant variables environnementales, distance à la lisière actuelle et usage passé du sol pour 24 espèces et les deux modèles "variables environnementales, distance à la lisière actuelle et usage passé du sol" et "variables environnementales et distance à la lisière passée" étaient équivalents pour sept espèces. Il a également été difficile de déterminer quels traits étaient liés exclusivement à l'effet de l'usage passé du sol ou à la distance à la lisière actuelle. Par conséquent, il n'a pas toujours été possible de séparer l'influence respective de l'effet de la lisière actuelle et du paysage passé. L'une des raisons pourrait être l'effet additif de ces facteurs sur les variables environnementales, comme c'est le cas de la teneur en éléments nutritifs de l'horizon organo-minéral : d'abord, les déforestations antérieures se sont produites plus fréquemment sur des sols plus riches en éléments nutritifs [552, 1122, 1333], de même que les reboisements s'installent sur des sols ayant en moyenne une teneur en nutriments plus élevée que les forêts existantes [601] (cf. § 4.2.4). Deuxièmement, les pratiques agricoles (c'est-à-dire la fertilisation) enrichissent les horizons supérieurs du sol en carbone, azote et éléments minéraux et ces changements persistent longtemps après le reboisement [497] (cf. § 4.2.4). Troisièmement, les dépôts atmosphériques azotés présentent un gradient décroissant de la lisière de la forêt vers l'intérieur [833, 1321]. Ces trois processus se combinent pour modifier la teneur en éléments nutritifs des horizons supérieurs du sol dans le même sens, ce qui pourrait expliquer pourquoi les communautés végétales ont des valeurs indicatrices moyennes plus élevées pour le pH et l'azote à la périphérie des forêts mais aussi dans les forêts récentes, même après avoir tenu compte des différences de sol entre sites.

4.3.5.5 Conclusions

Nous avons montré par cette analyse à large échelle que deux mécanismes sont responsables du gradient à longue portée périphérie-cœur : (1) le paysage passé et les processus de colonisation/extinction (2) les mécanismes liés à l'effet lisière actuel. Ceci suggère que les différences de communautés végétales entre les zones périphériques et centrales des massifs sont liées à la limitation de la dispersion et pas seulement aux filtres environnementaux. Nos résultats soulignent l'intérêt de combiner écologie historique et écologie du paysage [40, 1334, 1335] et ont des implications importantes pour la dynamique et la conservation des plantes forestières dans le contexte des changements climatiques [1336, 1337].

4.3.6 Effet des routes forestières sur la biodiversité floristique

4.3.6.1 Contexte

Les impacts écologiques des routes commencent à être assez bien connus (cf. § 3.4.7), mais les impacts des routes forestières, c'est-à-dire les routes non goudronnées qui ne servent qu'à l'exploitation forestière ou aux activités de loisirs en forêt, sont moins documentés [1338], notamment sur la diversité floristique [1339].

Les communautés végétales des bords de route sont déterminées par l'interaction entre l'arrivée des propagules et l'établissement des semis, ces deux processus étant fortement influencés par les caractéristiques des bords de route, la configuration du paysage et les pratiques de gestion et d'entretien des routes [863, 1340].

Par rapport aux peuplements forestiers adjacents, la gestion des bords de routes (talus, fossés, accotements) implique généralement de meilleures conditions de lumière, un fauchage fréquent de la végétation et des perturbations du sol récurrentes, autant d'éléments qui favorisent les espèces de milieu ouvert, les rudérales, les exotiques et les espèces compétitives, ce qui conduit en général à une diversité et une richesse spécifique plus élevée le long des routes²⁹⁸ [1339, 1341-1343]. De plus, les recherches se sont concentrées sur les plantes exotiques ou invasives²⁹⁹ [1339, 1340] et ont mis en évidence que les routes constituent des corridors ou des conduits de dispersion préférentiels pour ces espèces [1340, 1341, 1343-1349]. Cependant, les recherches ont moins porté d'attention à l'ensemble de la communauté floristique [1339, 1343, 1350].

Une plus grande abondance et diversité de plantes exotiques ou invasives le long des routes peut faciliter la propagation de ces espèces dans les habitats adjacents par un effet de débordement³⁰⁰ [1351], ce qui pourrait avoir des effets négatifs sur les communautés floristiques indigènes. La plus grande diversité floristique peut en effet masquer une moindre richesse en espèces forestières tolérantes au stress et à croissance lente sur les bords de route par rapport au peuplement adjacent. En effet, certaines espèces forestières sont incapables de se développer dans des environnements perturbés avec un faible couvert arboré et sont susceptibles d'être remplacées par des espèces plus compétitives [1342, 1352, 1353]. Dans ce cas, les routes peuvent être considérées comme des corridors indésirables [1354] (cf. § 3.5.3.1).

Les routes ont également le potentiel de contribuer à la conservation des espèces végétales indigènes³⁰¹, même rares ou en danger [1355-1360]. Les routes peuvent ainsi favoriser la dispersion de plantes forestières au sein des massifs forestiers par zoochorie, dans la mesure où les bords de routes attirent certains animaux [865, 870, 1339]. Ces éléments linéaires peuvent accueillir des populations végétales agissant comme des relais intermédiaires entre les zones d'habitat [1340, 1358]. Néanmoins, les bords de route ont les effets les plus positifs sur les espèces indigènes dans les paysages fortement touchés par l'agriculture intensive, l'urbanisation et la

²⁹⁸ Dans cette synthèse, 69% des études (45 sur 65) trouvent une abondance et/ou une diversité végétale significativement plus élevée dans les accotements linéaires que dans les habitats adjacents.

²⁹⁹ 32 des 45 études qui trouvent une abondance et/ou une diversité végétale significativement plus élevée dans les accotements linéaires que dans les habitats adjacents portaient sur les espèces exotiques.

³⁰⁰ *spillover effect*.

³⁰¹ Selon la synthèse de Lázaro-Lobo et Ervin [1340], 77% des études (433 sur 559) portant sur les espèces indigènes ont montré un effet positif des bords de route sur ces espèces.

gestion forestière ^[1360], tandis que les effets négatifs se concentrent dans les zones peu modifiées par l'homme ^[1340].

Les routes et autres éléments linéaires d'origine anthropique pourraient constituer dans certains paysages des voies de migration des plantes en réponse au changement climatique ^[1361], accroître la connectivité entre des populations isolées et augmenter la richesse des espèces végétales à l'échelle du paysage ^[902, 1362].

Par conséquent, les différences de richesse et de composition spécifique et fonctionnelle des communautés entre les bords de route et la forêt doivent être examinées en détail afin d'évaluer les compromis entre les effets positifs et négatifs des routes forestières.

Les impacts des routes forestières sur la biodiversité végétale ont généralement été étudiés à proximité immédiate de la route ^[1341, 1363-1366], mais peu d'études ont examiné l'effet des routes plus loin dans le peuplement adjacent ^[1345, 1367], 150 m étant la distance maximale étudiée ^[1343, 1368]. En outre, la majorité des forêts européennes sont gérées depuis des siècles (*cf.* § 4.2), ce qui signifie que les effets des routes forestières sur les communautés végétales ont une longue histoire, contrairement aux autres forêts étudiées dans les références citées ci-dessus qui ont souvent une histoire de gestion plus courte. Par conséquent, il est important de mieux connaître et comprendre les effets des routes sur la diversité spécifique et fonctionnelle de la communauté végétale, à grande distance et dans un contexte de longue histoire de gestion, ce qui est le cas des forêts françaises de plaine.

La construction et l'entretien des routes peuvent utiliser des matériaux exogènes dont les propriétés contrastent avec les sols existants. L'ajout de matériaux calcaires peut modifier le pH, la teneur en nutriments, l'humidité et la densité apparente du sol et favoriser l'établissement en bordure de route d'espèces exotiques, neutrocalcicoles ou nitrophiles ^[1353, 1369, 1370]. De plus, ces modifications peuvent s'étendre aux habitats adjacents *via* le transport de particules dans les poussières et le ruissellement des eaux ^[1352, 1353, 1370-1372]. Ce phénomène a été plus souvent observé dans les milieux ouverts mais il affecte aussi les habitats forestiers ^[1373, 1374]. En forêt, les travaux ont plus souvent concerné l'effet du chaulage sur les sols forestiers et la végétation de sous-bois ^[1375-1378]. Une seule étude conclut que les routes forestières à revêtement calcaire dans les environnements acides créent des conditions localement neutres à alcalines sur les bords de la route et dans les habitats adjacents ^[1374]. Des recherches sont donc nécessaires pour analyser l'effet de différents types de matériau de stabilisation de la route forestière (nature et origine) sur les communautés floristiques des bords de routes et des peuplements forestiers adjacents.

Les perturbations et les conditions environnementales en forêt changent au cours du cycle sylvicole. En futaie régulière, après la coupe de régénération, les espèces non forestières sont favorisées par la suppression de la canopée et les perturbations du sol (*cf.* § 4.1) ^[110, 1174, 1379]. Si l'on considère la route comme une source permanente d'espèces non forestières ou péri-forestières, il pourrait y avoir un effet cumulatif à long terme des coupes périodiques en forêt sur la pénétration de ces espèces dans les peuplements forestiers à proximité. Cela pourrait conduire à un changement dans les communautés végétales forestières et peut-être à un déclin des espèces forestières. Cependant, la pénétration d'espèces non forestières dans les peuplements peut être fortement limitée par la fermeture de la canopée qui suit la régénération du peuplement en futaie régulière (*cf.* § 4.1.5). Les perturbations et les conditions environnementales peuvent également changer sur les bords de route. Pris ensemble, ces faits suggèrent que les patrons de réponse des plantes à la distance à la route peuvent varier avec l'âge du peuplement adjacent³⁰² ^[1344].

³⁰² Plus précisément, les perturbations et les conditions de lumière sont similaires sur les bords de route et les coupes de régénération, mais différentes dans les peuplements matures et les bords de route jouxtant les peuplements matures. Par conséquent, nous pouvons faire l'hypothèse d'une plus grande similarité floristique entre les bords de route et l'intérieur des jeunes peuplements adjacents par rapport aux bords de route et l'intérieur de peuplements matures. Une hypothèse alternative serait que des successions floristiques distinctes se produisent dans les forêts et les bords de route en raison de différences persistantes dans les conditions écologiques, les régimes de perturbation et la banque de graines du sol.

Les traitements sylvicoles et la récolte du bois s'appuient sur les routes forestières mais aussi sur les cloisonnements qui traversent les parcelles forestières et sont connectées aux routes forestières. Les cloisonnements sont maintenus ouverts par le fauchage de la végétation pendant la phase de régénération des peuplements pour faciliter l'accès vers l'intérieur des peuplements (Figure 86b). Ils sont répartis uniformément dans les peuplements, notamment en forêt gérée de plaine où la gestion peut être intensive. Ensemble, les routes et les cloisonnements peuvent couvrir une surface significative qui offre les conditions d'un habitat de début de succession pendant la régénération des peuplements adjacents. Les routes et les cloisonnements sont fréquemment perturbés par la circulation des machines et des véhicules forestiers qui peuvent également servir de vecteurs de dispersion pour de nombreuses plantes (cf. § 3.4.2). Les cloisonnements ou les pistes de débardage peuvent entraîner un changement de la composition floristique du sous-bois au profit d'espèces rudérales, de milieu ouvert ou exotiques [1342, 1380-1382]. Nous avons donc émis l'hypothèse que les cloisonnements agissent comme des conduits et propagent les effets des routes en profondeur au cœur de la parcelle forestière, ce qui n'avait pas encore été testé auparavant.

L'interaction entre les routes et les pratiques de gestion au sein des parcelles forestières sur la biodiversité est une question cruciale pour définir des pratiques durables et répondre aux objectifs de conservation des forêts, tant à l'échelle locale qu'à celle du paysage, en particulier dans le contexte mondial d'intensification de la récolte de bois³⁰³ [177, 1383] (cf. § 3.2.5) et d'expansion des réseaux routiers³⁰⁴ [1384].

En effet, au cours des dernières décennies, la densité de routes forestières a augmenté dans les forêts gérées en France, où les routes servent depuis longtemps pour la récolte du bois et les travaux sylvicoles. Selon les chiffres de l'IFN-Ign, la superficie de forêts situées à plus de 500 m d'un chemin d'exploitation est passée de 27 à 22% entre 1985 et 1998. De même, le bilan patrimonial de l'ONF indique que la longueur des routes en forêt domaniale métropolitaine a augmenté de 4,3% entre 1999 et 2005 (30160 km de voirie), soit un rythme moyen d'augmentation annuelle de 0,6% [1385]. En parallèle, le recours à la mécanisation est devenu de plus en plus courant pour l'exploitation des bois en forêt depuis une cinquantaine d'années [1386], de même que pour l'entretien des bords de route.

De plus, la longueur totale de routes en terrain naturel en forêt domaniale métropolitaine a diminué entre 1999 et 2006 (-2,8%) au profit des routes empierrées et revêtues, et le mode d'entretien des routes a changé avec l'usage courant de matériaux de stabilisation venant de l'extérieur de la forêt (granulats de carrières, alluvions, gravats). Ces phénomènes risquent de se poursuivre puisqu'il était prévu dans le cadre du *Grenelle Environnement* et des mesures en faveur du "produire plus" de bois³⁰⁵ une amélioration du réseau actuel de desserte forestière et leur densification dans les zones jugées sous-équipées.

4.3.6.2 Objectifs et hypothèses

L'objectif général de nos travaux était de mieux connaître les différents rôles écologiques joués par les routes forestières sur la biodiversité de la flore dans un contexte de forêts gérées de plaine. A partir de trois études menées dans deux grandes forêts domaniales de plaine – Montargis et Orléans, Loiret – dans le cadre la thèse de C. Avon [1387] et d'un projet de recherche financé par la DEB-MEDD par la suite [1388-1390], nous avons cherché à répondre aux cinq questions suivantes :

- (1) Quelles sont les contributions – positives et négatives – des bords de routes forestières à la biodiversité floristique du massif forestier ?
- (2) Quel est le rôle du type de matériau utilisé pour stabiliser la route forestière sur la biodiversité du bord de route et du peuplement adjacent ?

³⁰³ Le volume total des prélèvements annuels de bois au niveau mondial est passé de 2,75 milliards de m³ à environ 3,0 milliards de m³ entre 1990 et 2011, soit une hausse annuelle de 0,8% en moyenne, avec des différences importantes entre régions que ce soit pour le bois de chauffage ou le bois d'œuvre/d'industrie : une hausse continue dans la zone tropicale, une baisse en zone boréale et tempérée et un prélèvement à peu près constant dans la zone subtropicale [1383].

³⁰⁴ Les prévisions estiment la construction de 25 millions de km de nouvelles routes d'ici 2050 à l'échelle mondiale [1384].

³⁰⁵ Objectif affiché au plan politique de hausse de 20 millions de m³ entre 2010 et 2020, non réalisé pour l'instant.

- (3) Jusqu'où l'effet de la route pénètre-t-il à l'intérieur de la parcelle forestière ?
- (4) L'effet de la route dépend-il de l'âge du peuplement adjacent ?
- (5) La présence de cloisonnements au sein de la parcelle influence-t-elle la réponse de la flore à la distance à la route ?

En se basant sur les résultats connus surtout pour les espèces exotiques, nos hypothèses de départ étaient les suivantes :

- Les bords de routes hébergent une flore riche et diversifiée composée d'un mélange d'espèces forestières et non forestières ;
- Dans un contexte de sols acides, les changements de composition floristique induits par la route (sur la route et dans le peuplement adjacent) sont plus forts lorsque la route est stabilisée par apport de matériaux alcalins que lorsque la route est en terrain naturel ^[1374, 1391] ;
- Une forte densité de routes et une part élevée de milieux ouverts (coupes) en forêt favorisent la pénétration d'espèces non forestières au sein des massifs forestiers, notamment par le biais des engins forestiers ^[1381] ;
- La route entraîne un recul des espèces forestières vers l'intérieur de la parcelle ;
- La portée de l'effet route dépend du type de peuplement adjacent à la route, avec une portée plus forte dans les parcelles en cours de régénération et dans les jeunes peuplements ;
- Les effets de la route sont accentués par la présence de cloisonnements dans la parcelle ;
- Les risques de banalisation des communautés végétales forestières sont modérés car les espèces colonisatrices rencontrent des barrières écologiques en forêt en raison de la très forte concurrence des arbres dès que le couvert arboré se referme ^[840].

4.3.6.3 Données et méthodes

Pour répondre à ces questions, nous avons installé trois dispositifs de terrain entre 2007 et 2011 en forêt de Montargis et en forêt d'Orléans (massifs d'Ingrannes et de Lorris) dans le Loiret.

L'étude 1 ^[1387] avait pour objectif de déterminer la portée de l'effet de routes empierrées dans le peuplement forestier et d'analyser comment l'effet route variait selon l'âge du peuplement adjacent, avec deux types de peuplement échantillonnés : des futaies de chêne sessile au stade gaulis-perchis (40-60 ans) et au stade futaie adulte (90 ans ou plus).

L'étude 2 ^[1389] visait à quantifier l'effet route dans des futaies à base de chêne sessile au stade coupe de régénération ou fourré-gaulis et à tester si les cloisonnements sylvicoles accentuaient la portée de l'effet route dans la parcelle.

Dans les études 1 et 2, nous avons cherché à échantillonner un gradient de distance à la route : des transects ont été installés perpendiculairement à l'axe de la route et plusieurs positions ont été définies le long de ce transect (Figure 86) : la première position était la banquette de la route, c'est-à-dire la zone aplanie de largeur variable adjacente à la bande de roulement ; la seconde correspondait à la limite exacte entre la route et le peuplement, définie comme le pied des arbres de lisière (cette lisière était toujours située sur le talus de la route) ; les positions suivantes variaient selon l'étude : trois distances dans l'étude 1 (5, 30 et 100 m) et six dans l'étude 2 (5, 10, 15, 20, 30 et 60 m). Les relevés de végétation portaient sur des bandes de 2 m de large sur 50 m de long dans l'étude 1 et sur des carrés de 2 x 2 m dans l'étude 2.

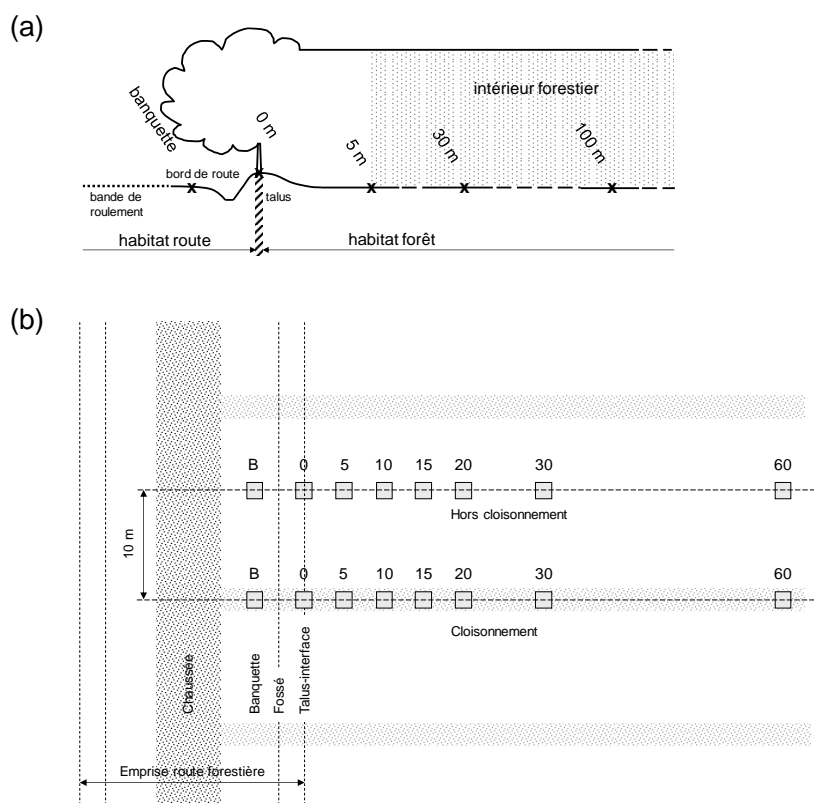


Figure 86. Illustration des plans d'échantillonnage mis en place pour étudier l'effet des routes forestières sur la diversité floristique. **(a)** Étude 1 : transect perpendiculaire à la route depuis la route vers l'intérieur du peuplement avec localisation des 5 positions (banquette, 0, 5, 30 et 100 m), disposé en peuplements jeunes et âgés. La position "0 m" correspond à la lisière entre la route et le peuplement forestier. **(b)** Étude 2 : transects perpendiculaires à la route depuis la route vers l'intérieur du peuplement avec localisation des 8 relevés (banquette, 0, 5, 10, 15, 20, 30 et 60 m) ; deux transects parallèles distants de 10 m ont été installés, l'un sur le cloisonnement, l'autre hors du cloisonnement.

L'étude 3 ^[1390] a cherché à évaluer la contribution de la route forestière à la diversité floristique du massif, à comparer l'effet du type de matériau utilisé pour stabiliser la route et à analyser comment l'âge du peuplement adjacent modulait la composition floristique sur la route et agissait sur les échanges d'espèces entre la route et le peuplement au cours de la succession. Nous avons échantillonné deux types de routes (routes calcarisées³⁰⁶ et routes en terrain naturel) et trois classes d'âge en futaie de pin sylvestre ou pin laricio : jeune (hauteur entre 1 et 6 m), moyen (9 à 15 m) et adulte (supérieure à 20 m).

Dans la troisième étude, nous avons installé un relevé de largeur variable afin de couvrir l'emprise totale de la route (talus droit, fossé droit, banquette droite, bande de roulement, banquette gauche, fossé gauche et talus gauche) et de longueur ajustée à cette largeur pour couvrir une surface de 2000 m². Un relevé ayant les mêmes dimensions a été positionné à 30 m à l'intérieur du peuplement forestier.

³⁰⁶ Nous qualifions ainsi les routes où des matériaux calcaires ont été apportés en quantité importante en vue d'améliorer les caractéristiques mécaniques de l'infrastructure.

4.3.6.4 Synthèse des résultats

4.3.6.4.1 Contribution des routes forestières à la biodiversité floristique du massif forestier

Dans les trois études, les cortèges floristiques sont extrêmement différents entre le bord de route et le peuplement adjacent (Figure 87). Quels que soient l'environnement stationnel ou sylvicole et le type de matériau de la route, la flore de bord de route est toujours plus riche que celle du peuplement adjacent, avec en moyenne entre 1,3 et 6,2 fois plus d'espèces en bord de route selon les études. Ainsi, dans l'étude 1, la richesse α est en moyenne de 53,9 espèces sur la banquette contre 32,2 espèces dans le peuplement forestier ^[1387].

La flore de la banquette est composée d'espèces typiquement forestières auxquelles s'ajoutent des espèces péri-forestières, d'ourlets préforestiers, de prairies, pelouses et tonsures et des rudérales. En général, ces espèces ont une stratégie compétitrice ou rudérale, sont héliophiles, nitrophiles et sont adaptées aux perturbations fréquentes par la fauche ou le tassement du sol par les engins. À l'inverse, le peuplement forestier héberge des espèces forestières tolérantes au stress, sciaphiles, à plus faible capacité de dispersion et de nombreuses bryophytes. Lorsque la forêt est située sur des stations acidiclinales à acidiphiles, le peuplement héberge également une flore acidiphile.

Les routes forestières peuvent héberger des espèces patrimoniales³⁰⁷, mais aussi des espèces potentiellement invasives³⁰⁸, espèces qui n'ont jamais été rencontrées dans les témoins forestiers à proximité (étude 3) ^[1390]. Les résultats pour les deux autres études sont plus nuancés³⁰⁹.

4.3.6.4.2 Rôle du type de matériau employé pour stabiliser la route

En forêt d'Orléans, nous avons noté des différences importantes de composition floristique entre routes calcarisées et non calcarisées (Figure 87, étude 3). Les routes en terrain naturel sont plus favorables à une partie de la flore acidiphile forestière et de milieu ouvert alors que les routes calcarisées sont favorables à la biodiversité ordinaire³¹⁰, dont une partie à composante forestière. Nous avons comptabilisé 35 espèces significativement plus abondantes sur route en terrain naturel contre 53 plus abondantes sur route calcarisée. En revanche, les deux types de routes ne se distinguent pas sur le plan de la fréquence des espèces patrimoniales ni des néophytes.

La dynamique de végétation de bord de route évolue avec la fermeture des peuplements mais cette évolution varie en partie selon le type de route (Figure 87, étude 3) : les routes en terrain naturel qui traversent les peuplements jeunes sont plus riches en espèces des tonsures et en espèces acidiphiles, ces deux indices étant les plus en adéquation avec le maintien du fond floristique local ; logiquement, la flore spécialisée des milieux ouverts acidiphiles s'étiole avec un fort couvert latéral et vertical.

³⁰⁷ Telles que : *Ajuga occidentalis*, *Arnica montana*, *Genista germanica*, *Oreoselinum nigrum*, *Osmunda regalis*, *Nardus stricta*, *Simethis mattiazzi*.

³⁰⁸ Telles que : *Conyza canadensis*, *Juncus tenuis*, *Erigeron annuus*, *Matricaria discoidea*.

³⁰⁹ Aucune espèce patrimoniale n'a été inventoriée dans les deux autres études. Nous avons relevé dans l'étude 2 une bryophyte invasive (*Campylopus introflexus*) et trois néophytes (*Conyza canadensis*, *Epilobium ciliatum* et *Orthodontium lineare*), toutes les quatre rencontrées uniquement à l'intérieur du peuplement. Aucune néophyte ou invasive n'a été détectée à Montargis (étude 1).

³¹⁰ C'est-à-dire l'ensemble des espèces qui n'ont pas de statut de protection particulier.

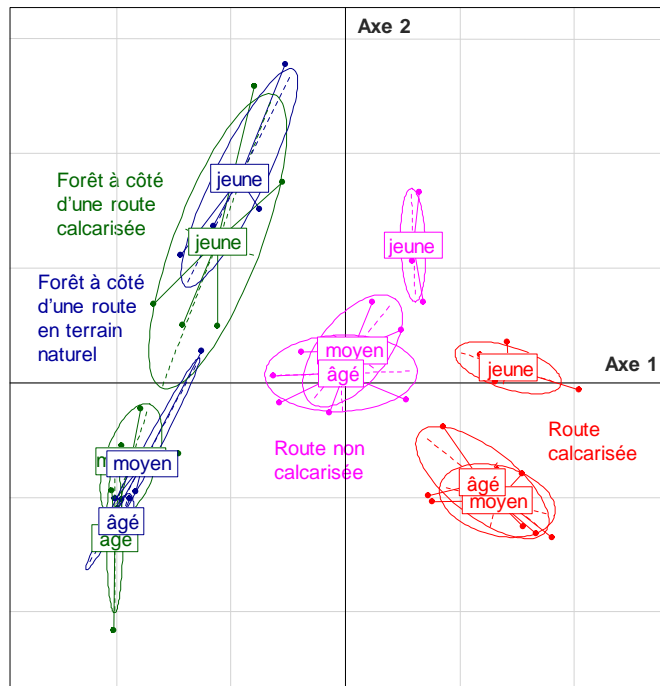


Figure 87. Graphe des relevés (étude 3) dans le plan factoriel (1,2) de l'ACC du tableau floristique en abondance-dominance (60 relevés x 182 espèces) répartis en 12 catégories croisant position par rapport à la route, type de substrat de la route et âge du peuplement forestier. Le premier axe oppose les bords de routes calcaires à droite et les forêts à gauche, les routes en terrain naturel étant en position intermédiaire. Le second axe oppose les jeunes peuplements (route ou forêt) en haut et les peuplements moyens ou âgés en bas. Données extraites de Bergès *et al.* [1390].

4.3.6.4.3 Portée de l'effet route

La diminution de la fréquence des espèces non forestières est forte et rapide au-delà du talus de la lisière, alors que la décroissance de la fréquence des périforestières est plus progressive (Figure 88 et Figure 89) ; en revanche, la richesse en espèces forestières augmente sensiblement avec la distance à la route. Cependant, la portée de l'effet route varie en fonction de l'âge du peuplement adjacent à la route (Figure 88 et Figure 89, cf. § 4.3.6.4.1). Les ACC indiquent que la portée de l'effet lisière s'arrête à 5 m de la lisière à Montargis (étude 1), mais va au moins jusqu'à 20 m à Orléans (étude 2). De plus, plusieurs espèces non forestières parviennent à pénétrer bien au-delà et peuvent aller jusqu'à 60 ou 100 m. A l'inverse, certaines herbacées forestières et des bryophytes ont un profil de réponse indiquant un évitement de la route pouvant aller jusqu'à 30 m dans l'étude 2. Les talus marqués rencontrés systématiquement à Montargis en bord de route (étude 1) constituent un habitat optimal pour plusieurs bryophytes, dans la mesure où l'éclaircissement et la topographie du talus (maintien du sol nu) sont favorables aux bryophytes pionnières [1387]. Ce résultat n'a pas été retrouvé pour la forêt d'Orléans, en raison de l'absence de talus marqués.

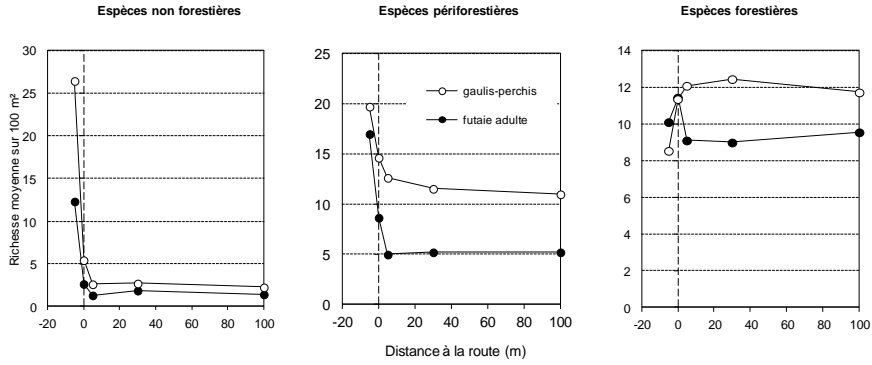


Figure 88. Richesse spécifique moyenne (100 m²) pour les espèces non forestières, périforestières et forestières en fonction de la distance à la route et de l'âge du peuplement en chênaie sessiliflore (gaulis-perchis (○) ou futaie adulte (●)) (étude 1). Extrait d'Avon *et al.* [1387].

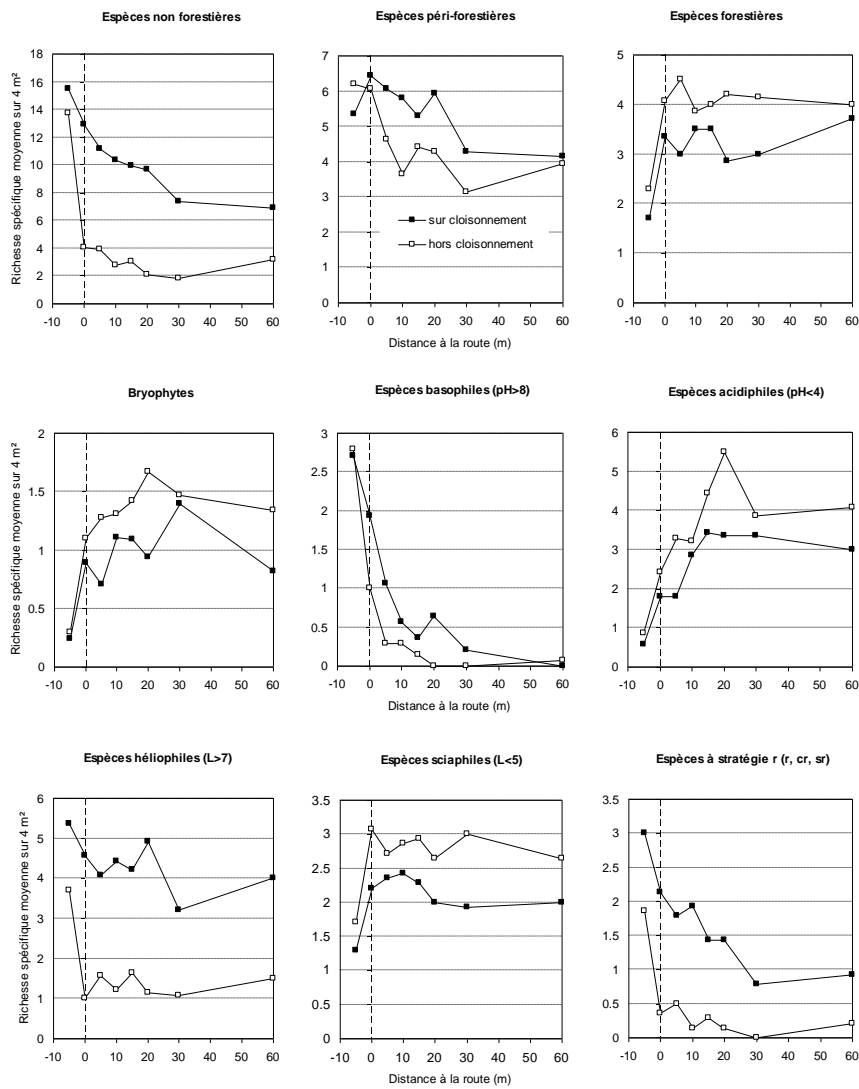


Figure 89. Richesse spécifique moyenne (4 m²) pour neuf groupes fonctionnels en fonction de la distance à la route et de la position par rapport au cloisonnement en chênaie sessiliflore de moins de 6 m de haut (étude 2) : espèces non forestières, périforestières, forestières (vasculaires uniquement), bryophytes, espèces basophiles, acidiphiles, héliophiles, sciaphiles et à stratégie de Grime de type R. Pour ces deux figures, les préférences d'habitat sont basées sur *Baseflor* [1049], l'écologie sur les valeurs indicatrices d'Ellenberg ou d'Ecoplant [1124] et la stratégie adaptative de Grime sur *Bioflor* [1126]. La position "0 m" correspond à la lisière entre l'emprise de la route et le peuplement forestier. Extrait de Bergès *et al.* [1390].

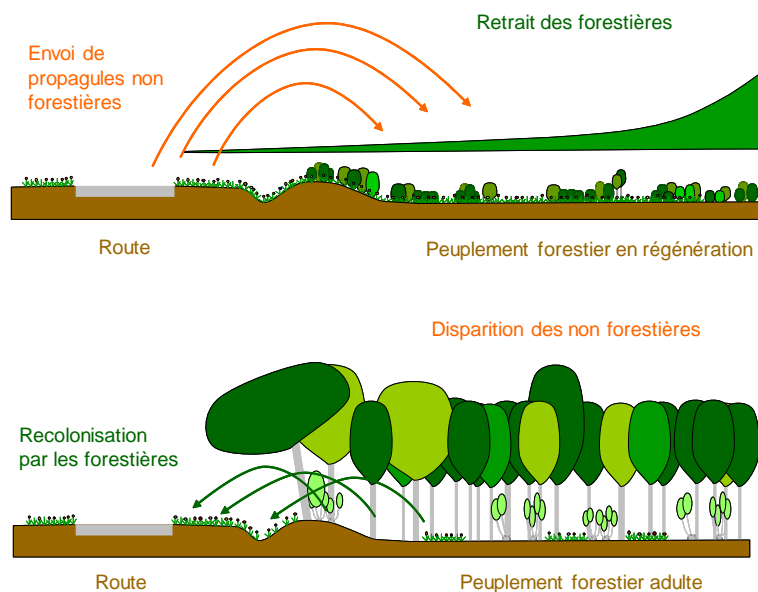


Figure 90. Dynamique de colonisation des espèces allant dans deux sens au cours du cycle sylvo-cultuel : de la route vers le peuplement adjacent pour les non forestières et du peuplement vers la route pour les forestières. Tiré de Bergès *et al.* [1388].

4.3.6.4.1 Rôle de l'âge du peuplement

Ces études menées en chênaie ont permis de mettre en évidence une dynamique de colonisation des espèces allant dans les deux sens au cours de la succession forestière : de la route vers le peuplement adjacent et depuis le peuplement vers la route (Figure 90). Le mécanisme proposé peut être décrit ainsi : lors de la phase de régénération, les routes contribuent à alimenter la parcelle adjacente en espèces péri- et non forestières car les conditions de milieu dans la parcelle sont favorables à leur installation pendant quelques années (ouverture, perturbations de la litière et du sol, fréquentation accrue par les animaux). C'est ce que nous montre le gradient de composition depuis la route. L'effet source de graines de la route s'estompe une fois le peuplement refermé, et la longueur du cycle actuel en chênaie (jusqu'à une prochaine ouverture forte de la canopée) limite fortement le maintien des espèces non forestières dans la parcelle. A l'inverse, certaines espèces forestières, chassées loin du bord de la route au moment de la coupe de régénération, se retirent à l'intérieur de la parcelle, puis recolonisent peu à peu la banquette lorsque l'ombrage des arbres augmente en bord de route et que les perturbations diminuent (baisse de la fréquence de fauche des bords de route), c'est-à-dire que le milieu ressemble plus à l'intérieur forestier (Figure 90). La réponse est par ailleurs légèrement modulée par le type de matériau de la route.

4.3.6.4.2 Rôle des cloisonnements dans les peuplements jeunes

L'effet de la route est plus fort sur le cloisonnement qu'en dehors du cloisonnement puisqu'il porte jusqu'à 20 voire 60 m pour certaines espèces (Figure 90), alors qu'il s'arrête à 10 m hors cloisonnement [1389]. Les cloisonnements sont identifiés comme une voie de pénétration préférentielle pour les espèces non forestières, la route jouant le rôle de source de graines. Sur les cloisonnements, l'entretien régulier, les perturbations et le tassement du sol par les engins maintiennent des conditions d'habitat favorables à une végétation de début de succession ayant des similarités avec la végétation présente en bord de route. De plus, la circulation des engins forestiers peut contribuer par agétochorie à disperser les espèces dans la parcelle à partir de la route [1381].

La banquette de la route et le cloisonnement hébergent des espèces qui partagent un ensemble de traits qui sont largement dominants sur la banquette et majoritaires sur le cloisonnement (Figure 90) : espèces non forestières, héliophiles et basophiles, annuelles, à stratégie plus rudérale, barochores, épizoochores, à graines légères et courtes [1389]. Au contraire, l'intérieur de la parcelle hors cloisonnement héberge des espèces peu fréquentes ou absentes de la banquette et qui peuvent se retrouver sur le cloisonnement, en particulier pour les

distances les plus éloignées de la route (Figure 90) : espèces forestières, sciaphiles et acidiphiles, bryophytes, chaméphytes, phanérophytes et endozoochores ^[1389].

4.3.6.5 Discussion et recommandations de gestion

Ces trois études ont mis en évidence les rôles multiples joués par les routes forestières, antagonistes et difficilement dissociables : les avantages et inconvénients pour la biodiversité floristique des sites étudiés ont été synthétisés dans le Tableau 17 en distinguant les bords de routes et les effets induits sur le peuplement adjacent. Les différences de résultats en termes d'espèces patrimoniales, néophytes et invasives sont certainement liées à la fois aux différences de pression d'échantillonnage, d'âge des peuplements, de conditions stationnelles, de contexte paysager, de gestion et de fréquentation entre études. De plus, la faible occurrence de néophytes ou d'invasives observée dans nos études est certainement liée à la localisation des études, au cœur de grands massifs forestiers constitués de forêts anciennes, c'est-à-dire de zones restées à l'état forestier depuis le début du 19^{ème} siècle (cf. § 3.3.2) et moins soumises à la fréquentation humaine et aux perturbations que les périphéries de massifs ^[1392] ou que les forêts récentes installées sur d'anciens sols agricoles ^[1393].

4.3.6.5.1 Densité des routes

La première étude indique que les effets des routes forestières ont une portée limitée, inférieure à 5 m ^[1387]. La seconde étude montre que les cloisonnements d'exploitation créés à l'occasion des coupes de régénération et la circulation des engins sur les routes et les cloisonnements accentuent la portée de l'effet route parfois jusqu'à 60 m, en facilitant l'introduction d'espèces non forestières au cœur des parcelles et en repoussant certaines herbacées forestières et les bryophytes loin de la route ^[1389].

Tableau 17. Synthèse des avantages et inconvénients des routes forestières pour la biodiversité floristique située sur les bords de routes et dans des peuplements forestiers adjacents. Tiré de Bergès *et al.* ^[1388].

	Points positifs	Points négatifs
<i>A- Bord de route</i>		
Contribution à la biodiversité globale	<ul style="list-style-type: none"> - Richesse beaucoup plus élevée en bord de route - Présence d'espèces patrimoniales - Habitat refuge pour les cortèges d'espèces de prairie, de pelouses et de tonsures 	<ul style="list-style-type: none"> - Présence d'espèces exotiques et potentiellement invasives - Baisse des bryophytes et de certaines forestières
Utilisation de calcaire pour la route	<ul style="list-style-type: none"> - Apport d'espèces basophiles, dont des espèces forestières 	<ul style="list-style-type: none"> - Modification du pH du sol posant problème en contexte stationnel acide - Baisse des acidiphiles de milieu ouvert et acidiphiles forestières
<i>B- Effet adjacent</i>		
Contribution globale	-	<ul style="list-style-type: none"> - Diffusion des espèces non forestières en forêt - Retrait entre 5 et 20 m des espèces peu tolérantes aux perturbations fréquentes (forestières, sciaphiles, bryophytes)
Rôle de l'âge du peuplement	<ul style="list-style-type: none"> - Refuge et source d'espèces forestières en peuplement âgé ou très âgé 	<ul style="list-style-type: none"> - Effets ci-dessus (diffusion et retrait) plus forts dans les coupes de régénération et les stades jeunes
Rôle du cloisonnement	-	<ul style="list-style-type: none"> - Permet la pénétration des cortèges d'espèces non forestières en forêt (20 à 60 m) - Elimination des forestières, les bryophytes et les acidiphiles (20 à 60 m)
Utilisation de calcaire pour la route	-	<ul style="list-style-type: none"> - Modification du pH du sol jusqu'à 5 m en contexte stationnel acide - Retrait des espèces forestières acidiphiles dans le peuplement

Ces rôles combinés des coupes, des entretiens sylvicoles et du passage des engins vis-à-vis de la biodiversité floristique réclament donc une attention particulière. Mener une régénération en forêt de plaine sans route à proximité de la parcelle n'est pas envisageable mais il est important de s'interroger sur une hausse générale de la densité de routes dans un massif. En effet, l'accroissement des prélèvements de bois dans la forêt française souhaité par les politiques forestières (cf. § 3.2.5) pourrait conduire à une hausse du pourcentage de coupes et à une intensification de l'utilisation des routes et des cloisonnements.

4.3.6.5.2 Densité des cloisonnements

Dans le cas des cloisonnements, plusieurs travaux soulignent l'importance de bien respecter la circulation des engins sur le réseau de chemins de débardage au moment des coupes plutôt que de diluer de manière anarchique leur circulation dans toute la parcelle [1382, 1394]. Cette recommandation est motivée par deux arguments importants : l'intérêt de laisser des zones non perturbées de grande taille au sein de la parcelle et le fait qu'en faisant expérimentalement varier le nombre de passages, les modifications du sol et de la flore suite au passage d'engins s'observent au cours des tous premiers passages mais ne s'accroissent guère au-delà. Certaines études suggèrent toutefois que la résilience des sols perturbés est très faible et que les effets perdurent pendant plusieurs décennies.

Le réseau de cloisonnements observé en forêt d'Orléans est déjà dense puisqu'il couvre plus de 10% de la surface des parcelles étudiées (un cloisonnement de 3 m tous les 25 m). Les recommandations se situent entre 16 et 30 m d'espacement d'axe en axe et à 4 m de largeur [1395]. Il serait souhaitable de revoir la densité des cloisonnements et la fréquence de leur entretien de manière à limiter les impacts négatifs sur les sols et la biodiversité floristique forestière, sans réduire de manière nette le service offert ni augmenter les coûts d'exploitation. L'observatoire des impacts de l'exploitation forestière [1396] indique que la surface parcourue par les engins se situe en moyenne à 34% mais varie de 8 à 60% selon les types de chantiers (feuillus, résineux, coupe rase, éclaircie). L'observatoire a aussi montré qu'un pas de cloisonnement de 50 m n'était pas compatible avec la majorité des moyens d'exploitation existants et que dans ce cas, les engins étaient amenés à circuler en dehors des cloisonnements [1395]. Allant dans le même sens que le guide du FCBA et de l'ONF "Pour une exploitation respectueuse des sols et de la forêt" (programme PROSOL), la petite mécanisation (cheval, cheval de fer, mini-débardeur) et le débardage par câble-mât en plaine peuvent être des solutions viables à promouvoir pour réduire sensiblement la densité des cloisonnements et abaisser la surface totale de circulation des engins dans la parcelle [1397], sans nécessairement accroître les coûts directs et indirects d'exploitation [1398].

4.3.6.5.3 Choix des matériaux de stabilisation de la route

Nous avons montré que l'apport de matériaux calcaires pour stabiliser les routes dans un contexte de sols acides augmente le pH du sol et nuit aux espèces acidiphiles des forêts et des tonsures [1389, 1390], ce qui est en accord avec d'autres travaux [1374, 1391]. Ce point est préoccupant dans un contexte de sols acides comme en Orléanais, déjà souligné sur ce massif par Grandjean [1399] à la suite de l'apparition d'orchidées en bord de routes empierrées avec des granulats calcaires. La présence d'orchidées sur les bords de routes est constatée dans plusieurs pays [1400, 1401]. Toutefois, les niveaux de richesse atteints en espèces patrimoniales et la fréquence d'espèces invasives ne sont pas différents entre les deux types de routes.

La prudence est de mise car le recours à des granulats calcaires pour stabiliser les routes ne remonte qu'à une vingtaine d'années et les changements de végétation pourraient donc se poursuivre et s'amplifier. En effet, des recherches menées sur l'impact écologique de la poussière calcaire diffusée lors des passages de véhicules, notamment en période sèche, soulignent des effets cumulatifs pouvant porter sur plusieurs centaines de mètres sur le sol et la végétation, notamment dans les milieux acides comme les tourbières et les landes [1372]. La lixiviation des éléments alcalins de la route vers les milieux adjacents serait selon d'autres travaux le principal mécanisme à l'origine des changements observés [1391]. Les conséquences sur la végétation forestière s'apparentent d'ailleurs à celles engendrées par la fertilisation par amendements calcaires en sol acide [1377].

Nous conseillons donc d'utiliser le plus possible, pour l'entretien des chaussées, des matériaux endogènes ne modifiant pas le pH du sol. Ceci évitera d'augmenter la part des stations calcicoles dans ces grandes zones de milieux acides et d'en modifier le pool d'espèces. Nous invitons donc le gestionnaire à réfléchir à d'autres moyens de stabiliser les routes, comme par exemple l'utilisation de liants hydrauliques pour la réhabilitation des routes ^[1402], sous réserve que ces liants n'aient pas d'impact environnemental. Bien entendu, les choix doivent être raisonnés au regard du surcoût éventuel de revêtements alternatifs. Un levier d'action serait de restreindre davantage la circulation des véhicules sur les routes forestières par réglementation : cela limiterait le besoin de stabilisation, tout en réduisant la diffusion de poussière calcaire dans l'air et l'apport de graines transportées par les véhicules.

Dans le cas de la forêt d'Orléans, l'apport de matériaux alcalins sur des routes forestières actuellement acides est impérativement à proscrire dans les zones hébergeant une flore patrimoniale typique des milieux acides et tout particulièrement sur les sols les plus humides. Une cartographie et un suivi de ces routes devrait être prévu à l'échelle du massif d'Orléans. En effet, il ne faut pas exclure que certains habitats hébergeant une flore patrimoniale acide ne soient pas définitivement dégradés suite à l'emploi de ces matériaux.

De plus, à la suite de quelques observations ponctuelles sur le terrain, substituer à l'emploi de matériaux calcaires des gravats rudéraux (souvent issus de démolition de bâtiments et mélangés à de la terre) serait une très mauvaise alternative, dans la mesure où ce type de substrat a visiblement l'inconvénient d'introduire un cortège d'espèces rudérales (apport de graines dans la terre) peu présentes sur la zone d'étude ^[1369].

4.3.6.6 *Conclusions et perspectives*

Même si ces travaux n'ont porté que sur la flore vasculaire et les bryophytes terricoles, ils indiquent que les rôles des routes forestières sont multiples, antagonistes mais indissociables. Au plan négatif, nous avons mis en évidence que les routes favorisent la pénétration des cortèges d'espèces non forestières en forêt et le retrait des forestières, des bryophytes et des acidiphiles jusqu'à 20 à 60 m dans la parcelle forestière. Nous avons également observé, lorsqu'un matériau calcaire était utilisé pour stabiliser la route forestière en contexte stationnel acide, une modification du pH du sol jusqu'à 5 m dans la parcelle forestière et le retrait des espèces forestières acidiphiles dans le peuplement forestier.

Ces résultats permettent de fournir des recommandations aux gestionnaires et d'en discuter leur faisabilité, à savoir : (1) mieux raisonner la densité des routes forestières et des cloisonnements en intégrant leurs impacts sur la biodiversité et (2) employer des matériaux de stabilisation neutres vis-à-vis du pH des sols environnants. Nous recommandons aux gestionnaires d'une part la mise en place de suivis de la flore des bords de routes et d'autre part une adaptation raisonnée et concertée des pratiques de gestion.

Un aspect que nous n'avons pas abordé dans nos travaux sur les routes concerne l'influence des modalités d'entretien des bords de routes sur la diversité floristique et leur rôle pour conserver la flore associée aux milieux ouverts ^[1403]. Plusieurs travaux ont souligné en effet que les bords de routes pourraient constituer des habitats de substitution pour les espèces de prairies et d'autres milieux ouverts ^[1404, 1405] dans un contexte où ces milieux sont globalement en déclin ^[1406]. En effet, les régimes de gestion et les conditions abiotiques des bords de route sont en partie similaires à ceux des prairies semi-naturelles fauchées ou pâturées ^[1407]. La gestion des habitats de prairie pour la biodiversité nécessite généralement l'élimination de la végétation, par exemple en tondant, en pâturant ou en brûlant, ce qui a pour effet de ralentir ou d'arrêter la succession végétale vers des communautés ligneuses ^[1408]. Cependant, en raison des activités de construction et de gestion spécifiques aux bords de route, l'impact du fauchage et du pâturage sur la biodiversité en bordure de route pourrait être différent des effets documentés de la gestion des prairies. La préparation du sol, le creusement de fossés, l'utilisation de sel pour le dégivrage et d'autres mesures de construction et d'entretien de ces infrastructures pourraient modifier les effets de la gestion des bords de route. De plus, les bords des routes reçoivent un afflux continu de nutriments et de cations basiques *via* le ruissellement des eaux de surface de la route. La température plus élevée au niveau de la voirie contribue en plus à créer un environnement spécifique des bords de route, ce qui ne les rend pas directement comparables avec d'autres habitats de prairie.

Une revue systématique de l'effet des pratiques d'entretien des bords de routes sur la diversité des plantes vasculaires (par différentes interventions à l'exception des traitements phytosanitaires) souligne qu'une très large majorité des études se sont intéressées au fauchage ^[1403]. Cette revue systématique conclut que la richesse spécifique est plus élevée sur les bords de route fauchés une ou deux fois par an avec retrait de la biomasse fauchée que sur les bords de route non fauchés, et est plus élevée si le fauchage a lieu deux fois qu'une seule fois par an ^[1403]. Des effets similaires, mais moins prononcés, ont été constatés sur la diversité spécifique. De plus, le fauchage a un effet négatif sur l'abondance des ligneux, et l'augmentation de la fréquence de fauche a un impact négatif sur l'abondance des graminoides. Selon cette synthèse, pour augmenter la richesse en espèces végétales, les bords des routes devraient être fauchés chaque année, de préférence deux fois par an, et le foin enlevé après chaque fauche ^[1403].

Sur un plan scientifique, les mécanismes à l'origine des différences d'abondance et de diversité végétale entre les routes et les habitats adjacents sont mal connus. L'hypothèse selon laquelle les routes reçoivent plus de graines (produites localement ou par dispersion) que les habitats adjacents a été encore peu explorée ^[1339]. Une attention devrait être portée sur l'abondance des graines le long de transects ou dans des placettes situées sur les routes et dans les habitats adjacents ^[681, 1409]. Pour documenter l'origine des graines, il faudrait utiliser des méthodes plus sophistiquées telles que les marqueurs génétiques ^[1410], les isotopes ^[1411], le radiopistage ^[1412], les graines artificielles ^[1413], les graines colorées ^[1414], ou avoir une connaissance approfondie de la façon dont le mouvement des vecteurs de dispersion est influencé par la structure du paysage ^[1415]. A cet égard, une attention plus forte devrait être portée au rôle joué par l'hémérochorie dans la dissémination des plantes, un phénomène sans doute largement sous-estimé (*cf.* § 3.4.2). Outre le dépôt des graines, il faudrait mieux comprendre comment ces structures linéaires influencent les processus de recrutement et de persistance des espèces³¹¹ ^[1339, 1416]. Mieux comprendre le rôle des bords de routes comme corridors écologiques pour les plantes forestières est souhaitable, en particulier pour préciser en quoi ce rôle pourrait différer de celui d'autres éléments linéaires comme les haies ^[1417], et en quoi il pourrait varier selon le contexte paysager ^[1340].

4.3.7 Conclusions et perspectives

Les avancées et conclusions tirées de mes travaux d'écologie du paysage peuvent se résumer en six points.

1- La structure et de la composition du paysage ont des effets sur la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés forestières vasculaires et non vasculaires. Même si ces effets sont de magnitude moindre que ceux liés à la gestion forestière et aux conditions d'habitat locales (*cf.* § 4.1), ils expliquent une part significative des variations de biodiversité. De plus, l'échelle d'influence fonctionnelle du paysage que nous avons détectée (400 ha, *cf.* § 4.3.3) dépassent largement le cadre généralement admis quant aux capacités de dispersion des plantes forestières, et militent pour poursuivre activement les recherches sur cette question pour les plantes de sous-bois. De façon générale, nos résultats contribuent à souligner l'importance des phénomènes de dispersion des espèces au niveau du paysage et la nécessité de prendre en compte ces processus dans les recherches en écologie des communautés forestières.

2- Plusieurs résultats originaux sur les liens entre le paysage et la flore du sous-bois peuvent être rappelés : le rôle globalement positif, pour la plupart des plantes, des milieux ouverts présents dans le paysage (zones cultivées, coupes forestières, jeunes peuplements). Couplé aux nombreux résultats obtenus sur la réponse positive de la flore aux perturbations locales (*cf.* § 4.1), ceci confirme le rôle central des perturbations à l'échelle locale et paysagère dans le maintien de la diversité floristique dans les massifs forestiers. Un second gradient de gestion d'importance est celui lié à la composition en essences qui impacte la composition spécifique et fonctionnelle des communautés forestières au niveau local et au niveau paysager. Un bémol toutefois est l'effet négatif de la lisière forestière et de la route forestière sur une partie des plantes forestières (voir point 5 ci-dessous).

³¹¹ Survie et germination des graines, survie des plantules et croissance des jeunes plants.

3- En complément d'une approche qui voit le paysage selon sa composition (quantité de milieux ouverts ou de milieux fermés, quantité de peuplements feuillus ou de résineux à l'échelle du paysage), nous avons mis en évidence un effet de l'hétérogénéité de structure ou de composition du paysage sur la diversité floristique, en testant l'hypothèse de l'hétérogénéité intermédiaire, qui fait écho au niveau local à l'hypothèse de la perturbation intermédiaire. Si cette hypothèse a été abordée en détail en forêt de montagne (cf. § 4.3.2), il serait intéressant de tester l'hypothèse *IHH* dans un contexte de forêt de plaine en utilisant les données de la thèse de C. Avon [1249]. Plus précisément, les travaux menés dans un contexte de forêt de montagne à hétérogénéité complexe ouvrent des pistes de recherche pour : (1) mieux comprendre à quelle échelle spatiale (diversité α ou γ) pourraient se manifester des relations de forme quadratique entre richesse spécifique des plantes et hétérogénéité du paysage et (2) tester si des relations similaires se présentent pour d'autres groupes taxonomiques. De plus, nos résultats ont montré que la forme et la magnitude des relations entre la richesse spécifique locale et hétérogénéité du paysage dépendent des critères et des indices utilisés pour quantifier l'hétérogénéité.

A l'instar des récents travaux menés sur les paysages agricoles [1418-1420], une meilleure connaissance des liens entre biodiversité et hétérogénéité de composition paysagère (nombre ou diversité des modes de traitement, des types d'essences, des classes d'âge) et de configuration paysagère (moyenne et variabilité de la taille des parcelles) pourrait alimenter les préconisations de gestion forestière à l'échelle du paysage. Le rôle de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité floristique est approfondi dans le projet (cf. § 5.3.2).

4- Comme les actions de gestion dans les paysages anthropisés façonnent leur composition et leur structure (modes de traitement, répartition des classes d'âge, taille des parcelles), mieux comprendre leurs effets sur la biodiversité permet d'orienter les actions de gestion et d'aménagement vers des pratiques plus favorables à la biodiversité. Néanmoins, pour établir des recommandations précises vis-à-vis de la gestion forestière, par exemple pour la quantité totale, la configuration des coupes ou la place des feuillus et des résineux au sein d'un massif forestier, les approches empiriques sont peut-être insuffisantes et il serait utile de passer à des travaux de simulation basés sur des scénarios d'évolution du paysage [1421]. En prenant des espèces modèles (forestière sensible, exotique, invasive) comme cas d'études, simuler des variations de la distribution des coupes (taille des taches, distance entre taches) dans un paysage donné permettrait de mettre en évidence les seuils au-delà ou en-deçà desquels l'espèce est menacée ou au contraire peut se maintenir [1249]. Ces pistes de recherche, nourries également des travaux et des approches de conservation de la connectivité (cf. § 4.4), sont développées dans le projet (cf. § 5.3.2).

5- Nos résultats concernant les très longues portées d'effet lisière (cf. § 4.3.4) et les portées des effets routes (cf. § 4.3.6) sur la distribution des plantes de sous-bois ont souligné l'importance des zones de cœur forestier et des zones éloignées des routes pour la conservation de la biodiversité forestière, même si le signal est de plus faible ampleur que celui liés aux conditions d'habitat local (cf. § 4.3.1.3.3). À l'instar des recherches menées en forêts équatoriales et tropicales [65, 1384], nous proposons d'étudier en détail dans le projet la biodiversité des zones forestières éloignées des influences anthropiques en forêt tempérée (cf. § 5.3.1).

6- La mise en évidence de profils de distribution de plantes de sous-bois qui sont mieux expliqués par la distance à la lisière forestière de 1840 que par la distance à la lisière forestière actuelle, dans un contexte de reforestation massif, souligne l'existence d'un crédit de colonisation marqué au sein des communautés végétales de forêts récentes, en lien avec les faibles capacités de dispersion et de recrutement des espèces de forêts anciennes. Ces résultats illustrent l'intérêt d'un double élargissement des recherches sur le plan spatial et temporel en combinant écologie du paysage et écologie historique pour développer une écologie du paysage historique, tel que porté par le groupe de travail du *IALE WG Historical Landscape Ecology*³¹². Notre contribution passera par une évaluation des temps de relaxation des communautés floristiques suite à changement des usages du sol à l'échelle de la tache forestière et à l'échelle du paysage (cf. § 5.2.6).

³¹² WG dont je suis membre : cf. <https://www.landscape-ecology.org/page-18083>.

4.4 Conservation et restauration de la connectivité

En 2010, nous avons fait le constat qu'aucune des méthodes utilisées pour construire les trames vertes et bleues en France dans le cadre des SRCE³¹³ n'a permis d'analyser l'état d'un réseau écologique sur des bases prédictives, quantitatives et spatialement explicites, ni de hiérarchiser au moyen d'indices l'importance de différentes zones d'habitats pour conserver la connectivité paysagère [1422, 1423]. Pourtant, les approches d'analyse de connectivité fonctionnelle basée sur les graphes paysagers (cf. § 3.5.3.2) à la question centrale pour l'aménagement du territoire à but de conservation [981] : où doit-on agir de manière efficace au niveau d'un territoire pour maintenir ou restaurer la biodiversité ?

Sur ce thème en plein essor depuis une quinzaine d'années [979, 980, 1000, 1424], nous avons tout d'abord formalisé notre démarche de modélisation de la connectivité en appui aux politiques publiques, basée sur les graphes paysagers, la modélisation des déplacements d'espèces entre les taches d'habitats et la famille des indices de connectivité basés sur la quantité d'habitat atteignable (§ 4.4.1). Cette démarche permet de passer d'une simple analyse descriptive du paysage à un véritable outil d'aide à la décision [1425] et facilite le dialogue entre chercheurs, naturalistes, gestionnaires et aménagistes [1426].

En nous appuyant sur cette démarche, nous avons ensuite proposé deux développements méthodologiques pour améliorer la modélisation de la connectivité paysagère. Le premier a porté sur la modélisation des corridors entre taches par les chemins multiples et visait à évaluer l'apport de la théorie du circuit à la théorie des graphes (§ 4.4.2). Le second, parti du constat d'une ignorance réciproque de deux domaines de recherche, l'un sur les modèles de distribution d'espèces et l'autre sur la modélisation de la connectivité des habitats d'espèces, a conduit à proposer une chaîne de traitement au niveau espèce couplant modèle de distribution d'espèce, modèle de déplacement d'espèce dans la matrice paysagère et graphe paysager (§ 4.4.3).

Cette partie se termine par une synthèse des résultats et des perspectives de recherche (§ 4.4.4).

4.4.1 Démarche proposée pour conserver la connectivité des habitats d'espèces

4.4.1.1 Étapes de construction du graphe paysager pour analyser la connectivité pour un réseau d'habitat d'espèce

L'analyse de connectivité de l'habitat pour une espèce repose en général sur cinq étapes principales (Figure 91), détaillées dans différentes publications [950, 981, 1427-1429] :

Étape 1 : définir l'espèce étudiée [1430, 1431], collecter les données (littérature, avis d'experts, suivi radiométrique...) pour préciser la niche écologique de l'espèce et sa capacité à se déplacer dans le paysage, déterminer la distance de dispersion moyenne, médiane ou maximale. En effet, dans les analyses de connectivité à but de conservation, ce sont les distances de dispersion qui sont prises en considération. En écologie animale, la dispersion se définit comme le déplacement d'un animal de la zone où il est né (ou, rarement, d'un domaine de reproduction) vers une autre zone où il rejoint ou tente de rejoindre la population reproductrice locale [63]. Les mouvements de dispersion, bien que rares, sont les mouvements les plus importants qui sous-tendent le flux génétique, la viabilité démographique des métapopulations, la recolonisation et les déplacements de l'aire de distribution de l'espèce [1432]. Les autres types de déplacements

³¹³ SRCE : Schéma régional de cohérence écologique. Voir <http://www.trameverteetbleue.fr/vie-tvb/avancement-srce>. Aujourd'hui, le SRCE est maintenant intégré au SRADDET (Schéma régional d'aménagement, de développement durable et d'égalité des territoires), qui englobe un ensemble de politiques sectorielles pour renforcer les outils de planification territoriale : équilibre et égalité des territoires, implantation des différentes infrastructures d'intérêt régional, désenclavement des territoires ruraux, habitat, gestion économe de l'espace, intermodalité et développement des transports, maîtrise et valorisation de l'énergie, lutte contre le changement climatique, pollution de l'air, protection et restauration de la biodiversité, prévention et gestion des déchets. Il se substitue aux schémas sectoriels idoines : SRCE, SRCAE (Schéma régional climat air énergie), SRI (Schéma régional de l'intermodalité), SRIT (Schéma régional des infrastructures de transport) et PPGD (Plan de prévention et de gestion des risques).

(mouvements journaliers, saisonniers, de migration) sont nettement moins abordés³¹⁴. Pour les animaux, les distances de dispersion (moyenne, médiane, maximum) peuvent être obtenues par synthèse bibliographique ou par estimation à partir de la masse corporelle et des traits de vie de l'espèce [1431, 1435-1437] ;

Étape 2 : collecter des géo-données environnementales (topographie, climat, indices de végétation tel que le NDVI³¹⁵, utilisation des terres, ressources, anthropisation, réseaux routiers...) qui vont servir de support cartographique pour élaborer les taches d'habitat et définir les caractéristiques de la matrice paysagère ;

Étape 3 : définir ou modéliser des taches d'habitat en tenant compte du domaine vital, de la superficie pour maintenir une population permanente, des aires protégées..., par exemple grâce à un modèle de distribution d'espèce (*SDM*), à des informations disponibles dans les publications scientifiques, à des avis d'expert ou une combinaison de toutes ces sources [1428] ;

Étape 4 : définir les liens entre les taches d'habitat et donner leurs caractéristiques, c'est-à-dire préciser leur direction, leur topologie, la pondération appliquée et la méthode de sélection [950].

(1) Un lien peut être uni- ou birectionnel et, s'il est bidirectionnel, peut être symétrique ou asymétrique ; par exemple, en cas de dynamique de population "source-puits", le flux écologique est asymétrique. En pratique, dans la plupart des cas, les liens sont birectionnels et symétriques ;

(2) Concernant la topologie des liens du graphe, il est possible de choisir entre un *graphe complet* (qui considère tous les liens entre les taches) et un *graphe planaire minimal* où seuls les liens ne se croisant pas sont conservés et seuls les liens directs entre deux taches sont considérés (*i.e.* qu'ils ne passent par une autre tache), mis en place par l'intermédiaire de la triangulation de Delaunay et des polygones de Voronoi autour de chaque tache d'habitat [1439]. A noter que le choix entre *graphe complet* et *planaire* a des implications importantes sur la signification écologique des liens et sur les temps de calcul [950, 980] ;

(3) Le lien peut être pondéré par une distance spatiale représentant le coût de déplacement des espèces cibles entre les taches d'habitat, qui intègre plusieurs aspects : coût énergétique, risque de mortalité/prédation, coût de reproduction, résistance physique, stress thermique, favorabilité de l'habitat, [1440]. Calculer la distance spatiale nécessite donc de paramétrer la résistance aux déplacements des espèces dans la matrice paysagère et de choisir un modèle de coût de déplacement, avec plusieurs options possibles [983, 1441] : distance euclidienne si on considère que la matrice est homogène, distance de moindre coût, distance topologique du chemin de moindre coût [950], ou autres distances basées sur des modèles de déplacement d'individus plus complexes comme la distance effective [928, 1442-1444]. A l'exception de la distance euclidienne, toutes les autres distances sont obtenues en utilisant des cartes de résistance du paysage au déplacement de l'espèce [295]. Paramétrer une carte de résistance est une étape complexe dont l'objectif est de convertir du mieux possible les patrons paysagers en processus écologiques (sélection des habitats et mouvement des individus) [895]. Cette étape, qualifiée de "*subjective-translation problem*" par Beier *et al.* [1445], fait l'objet de nombreux débats ;

(4) La construction du graphe est complétée par la sélection des liens élaborés dans les étapes précédentes. Deux approches sont possibles : une première approche consiste à choisir un seuil de distance en-deçà duquel la connexion est établie et au-dessus duquel la connexion ne l'est pas (lien binaire). Cette distance seuil est choisie selon les capacités de dispersion de l'espèce modélisée [979]. Une seconde approche consiste à sélectionner les liens sur la base d'une probabilité en utilisant une fonction qui reflète une décroissance rapide de la probabilité avec la distance entre taches [932]. Les valeurs de probabilités p_{ij} sont généralement calculées

³¹⁴ Voir cependant les travaux d'Awade *et al.* [1433] sur les oiseaux et de Le Roux *et al.* [1434] sur les chauves-souris.

³¹⁵ Indice de végétation par différence normalisée [1438] : l'indice quantifie la végétation en mesurant la différence entre le proche infrarouge (que la végétation réfléchit fortement) et la lumière rouge (que la végétation absorbe). Les valeurs du NDVI sont comprises en théorie entre -1 et +1, les valeurs négatives correspondant aux surfaces comme la neige, l'eau ou les nuages, pour lesquelles la réflectance dans le rouge est supérieure à celle du proche infrarouge. Pour les sols nus, la réflectance étant à peu près du même ordre de grandeur dans le rouge et le proche infrarouge, le NDVI présente des valeurs proches de 0. Les formations végétales ont des valeurs de NDVI positives, généralement comprises entre 0,1 et 0,7, les valeurs les plus élevées correspondant aux couverts les plus denses.

en utilisant une fonction exponentielle décroissante de la distance d_{ij} entre les taches i et j , qui se calibre à partir des distances de dispersion de l'espèce cible :

Équation 5
$$p_{ij} = e^{-\alpha d_{ij}}$$

où α est le coefficient de décroissance de la distance ; α est généralement défini de sorte que $p_{ij}=0,5$ pour une distance de dispersion médiane ou moyenne de l'espèce cible ou $p_{ij}=0,05$ (ou 0,01) pour une distance de dispersion maximale (Figure 92) [971].

Étape 5 : calculer un indice de connectivité global, hiérarchiser l'importance des taches et les liens pour la connectivité globale du réseau de taches, puis porter l'ensemble des résultats sur une ou plusieurs cartes de diagnostic (Figure 93).

L'ensemble de la démarche repose pour l'instant sur l'utilisation d'une suite de logiciels et inclut *a minima* une préparation des données sous SIG. *Conefor* a été le premier logiciel disponible pour réaliser l'étape 5 [948]. Par la suite, le logiciel *Graphab* a étendu l'approche en ajoutant l'Étape 4 à la chaîne de traitement et en ouvrant d'autres options de traitement (notamment l'ajout optimisé de taches), le calcul d'autres métriques de connectivité et surtout une interface graphique conviviale pour la représentation des graphes [950].

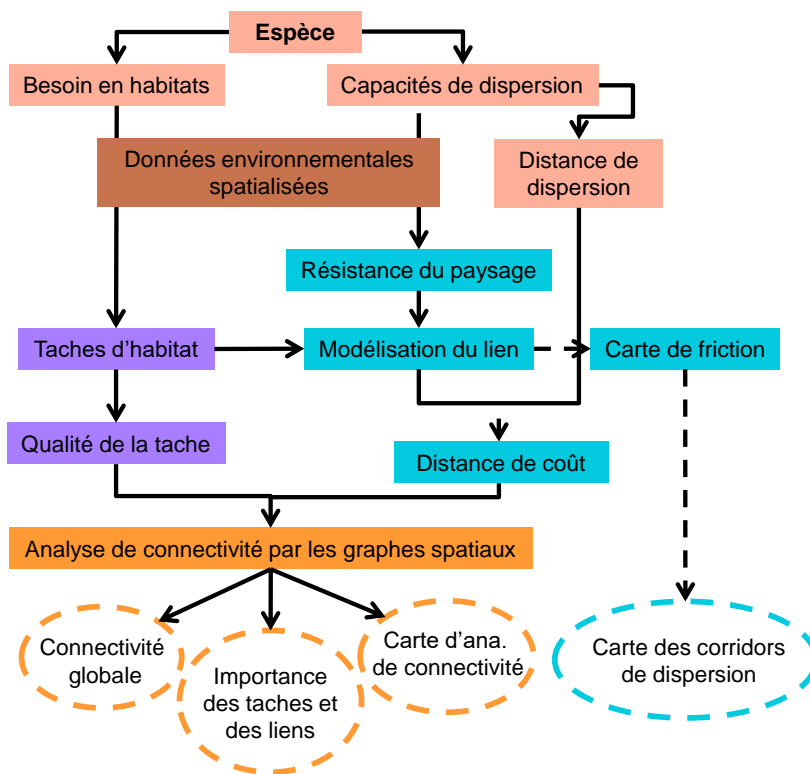


Figure 91. Démarche d'analyse de connectivité d'un réseau de taches d'habitat pour une espèce basée sur les graphes paysagers et les indices de quantité d'habitat atteignable. Tiré d'Avon et Bergès [1446].

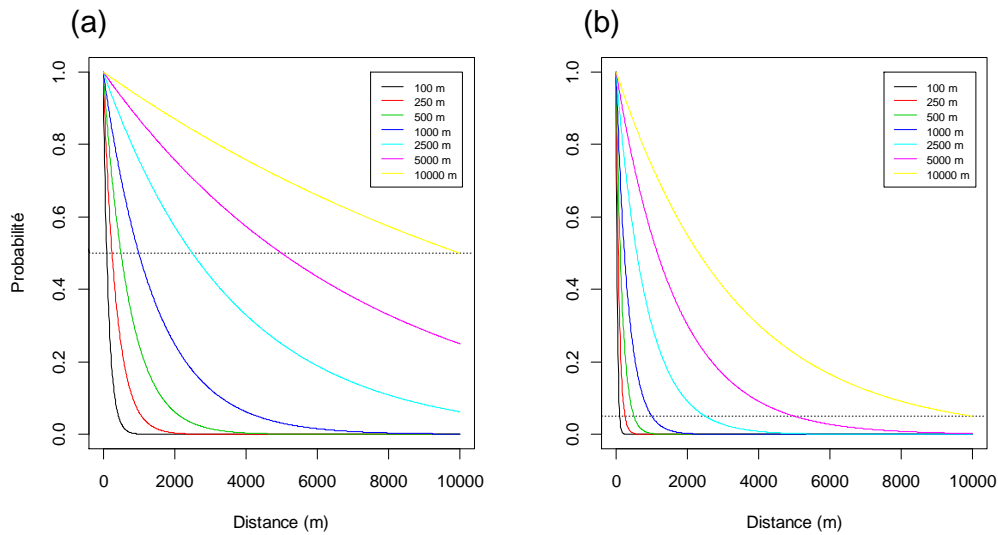


Figure 92. Relation exponentielle décroissante permettant de transformer la distance entre taches (en m) en une probabilité de connexion, pour une gamme de distances de dispersion (de 100 m à 10 km) moyenne ($p=0,5$) (a) ou maximale ($p=0,05$) (b). Par construction, chaque courbe intersecte la droite en pointillé $p=0,5$ ou à $p=0,05$ à une distance correspondant à la dispersion moyenne ou maximale.

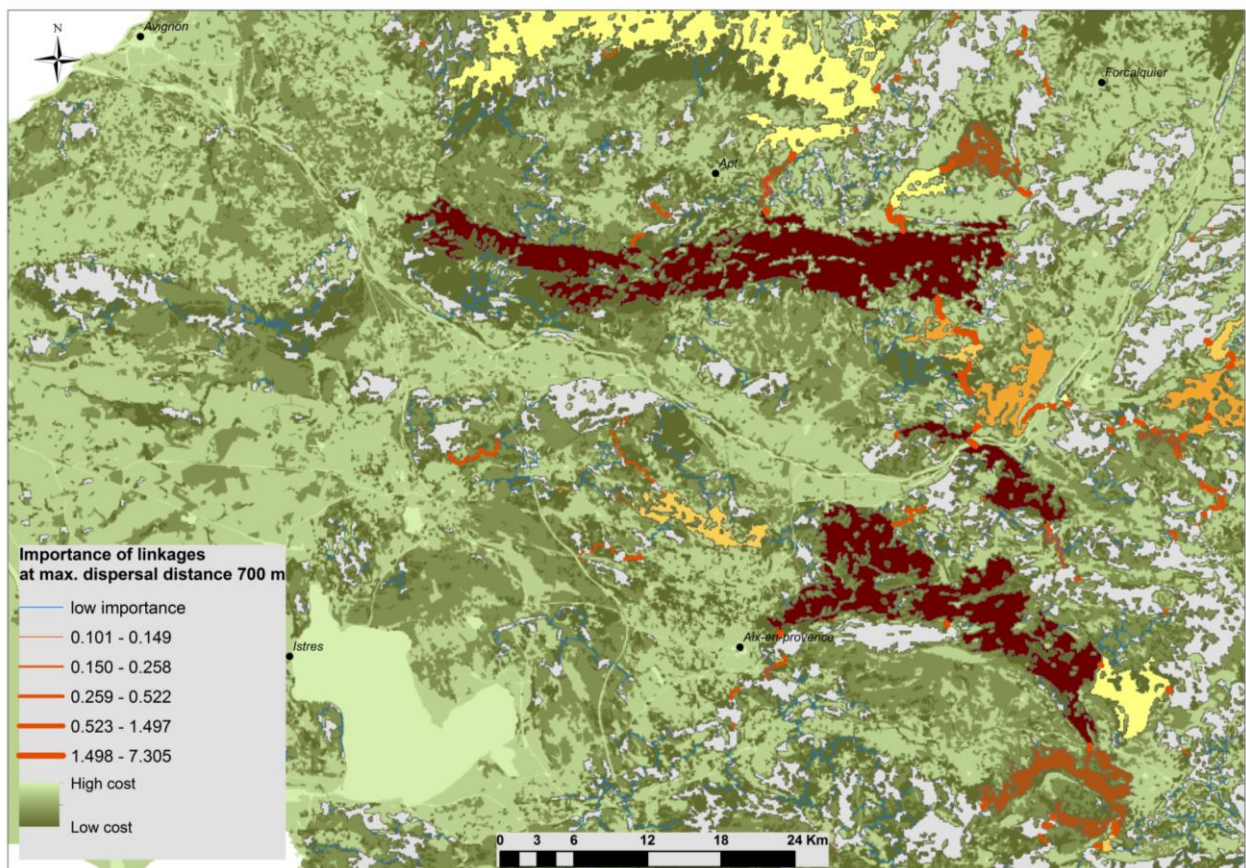


Figure 93. Exemple de carte diagnostic de connectivité de l'habitat pour l'Ecureuil rouge en région PACA (13 et 84) (zone d'étude d'environ 5100 km² incluant les Alpilles, le sud du Luberon et la Montagne Sainte-Victoire). Les taches d'habitat sont représentées en gris et par un dégradé de couleur du jeune au marron foncé et les liens entre taches sont en bleu ou en orange d'épaisseur variable. La matrice paysagère est en fond vert et la résistance au déplacement sur la carte augmente du vert foncé au vert clair. La carte a pour but de montrer l'importance des taches d'habitat (de jaune à marron foncé) et des liens (les plus importants sont en orange épais) comme éléments connecteurs assurant les déplacements des individus, en considérant une distance de coût équivalente la médiane de dispersion (700 m). En bleu les liens de moindre importance. Tiré d'Avon *et al.* [1447].

Les indices de quantité d'habitat atteignable sont basés sur un attribut des nœuds (généralement la surface ou la surface pondérée par la qualité de l'habitat) et un attribut des liens (présence du lien ou probabilité de connexion p_{ij} entre les nœuds i et j). Trois indices de quantité d'habitat atteignable peuvent être calculés :

- l'indice de *connectivité intégrale* IIC [969], basé sur un modèle de connexion binaire, *i.e.* qui considère les connexions établies entre deux taches i et j en deçà d'un seuil de distance :

$$\text{Équation 6} \quad IIC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{a_i a_j}{1 + nl_{ij}}}{A_L^2}$$

où n est le nombre total de taches dans le paysage, a_i et a_j sont les attributs des taches i et j et nl_{ij} est le nombre de liens pour le plus court chemin reliant les deux taches, et A_L est l'attribut du paysage, une constante ayant la même unité que a_i . Un chemin correspond à une route entre nœuds connectés dans laquelle un nœud n'est visité qu'une seule fois. $nl_{ij}=1$ si lien direct, $nl_{ij}=0$ si $i=j$, $nl_{ij}=\infty$ si i et j sont dans des composantes différentes, $1 < nl_{ij} < \infty$ dans tous les autres cas. L'indice varie entre 0 et 1 ;

- l'indice de *probabilité de connectivité* PC [971] :

$$\text{Équation 7} \quad PC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i a_j p_{ij}^*}{A_L^2}$$

où n , a_i et a_j désignent les mêmes éléments que pour l'indice IIC , et p_{ij}^* est le produit de probabilité maximal entre les nœuds i et j , c'est-à-dire la valeur maximale du produit des probabilités de connexion (p_{ij}) pour tous les chemins possibles reliant les taches i et j . Un ou plusieurs liens intermédiaires peuvent être inclus dans le calcul de p_{ij}^* , représentant toutes les étapes intermédiaires qu'un individu doit franchir lorsqu'il suit le chemin optimal (en termes de probabilité) de i à j . Si $i=j$, alors $p_{ij}^*=1$ (une tache peut toujours être atteinte depuis elle-même). PC varie aussi entre 0 (strictement) et 1 et se définit comme "*la probabilité que deux points sélectionnés aléatoirement dans le paysage tombe dans les taches d'habitat qui sont connectées les unes aux autres, étant donné un jeu de n taches d'habitat et les connexions entre elles*" [971] ;

- l'indice de *connectivité équivalente* EC [1001], qui correspond à la racine carrée du numérateur de l'indice PC :

$$\text{Équation 8} \quad EC = \sqrt{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i a_j p_{ij}^*}$$

L'indice de connectivité équivalente EC se définit comme "*la quantité de ressources en habitat qu'une tache d'un seul tenant devrait avoir pour fournir la même probabilité de connectivité PC que le réseau composé des n taches d'habitat*" [1001]. Contrairement à l'indice PC , cet indice a l'avantage de posséder la même unité que l'attribut des taches (en général la surface d'habitat) et donc ses variations peuvent être comparées aux variations de surface d'habitat. Son interprétation est donc particulièrement intéressante puisqu'il quantifie la part d'habitat connecté (EC) dans la surface totale d'habitat (S), ainsi que la part d'habitat non connecté (différence entre S et EC).

Lorsqu'aucun mouvement n'est possible entre les taches d'habitat ($p_{ij}=0$ quels que soient i et j , $i \neq j$), EC atteint sa valeur minimale qui correspond à la quantité de ressources en habitat existant au sein des taches individuelles isolées (connectivité intra-taches) [1001] ; lorsque les probabilités de mouvement sont maximales ($p_{ij}=1$ quels que soient i et j), EC est égal à la somme des ressources en habitat :

$$\text{Équation 9} \quad EC_{min} = \sqrt{\sum_{i=1}^n a_i^2}$$

$$\text{Équation 10} \quad EC_{max} = \sum_{i=1}^n a_i$$

L'indice *EC* et la différence entre *S* et *EC* ont été utilisées notamment pour évaluer l'atteinte de l'Objectif d'Aichi n°11 de 17% de surface de zones protégées et connectées³¹⁶ par pays et au niveau mondial [1448, 1449].

4.4.1.2 Priorisation des tâches et des liens

Les changements du paysage peuvent modifier la structure du réseau écologique et donc du graphe. Ces changements de connectivité peuvent être mesurés par la variation absolue ou relative des indices de quantité d'habitat atteignable au niveau du graphe [971] :

$$\text{Équation 11} \quad \Delta X = X_{\text{après}} - X_{\text{avant}}$$

$$\text{Équation 12} \quad dX = \frac{X_{\text{après}} - X_{\text{avant}}}{X_{\text{avant}}}$$

où $X_{\text{après}}$ et X_{avant} sont les valeurs des indices avant et après changement du graphe paysager.

Ce calcul de priorisation (ou hiérarchisation) permet d'évaluer la contribution d'une tâche ou d'un lien k à la connectivité globale du réseau (notée dPC_k ou $dIIC_k$). Une valeur élevée de dPC_k indique que la tâche joue un rôle important pour maintenir la connectivité du réseau d'habitat, c'est-à-dire que sa perte dans le paysage entraînerait une perte significative de quantité d'habitat atteignable, et constitue donc une tâche ou un lien prioritaire en terme de conservation [970].

La contribution d'un élément du paysage k (dPC_k ou $dIIC_k$) peut être ensuite divisée en trois fractions séparées qui mesurent les différentes façons dont un élément peut contribuer à la connectivité de l'habitat et à sa disponibilité au sein du paysage :

$$\text{Équation 13} \quad dPC_k = dPC_{\text{intra}_k} + dPC_{\text{flux}_k} + dPC_{\text{conn}_k}$$

(i) dPC_{intra_k} ne tient compte que des qualités intrinsèques de la tâche k et correspond à $a_i a_j$ où $i = j$ dans l'Équation 7, c'est-à-dire a_k^2 ; dPC_{intra_k} est donc le même que la tâche soit connectée ou isolée ;

(ii) dPC_{flux_k} correspond à la capacité de la tâche k à émettre ou recevoir des individus, à savoir si la tâche k est bien reliée aux autres tâches du réseau ; sa valeur dépend à la fois de l'attribut de la tâche k et de sa position au sein du réseau et correspond à la somme des $a_i a_j p_{ij}^*$ dans l'Équation 7, où $i \neq j$;

(iii) dPC_{conn_k} mesure si la tâche ou le lien joue un rôle comme étape dans la dispersion, en tant qu'élément connectant d'autres tâches ; sa valeur ne dépend que de la position de la tâche ou du lien k dans le réseau et correspond à une partie de la somme des $a_i a_j p_{ij}^*$ dans l'Équation 7, où $i \neq k \neq j$. La tâche ou le lien k contribue seulement s'il fait partie du meilleur chemin reliant i et j (donné par p_{ij}^*).

³¹⁶ Cf. § 2 : "D'ici à 2020, au moins 17% des zones terrestres et d'eaux intérieures et 10% des zones marines et côtières, y compris les zones qui sont particulièrement importantes pour la diversité biologique et les services fournis par les écosystèmes, sont conservées au moyen de réseaux écologiquement représentatifs et bien reliés d'aires protégées gérées efficacement et équitablement et d'autres mesures de conservation efficaces par zone, et intégrées dans l'ensemble du paysage terrestre et marin". Cf. <https://www.cbd.int/sp/>

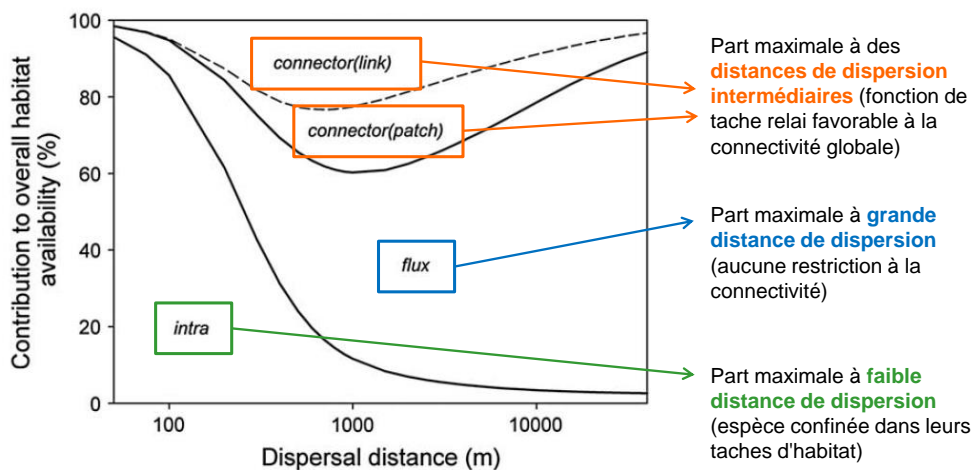


Figure 94. Décomposition de l'indice ΣdPC selon les trois parts *intra*, *flux* et *connecteur* en fonction de la distance de dispersion utilisée pour calculer l'indice *PC*. Tiré de Saura et Rubio [970].

L'indice dPC_k peut ensuite être sommé au niveau de l'ensemble des taches et des liens du graphe et les parts relatives globales des différentes parts *intra*, *flux* et *connecteur* pour l'ensemble des taches et liens peuvent être calculées :

$$\text{Équation 14} \quad \Sigma dPC = \sum_{k=1}^n dPC_k = \Sigma dPC_{intra} + \Sigma dPC_{flux} + \Sigma dPC_{connecteur}$$

Si on analyse l'évolution des trois parts constituant l'indice ΣdPC en fonction de la distance de dispersion au niveau d'un paysage donné, on note que la répartition des différentes parts suit toujours la même tendance, avec des variations quant à l'amplitude des changements et la position des changements sur l'axe des distances (Figure 94) :

- pour les espèces à faible mobilité (relativement aux patrons paysagers), le facteur déterminant de la disponibilité en habitat est la quantité de ressources à l'intérieur des taches d'habitat (connectivité *intra*, ΣdPC_{intra}) ; la ressource en habitat disponible par le biais de (faibles) connexions avec d'autres taches est peu importante ; la connectivité inter-tache ne fournit pas d'habitat accessible supplémentaire ;
- pour les espèces à mobilité intermédiaire : elles ne peuvent pas se déplacer directement vers n'importe quelle autre tache du paysage, mais elles peuvent se disperser vers d'autres taches à proximité, qui servent de relais pour atteindre d'autres taches plus éloignées par étape ; les espèces peuvent ainsi atteindre une plus grande quantité des ressources en habitat ; la part $\Sigma dPC_{connecteur}$ est plus importante, *i.e.* des taches et des liens sont importants en tant qu'éléments de liaison ; en dessous de cette distance (1000 m sur la Figure 94), les taches charnières ne sont pas encore toutes reliées, mais en dessus, les chemins commencent à devenir redondants et certaines taches relais à des distances inférieures voient leur part *connecteur* s'annuler, et donc la somme des parts *connecteur* pour l'ensemble des taches diminue ;
- pour les espèces à forte mobilité : la quantité d'habitat dans une tache donnée n'a pas d'importance pour déterminer la quantité d'habitat accessible pour l'espèce, car les espèces peuvent se déplacer facilement et de manière directe vers n'importe quelle tache, sans avoir besoin de taches intermédiaires ou d'autres éléments de liaison ; la part ΣdPC_{flux} devient dominante. L'espèce a accès à un habitat unique entièrement (fonctionnellement) connecté ;

4.4.1.3 Implications pour la conservation

Cette analyse de connectivité fait émerger de nouvelles propriétés du paysage qu'il est possible d'exploiter au regard de la conservation. La contribution relative de la part *connecteur* de l'indice ΣdPC au niveau d'un graphe rend compte de l'importance pour la planification de la conservation de la connectivité d'investir dans

la connectivité (maintien ou création de corridor) ou d'investir dans la quantité ou la qualité des taches. Si la part connecteur est importante pour une large gamme de distance de dispersion (>30% par exemple), l'investissement dans la conservation de la connectivité devient prioritaire. En deçà de 10%, la conservation des éléments clés de connectivité du paysage aura moins d'effet que d'autres mesures de conservation.

L'apport des métriques de quantité d'habitat accessible permet donc de ne pas prendre de risque de surpondérer ou de sous-pondérer la part donnée à la connectivité dans la planification finale. Il n'est pas nécessaire de définir *a priori* si la connectivité est ou n'est pas importante. Ces indices ont l'avantage de fournir un cadre d'analyse commun pour intégrer les deux alternatives ^[970]. La méthode, basée sur les indices mesurant la quantité d'habitat atteignable quantifie quelles zones sont les plus critiques à conserver ou à aménager pour améliorer la connectivité et indique à quel point la connectivité est un véritable enjeu pour la conservation, ou si se concentrer sur les caractéristiques de l'habitat local est plus important pour atteindre les objectifs de conservation ^[970].

4.4.2 Modélisation des corridors par les chemins multiples : apport de la théorie du circuit à la théorie des graphes

4.4.2.1 Contexte et objectifs

Quantifier l'importance des taches d'habitat dans le maintien de la connectivité d'un réseau d'habitat permet de comparer et de hiérarchiser les actions de conservation (*cf.* § 4.4.1). La connectivité au sein d'un réseau d'habitat dépend notamment de la distance fonctionnelle entre taches d'habitat, qui est fonction de la perméabilité au déplacement de la matrice et peut être modélisée de différentes manières ^[983]. Cependant, l'influence de la méthode de modélisation de cette distance inter-taches sur l'identification des taches d'habitat clés pour la connectivité globale du réseau d'habitat a été peu explorée ^[1450].

La méthode classique du chemin de moindre coût (*LCP*) est basée sur des cartes de résistance du paysage qui reflètent la difficulté pour une espèce à se déplacer entre deux taches d'habitat ^[925, 1451]. Une espèce accumule un coût qui s'accroît avec l'éloignement de la tache source en fonction de ses capacités de déplacement dans les différents milieux rencontrés (Figure 95). La distance de moindre coût (*LCD*) est la distance de coût cumulée de l'itinéraire le plus probable qu'un individu emprunterait pour se déplacer entre les deux taches d'habitat, à savoir le *LCP*. Cependant, le chemin de moindre coût implique que les espèces connaissent le chemin optimal pour se rendre à une nouvelle tache d'habitat, et une critique majeure est qu'il ne prend pas en compte l'existence d'autres chemins possibles, dans la mesure où les espèces utilisent généralement des routes de dispersion aléatoires ou alternatives en fonction du comportement individuel ^[1442]. Cependant, la *LCD* indique la distance minimale séparant les taches d'habitat et donc l'atteignabilité de l'habitat pour les espèces.

D'autres approches plus élaborées que le *LCP* ont vu le jour par la suite, dont celle basée sur la théorie des circuits, qui prend en compte les trajectoires de mouvement aléatoire et la redondance des chemins et propose une quantification de la distance de résistance (*RD*) séparant les taches d'habitat ^[928, 954]. Le principe est le suivant : un courant électrique circule dans la carte de résistance du paysage à partir de zones émettrices et donne le flux de dispersion des espèces à chaque pixel du paysage. Il s'agit d'une représentation du paysage comme un circuit électrique où les flux d'espèces ou de gènes entre deux sous-populations passent par toutes les chaînes de résistances possibles qui les relient, et non pas seulement par la chaîne de résistance ayant la plus faible somme de résistance (comme pour le chemin de moindre coût). Cette notion est appelée *isolement par la résistance* ^[953] (Figure 95). Selon ce modèle d'isolement par la résistance, et contrairement au modèle de moindre coût, l'augmentation du nombre de chemins diminue toujours la résistance totale et la distance entre les sous-populations, et la dégradation de l'habitat augmente la distance, même en dehors du chemin de moindre coût ^[952]. La *RD* est donc d'autant plus courte comparée à la *LCD* qu'il existe un grand nombre de chemins alternatifs ^[1427].

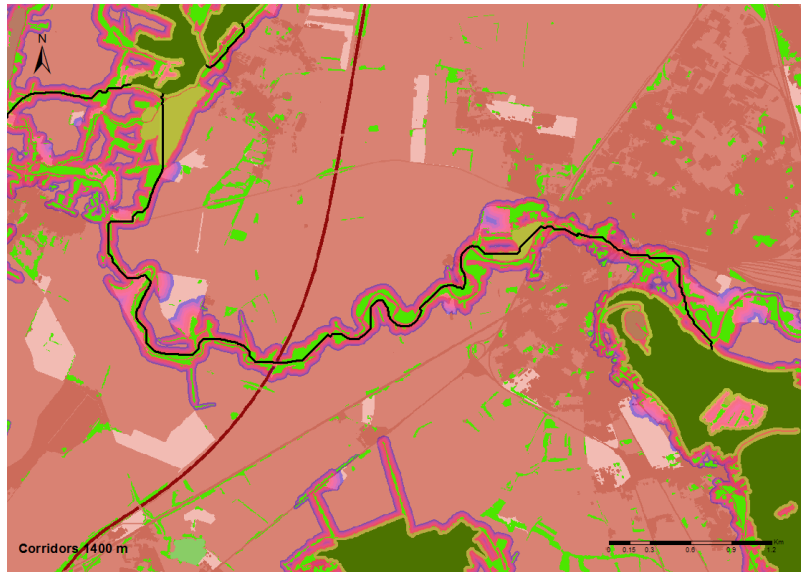


Figure 95. Comparaison des deux méthodes de modélisation des corridors écologiques : chemin de moindre coût en noir entre deux taches d'habitat forestier (taches en vert foncé au nord-est et au sud-ouest) et corridor de moindre coût en dégradé de rose à violet montrant l'écart au chemin optimal. Sont superposées sur la carte les zones de haies et petits bois (en vert clair) et les autres zones boisées (en vert olive), ces deux milieux faisant partie de la matrice. Tiré d'Avon et Bergès [1452].

La *RD* a été utilisée dans les études génétiques pour évaluer la connectivité fonctionnelle du paysage en corrélant cette distance à la distance génétique entre les taches de population [954, 1453-1455]. Des cartes de densité de courant ont été utilisées pour identifier au mieux les couloirs de dispersion entre taches [1456]. Certaines études ont comparé *LCD* et *RD* (ou les cartes résultantes) pour connaître le meilleur prédicteur des corridors de déplacement des espèces [875, 1444] ou analyser comment ces corridors changent selon le paramétrage de la carte des coûts [1457]. Par exemple, Correa Ayram *et al.* [1458] ont utilisé à la fois la *LCD* et la théorie des circuits pour identifier les éléments importants du paysage : l'indice *IIC* était basé sur la *LCD* pour déterminer les zones d'habitat clés et des cartes de densité de courant ont été utilisées pour localiser les corridors pour deux espèces de mammifères. Cependant, la manière dont la distance de moindre coût et la distance de résistance modifient l'importance des taches pour assurer le maintien de la connectivité du réseau d'habitat ont été rarement étudiées. *In fine*, la question est de savoir si la modélisation des chemins alternatifs – qui prend beaucoup de temps – est vraiment nécessaire pour identifier les éléments clés de la connectivité de l'habitat, ou si la modélisation du meilleur chemin – plus rapide – est suffisante pour estimer correctement l'importance des taches d'habitat.

4.4.2.2 Objectifs

Nous avons comparé la hiérarchisation des taches d'habitat en fonction de la distance de moindre coût (*LCD*) et de la distance de résistance (*RD*), en utilisant différentes métriques de connectivité binaires ou probabilistes (*BC*, *dIIC*, *dPC*, et décompositions des indices en part *intra*, *flux* et *connecteur* : *dIICi*, *dIICf*, *dIICc*, *dPCi*, *dPCf*, *dPCc*, cf. § 4.4.1), afin d'apporter une aide à l'utilisation des indices de connectivité les plus couramment employés dans les études de conservation [1427]. Nous avons émis l'hypothèse que l'identification des taches d'habitats clés a tendance à concorder avec l'augmentation de la distance de dispersion, mais que l'identification peut différer dans certains cas, notamment lorsque la probabilité de dispersion est prise en compte, puisque la *RD* intègre des chemins multiples, contrairement à la *LCD*. Nous discutons ensuite des hypothèses écologiques qui pourraient expliquer ces différences.

4.4.2.3 Démarche

Ces comparaisons se sont appuyées sur deux paysages réels dont la quantité d'habitat, le niveau de fragmentation et l'étendue spatiale varient afin de vérifier la cohérence des relations selon la structure du paysage [1427]. Elles ont été basées sur un groupe fonctionnel générique de mammifères forestiers avec neuf

distances de dispersion (200 m, 700 m, 1000 m, 4000 m, 6000 m, 10 km, 15 km, 20 km et 25 km), à la fois pour modéliser la réponse de mammifères à faible, moyenne et longue distance de dispersion et tenir compte de la variabilité dans la distance de dispersion (dispersion des juvéniles, dispersion des adultes, événements de dispersion à longue distance) [1427].

Nous avons utilisé *Linkage Mapper 1.0.3* [949], une boîte à outils gratuite implémentée dans *ArcGIS*, pour calculer la *LCD* entre chaque paire de taches d'habitat. Seuls les liens directs entre les taches d'habitat ont été considérés pour construire le modèle de réseau d'habitat. En utilisant la théorie des circuits avec *Circuitscape* [955], nous avons ensuite calculé la *RD* entre chaque paire de taches d'habitat (mode par paire et option de connexion avec huit voisins). Le calcul de la *RD* est assez long dans le cas d'un grand nombre de taches et de liens, car tous les chemins entre deux taches d'habitat sont considérés. La résistance au flux de courant a donc été calculée sur l'ensemble du paysage et pour chaque paire de taches d'habitat. Dans ce travail, nous n'étions pas intéressés par l'emplacement précis des corridors de dispersion, mais par la mesure de la distance entre les taches d'habitat tenant compte des chemins alternatifs. Par conséquent, pour calculer la *RD*, nous avons limité l'analyse du flux de courant à un couloir entourant le *LCP* déterminé précédemment en appliquant une zone tampon de 700 m (largeur de coût du corridor) et en utilisant une extension de *Linkage Mapper* qui applique *Circuitscape* de cette manière [1459]. Par conséquent, tous les chemins alternatifs ne dépassant pas 700 m du *LCP* ont été conservés pour calculer la *RD* entre paires de taches. Lorsque le paysage restreint le mouvement des espèces, les corridors de moindre coût sont étroits et peu de chemins alternatifs existent entre taches pour les espèces, donc la *RD* se rapproche ou est égale à la *LCD*. Mais lorsque le paysage est favorable au mouvement des espèces, les corridors de moindre coût sont larges et de nombreux chemins alternatifs sont possibles, ce qui rend la *RD* plus courte que la *LCD*. Dans ce cas, les individus ont une probabilité plus élevée de se déplacer entre les deux taches d'habitat. Nous avons dupliqué l'analyse en calculant la *RD* pour une largeur de corridor de 4000 m, afin de vérifier comment la largeur-seuil du corridor pouvait changer l'estimation de l'importance des taches d'habitat.

4.4.2.4 Résultats et discussion

Nos résultats indiquent globalement une divergence nette entre la priorisation des taches d'habitat basée sur le lien reflétant le *LCP* et celui basé sur une liaison reflétant plusieurs chemins, mais les divergences varient selon le type d'indice de connectivité utilisé et la distance de dispersion des espèces [1427].

Lorsqu'on considère le rôle des taches en tant que fournisseurs (ou récepteurs) de flux d'individus, les indices basés sur la *LCD* et la *RD* identifient quasiment les mêmes taches d'habitat, même pour une courte dispersion (à partir de 700 m) (Figure 96a). L'attribut de la tache pondère l'influence du type de distance utilisée ; lorsque de grandes taches d'habitat sont bien connectées au réseau d'habitat (la superficie moyenne des taches est de 178 ha pour la sous-région mais de 3140 ha pour les 25 parcelles d'habitat les mieux classées par *dIICf* ou *dPCf*), il suffit de calculer la *LCD* pour quantifier correctement l'importance des taches d'habitat pour les flux de dispersion dans le réseau d'habitat. Par conséquent, nous recommandons aux gestionnaires de calculer uniquement la *LCD* en première approche, puis de vérifier le degré de connexion entre les grandes taches d'habitat (= taches de grande qualité) et le reste du réseau d'habitat, avant de décider si le calcul de la *RD* est nécessaire pour quantifier la contribution des taches au flux de dispersion à l'échelle du paysage.

En ce qui concerne le rôle des taches d'habitat en tant que relais à la dispersion, c'est-à-dire pour faciliter la dispersion des espèces entre taches d'habitat éloignées, le choix de la *RD* ou de la *LCD* peut dépendre des hypothèses sur le fonctionnement de la population des espèces étudiées.

Si l'on considère la présence ou l'absence de liaison entre les taches d'habitat (indices *BC* ou *dIICc*), on note que presque toutes les liaisons sont établies pour le *LCP* au-dessus d'une certaine distance de dispersion de l'espèce (Figure 96b). Dans une étude sur une espèce végétale [1460], l'indice *IIC* avait tendance à mieux expliquer les différences génétiques entre les populations que le *PC*, mais pour une distance euclidienne inférieure à 2500 m, soit une distance beaucoup plus courte que dans notre étude. En faisant l'hypothèse qu'un individu est suffisant pour modifier la structure génétique de la population [1461], une convergence de la

priorisation des taches basée sur la *LCD* et la *RD* est donc attendue. La *LCD* indique la distance minimale qu'un individu particulier devait parcourir entre les taches d'habitat, et lorsque la capacité de dispersion individuelle est au moins égale à *LCD*, l'individu peut se déplacer vers n'importe quelle tache de population. Nos résultats montrent que le calcul de la *RD* ne donne pas d'autres informations sur les principales taches relais dans le paysage.

En revanche, si l'on considère la probabilité de liaison entre les taches d'habitat (*dPCC*), de fortes différences subsistent quelle que soit la distance de dispersion (Figure 96c). La *RD* considère la probabilité de dispersion entre les taches d'habitat en tenant compte de la redondance des chemins ^[1462]. La *RD* peut être mieux corrélée à la distance génétique que la *LCD*, ce qui implique que la prise en compte du flux de disperseurs reflète mieux les différences génétiques entre les populations que de ne considérer qu'un (meilleur) disperseur ^[954]. Par conséquent, nous pouvons émettre l'hypothèse que le *dPCC* basé sur la *RD* prédit mieux la connectivité fonctionnelle entre les populations que le *dPCC* basé sur la *LCD*, car l'établissement de liens entre les taches est proportionnel au nombre de disperseurs, et pas seulement à la distance entre les taches ^[1462]. La carte d'intensité de courant illustre la différenciation des couloirs étroits pour la dispersion des espèces forestières (goulet d'étranglement du flux), par rapport aux grands couloirs ou aux chemins alternatifs entre les taches d'habitat qui augmentent la probabilité de dispersion pour l'espèce (Figure 97).

Nos résultats soulignent que la hiérarchisation de l'importance des taches d'habitat ne dépend pas du type de distance lorsque l'on considère le rôle des taches comme contributeur aux flux de dispersion. Cependant, le rôle de la tache en tant que connecteur facilitant la dispersion pourrait être surestimé par les indices *LCD* par rapport à la *RD* pour la dispersion à courte et moyenne distance. En particulier, lorsque la hiérarchisation est basée sur la probabilité de dispersion, la prise en compte de chemins alternatifs identifie les connecteurs qui assurent probablement la connectivité fonctionnelle à long terme des espèces. Cependant, l'utilisation de la *LCD* pourrait aider à identifier les zones du paysage qui nécessitent une restauration critique pour améliorer la dispersion individuelle.

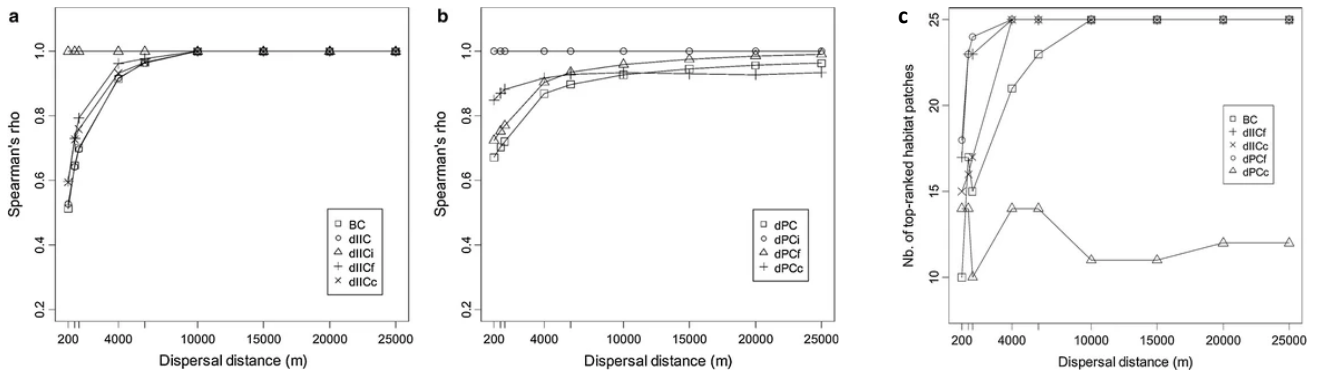


Figure 96. Corrélation entre l'importance des taches d'habitat selon les indices *LCD* et *RD* pour les indices binaires (a) et probabilistes (b) pour la sous-région étudiée. La fraction *intra* (i), la fraction *flux* (f) et la fraction *connecteur* (c) correspondent à la partition de l'importance des taches des indices *dIIC* et *dPC*. Les graduations sans étiquette sur l'axe des abscisses correspondent à 700, 1000 et 6000 m. (c) Nombre de taches identifiées conjointement par les indices basés sur l'*LCD* et les indices basés sur la *RD* parmi les 25 taches d'habitat les mieux classées, pour les différents indices de connectivité analysés et selon plusieurs distances de dispersion. Tiré d'Avon et Bergès [1427].

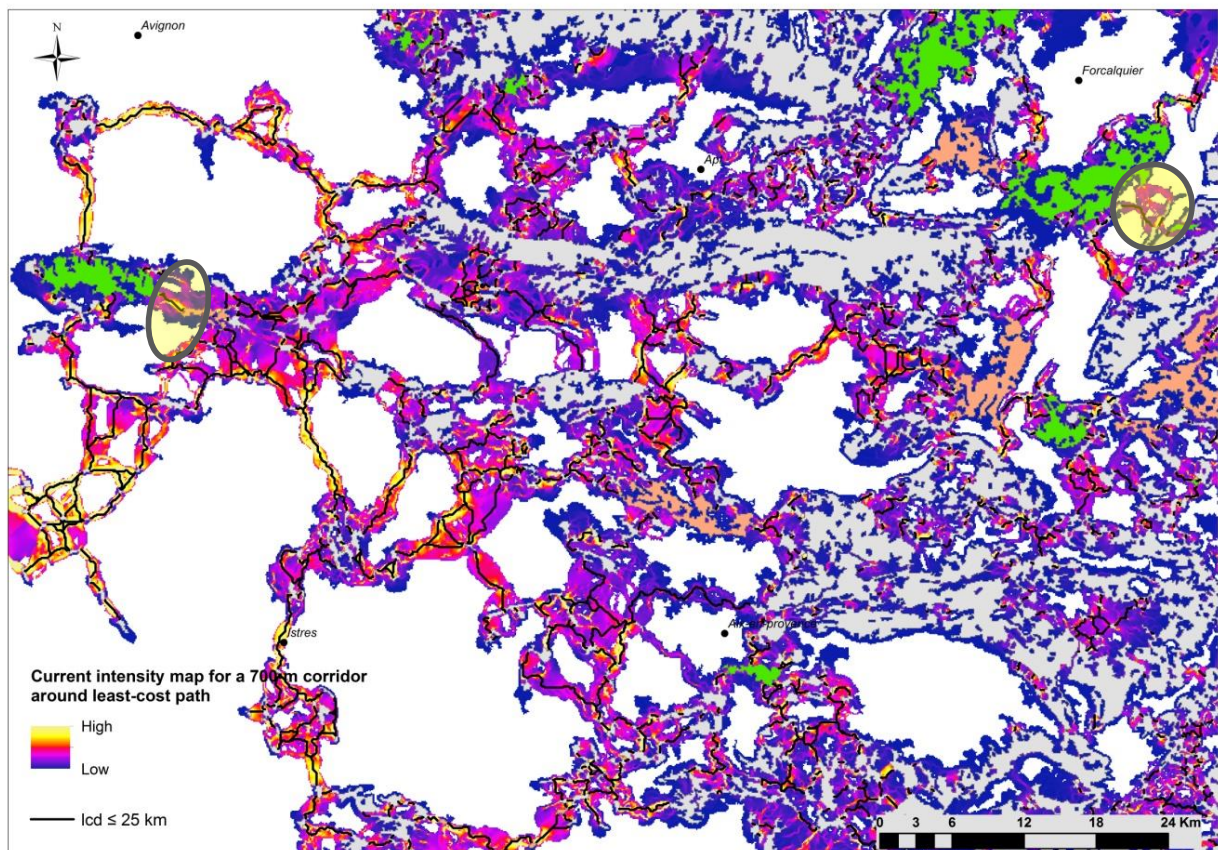


Figure 97. Carte d'intensité de courant à l'échelle de la sous-région représentant les zones à forte densité de flux de dispersion (jaune) tenant compte des chemins alternatifs présents dans un corridor de 700 m autour du chemin de moindre coût. Les cercles illustrent plusieurs corridors qui peuvent améliorer la connectivité fonctionnelle entre les taches de population et qui ne sont pas pris en compte par le chemin de moindre coût. Les taches les mieux classées selon l'indice *dPCc* basé sur la *RD* sont en vert, celles les mieux classées selon l'indice *dPCc* basé sur la *LCD* sont en orange et celle les mieux classées par les deux indices à la fois sont en lilas (pour une distance de dispersion médiane de 25 km). Les autres taches d'habitat sont en gris. Tiré d'Avon et Bergès [1427].

4.4.2.5 Conclusions

Les recherches futures devront utiliser des données génétiques pour confirmer si la *RD* identifie mieux les éléments-clés du paysage qui contribuent à la persistance à long terme des espèces que d'autres distances, comme démontré pour le glouton (*Gulo gulo*) et le mahogany à grandes feuilles (*Swietenia macrophylla*) [954]. Depuis la publication de ces travaux, certaines études ont montré une meilleure performance des chemins de moindre coût ou des modèles de distance pondérée par les coûts [1463, 1464], mais d'autres ont montré que des modèles basés sur la théorie du circuit sont meilleurs pour prédire la connectivité effective [1465, 1466] ; d'autres enfin rapportent une performance proche entre modèles de connectivité basés sur la distance de moindre coût et la distance de résistance [1467].

Nos résultats montrent également que le *dPCC* basé sur la *LCD* identifie les secteurs du paysage qui restent difficiles à atteindre pour un individu en raison d'une forte résistance du paysage environnant : des actions de restauration visant à faciliter la dispersion des individus amélioreront aussi la connectivité avec d'autres parties du paysage, et probablement *in fine* la persistance à long terme de l'espèce. Dans notre étude, l'importance des taches d'habitat a été évaluée avec une *RD* basée sur un corridor de 700 m ou 4000 m de large ; mais si la *RD* était calculée en considérant l'ensemble du paysage environnant comme un espace pour les mouvements de dispersion, les différences de priorités entre *LCD* et *RD* pourraient être plus prononcées.

Nos résultats indiquent que la connectivité basée sur la résistance du paysage dépend des différentes approches conceptuelles sous-jacentes, et pas seulement de la manière dont les valeurs de résistance sont paramétrées [1468]. En conséquence, les méthodes de priorisation doivent être soigneusement sélectionnées en fonction d'hypothèses sur le fonctionnement de la population et les objectifs de conservation. Les deux modèles pourraient être utiles pour la cartographie de la connectivité [1469] : la théorie du circuit pourrait être utilisée pour une modélisation à large échelle, tandis que les chemins de moindre coût pourraient être préférés à des échelles plus fines. Ces approches devraient être complétées par des suivis d'espèces ou des études génétiques à plus petite échelle, avant que des actions de protection ou de restauration ne soient envisagées.

4.4.3 Couplage entre modèles de distribution d'espèces, modèle de déplacement et graphes paysagers

4.4.3.1 Contexte et objectifs

Les modèles de distribution d'espèce (*SDM*) ou modèle de favorabilité d'habitat (*HSM*) sont des outils quantitatifs qui prédisent la distribution spatiale potentielle des espèces. En se basant sur le concept de niche écologique, le *HSM* analyse statistiquement les relations espèces-environnement et peut être extrapolé pour prédire la répartition géographique des espèces cibles [1470]. En écologie végétale, on emploie le terme de qualité d'habitat, alors qu'en écologie animale, on parle de fonction de sélection de ressource (ou *resource selection function*, *RSF*³¹⁷) [295, 1471], mais l'objectif et les approches statistiques pour construire ces modèles sont similaires.

Des méthodes statistiques ont été développées spécifiquement pour valoriser les données de présence uniquement³¹⁸, ce qui permet d'utiliser les bases de données de biodiversité issues des muséums et des herbiers, d'associations naturalistes ou des sciences citoyennes [1472-1474]. Un modèle *HSM* utilise des données de présence d'une espèce cible pour construire un modèle statistique prédictif des exigences environnementales de l'espèce, puis utilise ce modèle prédictif pour prédire un indice de favorabilité de l'habitat (*habitat suitability index*, *HSI*) sur l'ensemble de la zone d'étude. La carte de l'indice *HSI* est utilisée ensuite pour identifier des taches d'habitat favorables pour l'espèce [1472], qui seront définies comme des zones

³¹⁷ La *RSF* se définit comme une fonction qui est proportionnelle à la probabilité d'utilisation d'une unité de ressource.

³¹⁸ C'est-à-dire où l'absence d'espèce n'est pas enregistrée.

de conservation prioritaires ou des sites de réintroduction de l'espèce [1475]. Cependant, les *HSM* ne tiennent pas compte de la connectivité entre les taches d'habitats potentiels [1476].

Par ailleurs, un grand nombre de recherches sur la modélisation de la connectivité construisent la structure des graphes (nœuds et liens) à partir d'avis d'expert ou de simples cartes d'occupation du sol. Nous avons donc proposé une chaîne de traitement complète pour porter un diagnostic de connectivité à l'échelle espèce, combinant (a) modèle de distribution spatiale, (b) modèle de déplacement entre taches et (c) modèle de connectivité fonctionnelle potentielle du réseau d'habitat [1428].

Combiner *HSM* et graphes paysagers permet de tirer parti de leurs avantages respectifs tout en comblant leurs faiblesses respectives : les *HSM* peuvent fournir des données d'entrée quantitatives pour réaliser une analyse de connectivité par les graphes paysagers, tandis que les métriques de connectivité associées aux graphes peuvent valoriser pleinement l'évaluation écologique des sorties du *HSM*. Plusieurs travaux ont déjà proposé de combiner ces deux méthodes, mais sans formaliser complètement la démarche [295, 973, 1477-1482].

Le but de ce travail était de proposer un cadre conceptuel d'analyse intégrée de la connectivité fonctionnelle des habitats d'espèces combinant (a) modèle de distribution spatiale, (b) modèle de déplacement entre taches et (c) modèle de connectivité du réseau d'habitat [1428].

Le cadre conceptuel proposé est illustré par une étude de cas sur l'alouette lulu (*Lullula arborea*, Linnaeus) en région méditerranéenne. Les alternatives et les limites de la méthode ont été discutées. Dans la mesure où il existe un fort besoin de mettre à disposition des décideurs et acteurs de la planification de la conservation des outils opérationnels [950, 980], nous avons proposé une démarche basée sur des logiciels libres et conviviaux, à savoir *MaxEnt* [1474] et *Graphab* [950].

4.4.3.2 Démarche et résultats

La démarche proposée est à la fois un cas particulier et une amélioration de la démarche générale exposée précédemment (cf. § 4.4.1) et comporte quatre étapes successives :

- (1) recueillir et préparer à l'aide d'un *SIG* les données d'entrée, c'est-à-dire d'une part les observations d'espèces et d'autre part les géo-données environnementales ;
- (2) modéliser la favorabilité de l'habitat à l'aide de *MaxEnt* pour obtenir une carte de l'indice de favorabilité de l'habitat (*HSI*) pour les espèces considérées ;
- (3) transformer la carte de l'indice *HSI* en entrées de graphes spatiaux (nœuds et liens) en utilisant le *SIG* et *Graphab* ;
- (4) effectuer une analyse de connectivité du graphe à l'aide de *Graphab*, comme proposé au § 4.4.1.

L'ensemble de la démarche est synthétisé sur les deux figures suivantes (Figure 98 et Figure 99).

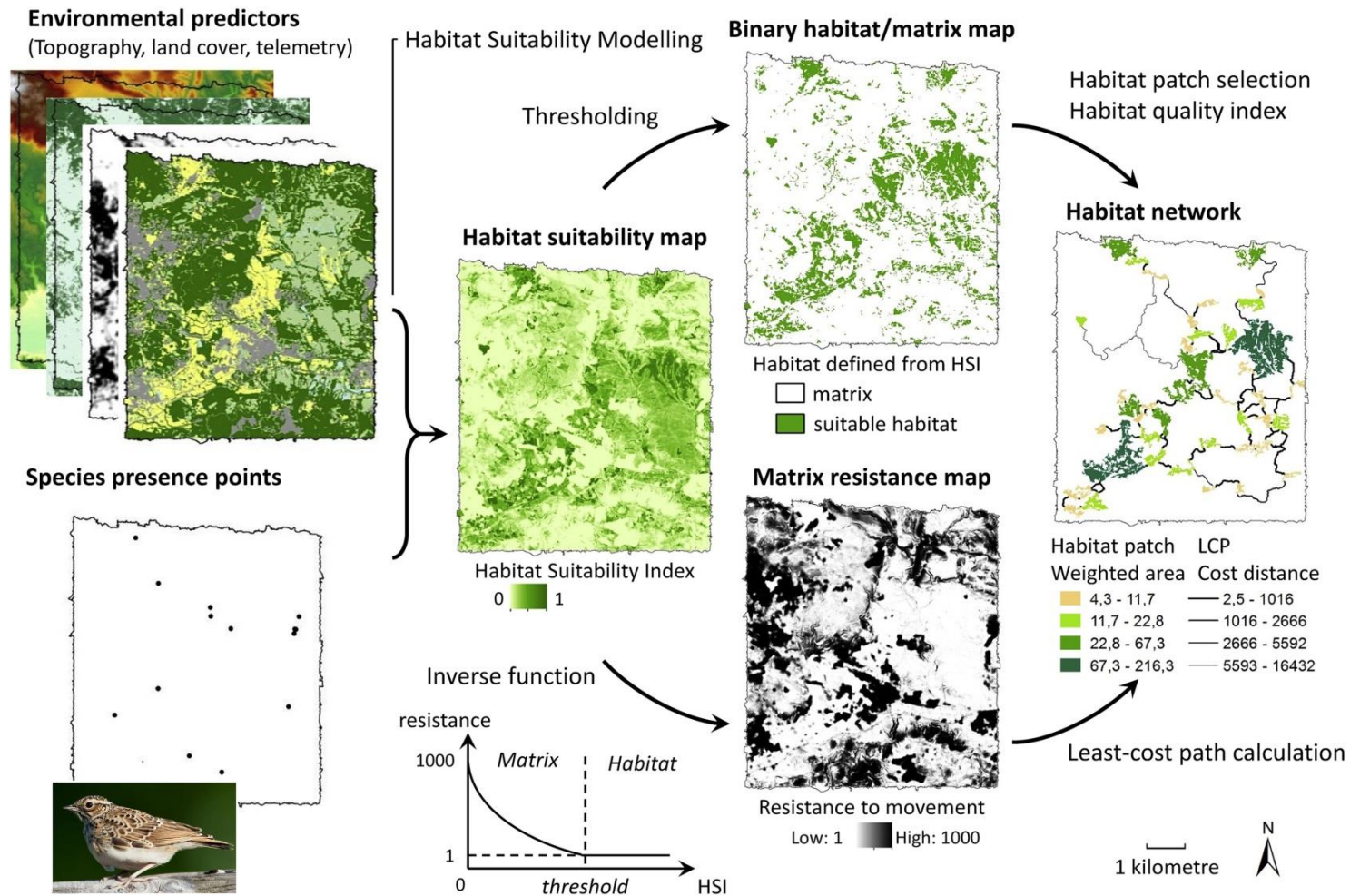


Figure 98. Cartes illustrant les trois premières étapes de la méthode de couplage entre SDM et graphe paysager pour l'Alouette lulu (*Lullula arborea*) en Dracénie (83). (1) Données d'entrée : points de présence d'espèces, couches des prédicteurs environnementaux ; (2) modélisation de la favorabilité de l'habitat : carte de l'indice HSI ; (3) transformation en données d'entrée du graphe paysager : carte binaire habitat/matrice, carte de résistance de la matrice au déplacement et réseau d'habitat. Les taches d'habitat et les chemins de moindre coût du réseau d'habitat ont été classés en quatre catégories déterminées à l'aide de la méthode d'optimisation des seuils naturels de Jenks. La division en quatre catégories a été effectuée pour optimiser la visualisation des cartes, mais est illustrative car le modèle de graphe utilise des valeurs exactes. Tiré de Dufлот *et al.* [1428].

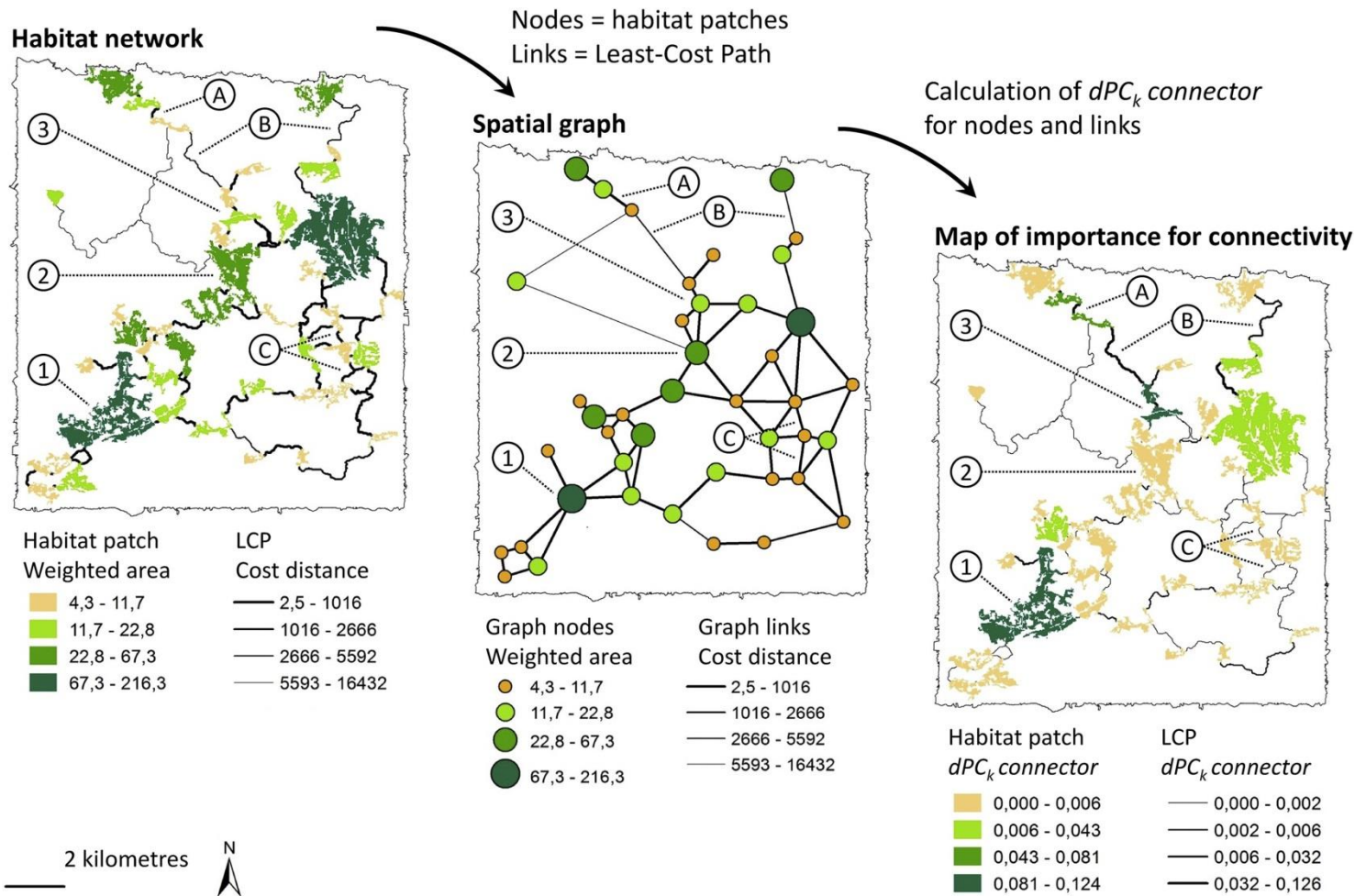


Figure 99. Cartes et opérations appliquées pour construire pas à pas le graphe paysager et effectuer l'analyse de connectivité à partir de la métrique $dPC_{connector}$. Les cartes correspondent au cas de *Lullula arborea*. Les nœuds et liens de graphe ou les taches d'habitat et liens entre habitats (chemins de moindre coût) ont été classés en quatre catégories déterminées à l'aide de la méthode d'optimisation des seuils naturels de Jenks. Taches de type 1 : importantes en termes de qualité d'habitat (superficie et qualité) et pour la connectivité du réseau d'habitat. Taches de type 2 : importantes en termes de qualité d'habitat mais moins importantes pour la connectivité du réseau d'habitat. Taches de type 3 : moins importantes en termes de qualité d'habitat mais très importantes pour la connectivité du réseau d'habitat. Liens de type A : importants en termes de connectivité du réseau d'habitat et possédant une faible distance de coût. Liens de type B : importants en termes de connectivité du réseau d'habitat et possédant une distance de coût élevée. Liens de type C : peu importants pour la connectivité du réseau mais ayant une distance de coût faible. Tiré de Dufлот *et al.* [1428].

Dans l'étape 3, nous proposons de définir l'habitat favorable (les nœuds) par une valeur seuil de *HSI* ; les taches d'habitat résultantes sont ensuite sélectionnées en fonction de la taille du domaine vital de l'espèce. Par ailleurs, les liens sont basés sur les chemins de moindre coût (*LCP*) entre paires de taches, en utilisant une transformation de l'indice *HSI* pour produire la carte de résistance.

L'originalité de la démarche repose donc sur l'étape 3, qui mérite d'être détaillée et discutée plus en détail. L'utilisation de la carte du *HSI* pour préparer une carte de résistance et calculer des *LCP* n'est pas nouvelle en soi [875, 1483, 1484], mais a été rarement utilisée pour effectuer une analyse de la connectivité du graphe spatial [1478]. En effet, bien que de nombreuses études aient défini des nœuds du graphe à partir d'un *HSM*, elles ont généralement déterminé des attributs de lien par la distance euclidienne [973] ou par un *LCP* basé sur une carte de résistance basée sur avis d'experts [1458, 1477]. Dans ce dernier cas, des valeurs de résistance sont attribuées aux caractéristiques paysagères par des experts, en utilisant généralement des catégories d'occupation du sol. La manière de définir des cartes de résistance reste un problème toujours très débattu en écologie du paysage [295, 1445, 1483]. Malgré des débats sur leur précision, les avis d'expert sont souvent utilisés, car les données de déplacement (télémétrie) sont – et resteront – rarement disponibles [94, 295, 1484]. Des informations quantitatives sur l'écologie des espèces peuvent être introduites dans la définition de l'attribut du lien, rendant ainsi potentiellement les évaluations de la connectivité plus précises. Or, la résistance du paysage au déplacement des espèces ne se résume pas à évaluer la capacité d'un individu à se mouvoir dans un milieu donné (résistance physique du milieu), mais doit intégrer d'autres paramètres : coût énergétique, risque de mortalité/prédation, coût de reproduction, stress thermique et favorabilité de l'habitat [1440]. Un exemple typique est le cas d'une route, *a priori* plutôt facile à traverser si on ne considère que la résistance du milieu, mais qui présente un fort risque de mortalité pour toutes les espèces terrestres.

Dans notre démarche, nous transformons le *HSI* pour associer des zones favorables (à *HSI* élevé) à une faible résistance au mouvement. L'utilisation d'une fonction inverse est rarement mentionnée dans les études : elle est linéaire chez Ziolkowska *et al.* [1478] et catégorielle chez Wang *et al.* [1485]. Nous avons proposé d'appliquer une fonction exponentielle négative à chaque pixel de la carte *HSI* pour calculer la résistance correspondante (*R*) :

$$\begin{aligned} \text{si } HSI > HSI_{\text{seuil}} &\rightarrow \text{habitat des espèces} &\rightarrow R=1 \\ \text{si } HSI < HSI_{\text{seuil}} &\rightarrow \text{non-habitat ou matrice} &\rightarrow R = 1000 \times e^{\left(-\log(1000) \times \frac{HSI}{HSI_{\text{seuil}}}\right)} \end{aligned}$$

Cette fonction attribue donc une résistance maximale $R=1000$ lorsque $HSI=0$ et $R=1$ lorsque *HSI* est supérieur ou égal au seuil d'habitat³¹⁹. La forme exponentielle renforce l'effet barrière des zones moins favorables. Wang *et al.* [1485] ont testé différentes transformations de *HSI* et ont constaté qu'une transformation qui augmentait de façon non linéaire les coûts des faibles valeurs de *HSI* correspondait mieux à la distance génétique. Ce type de relation a aussi été observé pour une espèce de pic (*Picoides borealis*) [1486] et pour l'ours brun (*Ursus arctos*) [1487]. De la même manière, Keeley *et al.* [1488] détectent une meilleure prédiction des mouvements de prospection en utilisant des transformations exponentielles négatives qu'en utilisant des transformations linéaires. Keeley *et al.* [1488] proposent une famille de courbes exponentielles négatives permettant de transformer la favorabilité de l'habitat en valeur de résistance (*cf.* Fig. 1 de l'article) et intégrant un paramètre *c* qui détermine la forme de la courbe :

$$\text{Équation 15} \quad R = 1000 - 999 \times \left(\frac{1 - e^{\left(-c \times \frac{HSI}{HSI_{\text{seuil}}}\right)}}{1 - e^{(-c)}} \right)$$

³¹⁹ D'autres valeurs de résistance maximale peuvent être appliquées (ex. $R=10000$), mais ce n'est pas la valeur maximale en elle-même qui compte mais plutôt les rapports de résistance entre les différents habitats composant la matrice [1483], autrement dit dans notre cas la forme plus ou moins exponentielle de la courbe $R=f(HSI)$.

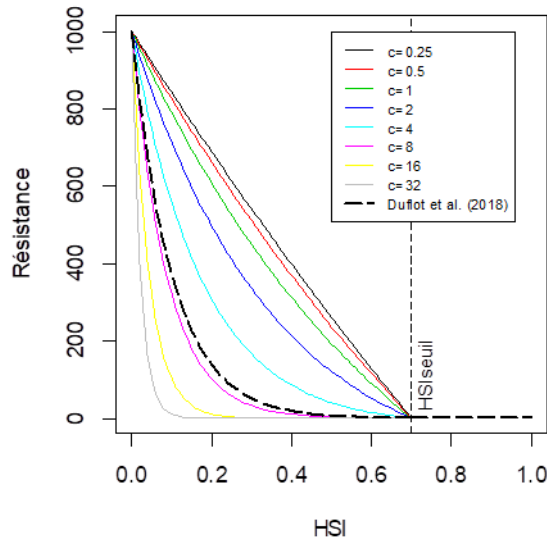


Figure 100. Courbes de transformation de l'indice de favorabilité de l'habitat (HSI) en valeur de résistance (R) selon l'Équation 15 pour huit valeurs du paramètre c , considérant une valeur seuil de HSI égale à 0,7. Modifié d'après Keeley *et al.* [1488]. En pointillé, la courbe de transformation proposée par Duflot *et al.* [1428] qui correspond à $c=\log(1000)$.

où R est la résistance, HSI est l'indice de favorabilité de l'habitat, HSI_{seuil} est la valeur de HSI au-dessus de laquelle le paysage est considéré comme un habitat pour l'espèce, et c permet d'ajuster la forme exponentielle de la courbe (lorsque HSI diminue, l'augmentation de la résistance R est d'autant plus rapide que c est faible). Ici, nous avons modifié l'équation proposée par Keeley *et al.* [1488] en élargissant l'amplitude de variation de la résistance (de 1 à 1000 au lieu de 1 à 100) et avons ajouté une valeur seuil pour HSI (alors que Keeley fait l'hypothèse que $R=1$ pour $HSI=1$ et que $R>1$ lorsque $HSI<1$).

Cette famille de courbe est représentée sur la Figure 100 où nous avons ajouté la courbe proposée par Duflot *et al.* [1428]. En posant $c=\log(1000)$, on retrouve l'équation proposée dans Duflot *et al.* [1428].

4.4.3.3 Discussion

Dans notre démarche, la carte du HSI est inversée pour produire une carte de résistance, mais les HSM ne sont pas faits à la base pour refléter le mouvement des espèces. Inférer les cartes de résistance à partir du HSI suppose que le comportement de l'espèce lors des déplacements suit les mêmes règles que la sélection de l'habitat, ce qui reste approximatif [295, 1478]. Mais cette limite s'applique aussi aux cartes de résistance issues d'avis d'experts, car qualité d'habitat et capacité à se disperser dans celui-ci sont en fait souvent confondues [295, 875, 1484].

Les HSM basés sur des données d'observations constituent une alternative quantitative à l'utilisation subjective de cartes de résistance issues d'avis d'experts, souvent jugées moins performantes que les approches empiriques [295, 875, 1484, 1488]. De plus, la résistance de la matrice quantifie non seulement la difficulté pour l'espèce à parcourir la matrice (c'est-à-dire les obstacles physiques et biologiques) mais également le comportement d'évitement associé et le risque de mortalité (par exemple, la prédation, la compétition ou le manque de ressources), comme nous l'avons vu pour les routes (*cf.* § 3.4.7). Le HSI estimé à partir des points de présence peut être un bon indicateur indirect de ces processus, et l'utilisation de l'inverse du HSI comme valeur de résistance est probablement une bonne option à cet égard. Par ailleurs, des cartes de résistance basées sur avis d'experts ou issues de données observationnelles peuvent produire des analyses de connectivité différentes mais complémentaires [1489]. Une autre possibilité consiste à combiner les deux approches, par exemple en augmentant la résistance des éléments du paysage connus pour agir comme de fortes barrières aux mouvements des espèces cibles, comme les routes [1478].

Néanmoins, la démarche la plus aboutie consiste à déduire les valeurs de résistance des données de localisation et de déplacement obtenues à partir de protocole de marquage-recapture et de suivis télémétriques

[295]. Ces méthodes font un usage plus explicite des mouvements d'espèces, mais sont plus lourdes à mettre en œuvre [295]. Par exemple, Zeller *et al.* [1464] ont constaté que les données GPS étaient plus solides pour estimer la résistance précise du paysage, mais concluent que le *HSM* peut être suffisant. Malgré tout, étant donné l'urgence écologique, il nous semble plus pertinent de réserver les méthodes de suivis et de capture-marquage-recapture pour valider *a posteriori*, à une échelle plus locale, les corridors écologiques.

4.4.3.4 Conclusions

Le cadre méthodologique proposé fournit une approche quantitative, prédictive et propre à chaque espèce pour identifier les zones clés du paysage où les biologistes et les gestionnaires devraient prioriser leurs efforts de conservation et de restauration. Cette hiérarchisation peut servir à optimiser l'utilisation des fonds disponibles ou à localiser les futures études à plus petite échelle et les programmes de suivi de la biodiversité.

Certes, les taches d'habitat potentielles où l'espèce n'a pas encore été enregistrée et les corridors potentiels doivent être étudiés pour confirmer leur utilisation réelle par l'espèce. De plus, si ce cadre méthodologique nous semble un bon outil d'aide à la décision, les différences entre les méthodes basées sur l'avis d'expert et celles basées sur le *HSM* doivent encore être évaluées. Si les données d'observation au niveau espèce sont disponibles, l'application de notre cadre méthodologique apparaît comme une avancée dans le domaine. Toutefois, en l'absence de données d'observation d'espèce, les méthodes de type *Delphi* basées sur les avis d'expert [1490] conservent leur utilité lorsque des décisions urgentes doivent être prises, c'est-à-dire lorsque les données sont rares et que le temps est trop court pour obtenir des données de terrain. Dans de tels cas, nous conseillons de combiner plusieurs avis d'experts [1484] et de viser une validation ultérieure sur le terrain.

4.4.4 Conclusions et perspectives

Les principales avancées tirées de mes travaux sur la conservation et la restauration de la connectivité peuvent être résumées en deux points et ouvrent deux types de perspective de recherche (méthodologique et appliquée).

1- Nous avons formalisé une démarche d'analyse de connectivité des réseaux d'habitat d'espèce basée sur les graphes paysagers, la modélisation des déplacements d'espèces et les indices de quantité d'habitat atteignable³²⁰. Ce socle méthodologique a l'avantage d'être applicable dans la plupart des situations où l'objectif visé est de proposer un diagnostic de connectivité pour identifier les taches ou les connexions qu'il faut conserver ou restaurer en priorité, dès lors qu'on dispose d'un minimum de données.

2- Deux approfondissements ont été réalisés pour enrichir ce socle méthodologique. Le premier a cherché à comparer deux hypothèses différentes de modélisation des déplacements entre les taches et leurs effets sur la hiérarchie des taches pour la conservation : l'une considère qu'une espèce suit en moyenne le plus court chemin entre deux taches, l'autre considère qu'il existe de nombreux chemins alternatifs et qu'il vaut mieux intégrer la moyenne de ces chemins plutôt que le meilleur d'entre eux uniquement. Le second a proposé de baser l'élaboration de la carte des taches d'habitat et la carte de résistance sur un modèle de distribution d'espèce à partir de données d'observations de présence des espèces, au lieu de construire ces cartes sur les avis d'experts ou à partir de la littérature. Comme la disponibilité de données d'observation d'espèces va s'améliorer grâce aux efforts d'assemblage des données naturalistes existantes mais dispersées (*cf.* le portail du Système d'Information de la Biodiversité et du Système d'Information de l'Inventaire du Patrimoine Naturel³²¹), nous pensons que ce couplage de modèle SDM-graphes paysagers peut rapidement se généraliser.

3- Deux développements méthodologiques peuvent être proposés à partir de ce socle et sont détaillés dans mon projet. Un premier développement visera à coupler mes travaux d'écologie du paysage et de conservation/restauration de la connectivité en évaluant ce que les graphes paysagers et les indices de quantité

³²⁰ Qui combinent quantité d'habitat et connectivité entre les taches d'habitat au sein d'une métrique unique.

³²¹ *Cf.* <https://inpn.mnhn.fr/accueil/index>.

d'habitat atteignable peuvent apporter aux recherches empiriques sur la réponse spécifique et fonctionnelle des communautés de plantes à la structure et à la composition du paysage environnant (*cf.* § 5.3.2). Un second développement concernera la validation des modèles de connectivité paysagère basée sur la qualité de précision de localisation des corridors et la façon d'élaborer des trames écologiques multi-espèces sans rendre la démarche trop complexe (*cf.* 5.4.7).

4- En parallèle, nous voyons aussi plusieurs domaines d'application de la théorie des graphes, de la théorie du circuit et des indices de quantité d'habitat atteignable à des enjeux forts de biodiversité, qui sont détaillés dans mon projet (*cf.* § 5.4) :

- Quantifier les écarts entre évolution de la surface forestière au niveau d'un territoire et changement de la quantité atteignable d'habitat forestier, en tenant compte de la capacité de dispersion des espèces, ce qui peut déboucher sur la mise au point de nouveaux indicateurs plus fonctionnels de la fragmentation des milieux boisés (*cf.* § 5.4.1) ;
- Modéliser les flux de dispersion des espèces forestières sous contrainte des changements climatiques (*cf.* § 5.4.2) ;
- Démêler les effets directs et indirects des changements climatiques sur la quantité d'habitat atteignable pour les espèces forestières (*cf.* § 5.4.3) ;
- Repenser le cadre méthodologique de l'objectif de non perte nette de biodiversité en intégrant la connectivité paysagère dans la démarche éviter, réduire, compenser (*cf.* § 5.4.4) ;
- Identifier les haies et petits bois essentiels à conserver en priorité pour maintenir la connectivité des habitats boisés et optimiser la localisation des haies à restaurer (*cf.* § 5.4.5) ;
- Proposer un outil d'aide à l'élaboration de trames fonctionnelles de forêts matures (*cf.* § 5.4.6).



5.1 Organisation

Mon projet de recherche est articulé en trois axes et onze thèmes (voir aussi diagramme de synthèse Figure 101) :

(1) un premier axe de poursuite des recherches en **écologie historique forestière**, comportant six thèmes dont un qui s'intéressera en particulier à mieux quantifier les réponses décalées dans le temps des espèces et des communautés floristiques aux changements d'usages passés (§ 5.2) ;

(2) un second axe qui s'intéresse aux **stratégies de conservation de la biodiversité forestière à l'échelle du paysage**, structuré selon deux thèmes : l'analyse du rôle patrimonial des zones forestières les plus éloignées des influences anthropiques et l'approfondissement du rôle de la structure et de la composition du paysage sur la diversité multi-taxonomique, spécifique et fonctionnelle, des communautés forestières (§ 5.3) ;

(3) un troisième axe d'approfondissement des recherches sur la **conservation et la restauration de la connectivité**, articulé en trois thèmes : l'analyse des changements de connectivité passés et la prédiction des changements futurs, avec la prise en compte des changements climatiques, l'application des outils de modélisation à des enjeux de biodiversité particuliers (par exemple : les réseaux de haies ou la trame de forêts matures) et des développements méthodologiques, mais toujours en gardant une finalité très opérationnelle à ces travaux (§ 5.4).

L'état d'avancement des différents axes du projet est variable :

- le premier axe d'écologie historique est plus avancé, avec un projet en cours (thèse S. Mollier, financée par l'OFB), deux projets qui ont démarré en 2021 (projet SICCCUB³²² et thèse N. Delpouve), deux articles publiés en 2021 [\[498, 1491\]](#), un article en révision [\[1492\]](#) et un article en préparation [\[1493\]](#) ;

- le second axe sur les stratégies de conservation de la biodiversité forestière à l'échelle du paysage est le plus prospectif avec un projet qui démarre en 2022 (consortium Ampli Gamma³²³) ;

- le troisième axe sur la conservation et la restauration de la connectivité est le plus avancé à l'heure actuelle, avec un projet démarré en 2021 (projet POIA-FEDER³²⁴), un projet démarrant en 2022 (GENITRAME³²⁵), deux articles publiés [\[1494, 1495\]](#), un article en révision [\[1496\]](#), un article soumis [\[1497\]](#) et trois articles programmés sur la base de résultats acquis ou d'analyse en cours [\[1452, 1498, 1499\]](#).

³²² Projet exploratoire "Suivi des Impacts du Changement Climatique et des Changements d'Usage sur la Biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes de montagne", financé par le métaprogramme Biosefair d'INRAE (2022-2023).

³²³ Projet de consortium "Aménagement des paysages et multi-diversité gamma", financé par le métaprogramme Biosefair d'INRAE (2022)

³²⁴ Projet "Caractériser et définir les enjeux de trame fonctionnelle déclinés aux zones pastorales et aux forêts matures pour mieux accompagner la résilience des milieux et des usages face aux changements climatiques - Mutualisation stratégique en inter-parcs naturels régionaux des massifs préalpins", coordonné par 5 PNR, financé par le Programme Opérationnel Interrégional du Massif Alpin (2021-2022).

³²⁵ Projet "Techniques de génie végétal en environnement fortement urbanisé : limiter les impacts sur la connectivité fonctionnelle des ripisylves", financé par Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse - AERMC (2022-2023).

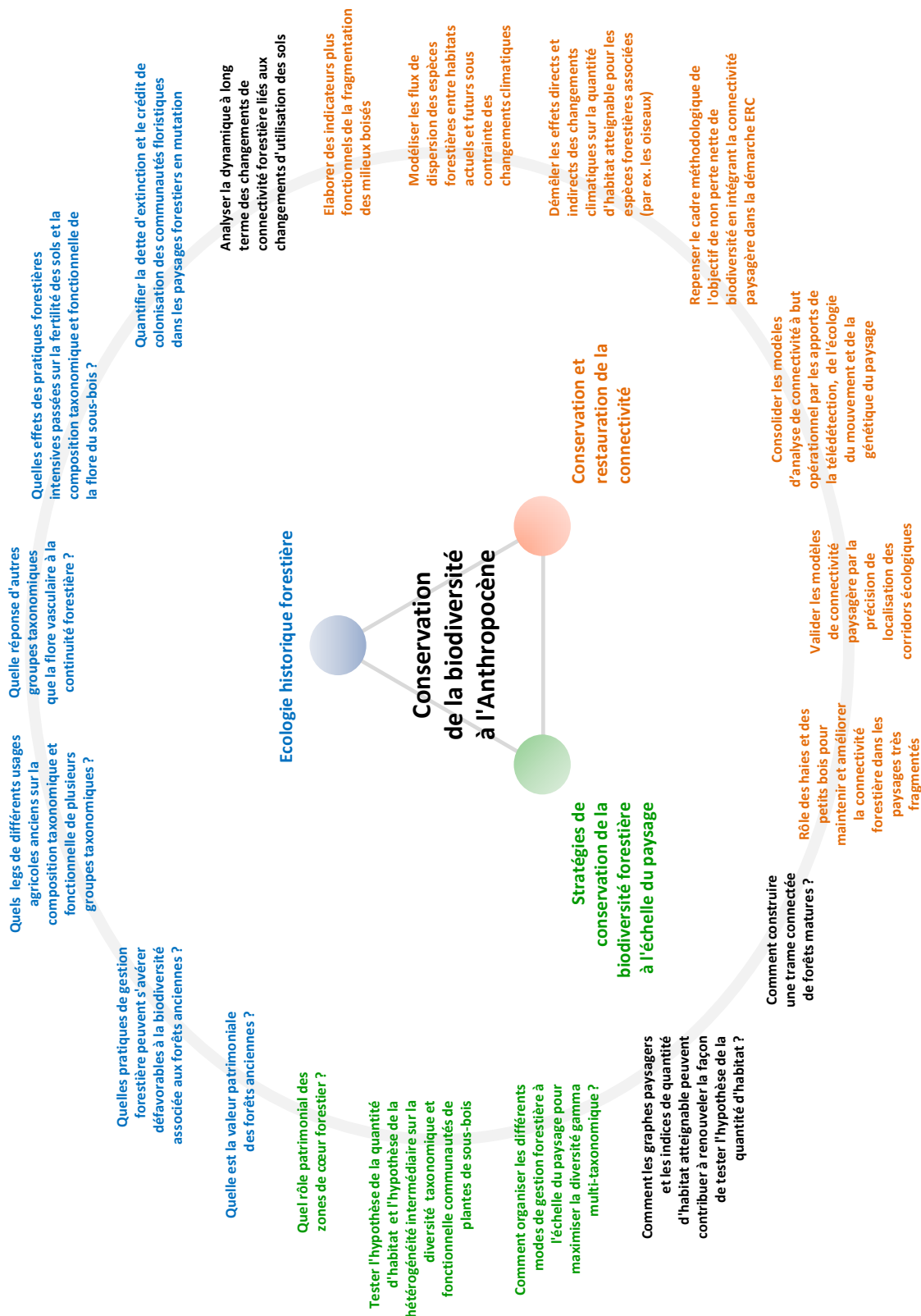


Figure 101. Cercle des questions et objectifs de recherche de mon projet rattachés à trois axes : (1) écologie historique forestière, (2) stratégies de conservation de la biodiversité forestière à l'échelle du paysage et (3) conservation et restauration de la connectivité, l'ensemble étant fédéré par trois disciplines transversales : la biologie/écologie de la conservation, l'écologie des communautés et l'écologie fonctionnelle. La couleur des questions/objectifs de recherche et leur position indiquent leur rattachement à ces trois axes. Les questions/objectifs transversaux à au moins deux axes sont en noir.

5.2 *Ecologie historique forestière*

Constatant l'intérêt grandissant de plusieurs équipes de recherche et de nombreux gestionnaires d'espaces naturels (CBN, PN, PNR, CEN³²⁶) pour les forêts anciennes, nous avons proposé en 2017 de coordonner avec mon collègue J.L. Dupouey (UMR Silva, INRAE Nancy) un numéro spécial de la *Revue Forestière Française* sur les forêts anciennes³²⁷. J'ai co-rédigé un article introductif faisant le bilan des connaissances et des enjeux de gestion et de conservation des forêts anciennes pour dégager des perspectives de recherche [541] et contribué à trois autres articles [7, 562, 1200]. Nous y insistons notamment sur la valeur patrimoniale des forêts anciennes, car la restauration écologique complète des forêts anciennes est un objectif en partie inatteignable [510]. Un second article de synthèse et de prospective, plus complet, est paru en 2021 dans la revue *Journal of Vegetation Science*³²⁸ [498].

Sur ce thème des forêts anciennes, je souhaiterais contribuer à fédérer la communauté française des chercheurs et gestionnaires de milieux naturels autour d'un projet de recherche sur la connaissance et la conservation de la biodiversité des forêts anciennes à l'échelle nationale, et en parallèle participer à un projet européen en collaboration avec le réseau FLEUR³²⁹.

5.2.1 Progresser sur la reconnaissance de la valeur patrimoniale des forêts anciennes dans les politiques de conservation

5.2.1.1 Contexte

L'écologie historique est étroitement associée à l'écologie de la conservation et de la restauration [46, 1121]. J'ai synthétisé ci-dessous les principales raisons justifiant d'une place plus importante à accorder aux forêts anciennes dans les programmes internationaux, européens et nationaux de conservation de la nature, et de manière plus large dans les politiques forestières :

- (1) la valeur de remplacement des forêts anciennes ;
- (2) un laboratoire de terrain pour l'étude des processus écologiques fondamentaux ;
- (3) des sources de diaspores pour les forêts récentes et un état de référence ;
- (4) une lente érosion des forêts anciennes depuis 150 ans ;
- (5) une érosion forestière passée qui s'est produite sur des sols plus riches et mieux drainés ;
- (6) la valeur patrimoniale intrinsèque des anciens usages ;
- (7) une richesse spécifique potentiellement plus forte en forêts anciennes, notamment en espèces rares et menacées.

Les résultats scientifiques suggèrent clairement que la restauration écologique d'une forêt ancienne est un objectif en partie irréalisable [510, 556, 558, 595]. Les forêts anciennes ont donc une valeur de remplacement élevée, car leur biodiversité spécifique ne peut être entièrement restaurée une fois perdue.

Les forêts anciennes constituent aussi un précieux laboratoire de terrain pour l'étude des processus écologiques fondamentaux, à savoir la manière dont les espèces végétales se dispersent et se recrutent, ou comment la fragmentation du paysage affecte leur survie et la recolonisation des nouvelles forêts. Les forêts anciennes peuvent servir de sources de diaspores pour les forêts récentes alentours et d'état de référence lorsqu'on évalue l'état des boisements récents, ce qui les rend précieuses en termes de conservation de la biodiversité [1122].

³²⁶ CBN : Conservatoire Bot. National ; PN : Parc national ; PNR : Parc naturel régional ; CEN : Conservatoire d'Espaces Naturels.

³²⁷ Paru en juin 2018 mais millésimé en 2017.

³²⁸ La partie § 3.3 du chapitre Cadrage théorique et état de l'art ainsi que cette partie 5.2 du Projet scientifique forment un article de synthèse et de perspectives publié dans *J. Vegetation Science*, dans le cadre d'un n° spécial d'écologie végétale historique [498]. Le projet scientifique y est cependant moins détaillé que dans le présent mémoire.

³²⁹ Réseau européen FLEUR : consortium financé par la Fondation Flamande pour la Recherche regroupant 20 laboratoires de recherche européens intéressés par la dynamique des plantes forestières face aux changements globaux (<http://www.fleur.ugent.be/>).

En Europe, l'expansion nette de la forêt masque en grande partie l'érosion lente mais irrémédiable des forêts anciennes. En France, à partir des zones vectorisées de la carte d'État-major (*cf.* Figure 23), nous avons estimé que 20% de la forêt présente entre 1818 et 1866 a aujourd'hui disparu. Dans le nord de la France (région Nord-Pas-de-Calais), jusqu'à 34% de la forêt présente en 1830 a disparu. En Angleterre et au Pays de Galles, 7% de la superficie des forêts anciennes présentes vers 1930 a été défrichée pour d'autres usages ^[1500]. En Suisse, la surface de forêt ancienne est passée de 20% en 1850 à 11% en 2000 ^[1501]. En Flandre, 37% de la forêt présente de manière continue entre 1775 et 1904-1931 a été défrichée après cette période ^[528]. De plus, l'érosion forestière passée a tendance à se produire sur des sols plus riches en nutriments et mieux drainés ^[528, 1502-1504], c'est-à-dire sur les milieux à fort potentiel pour de nombreuses AFS.

L'écologie historique correspond à une vision plus large et culturelle de la conservation : les caractéristiques historiques comme les talus boisés, d'autres caractéristiques archéologiques, la gestion traditionnelle et le type de paysage, ont une valeur patrimoniale intrinsèque ^[1122, 1500, 1505] ;

Un dernier argument, peut-être moins consensuel, est la plus forte richesse en biodiversité des forêts ancienne et le fait qu'elles abriteraient plus souvent des espèces rares ou menacées ^[588, 613, 1114, 1500, 1506-1508], en particulier le cœur des grandes forêts anciennes ^[1326]. Une étude portant sur huit groupes taxonomiques dans les forêts danoises a révélé que le nombre d'espèces sur Liste Rouge Européenne était mieux corrélé avec la superficie forestière en 1810 qu'avec la superficie forestière actuelle ^[1114]. Ce résultat a été obtenu dans un contexte de forte fragmentation forestière (3,5% de couvert forestier en 1810) et mérite donc d'être validé dans d'autres contextes biogéographiques et historiques. Cette tendance doit être visible dans des paysages ayant connu une forte déforestation par le passé et un reboisement limité après la transition forestière (Grande-Bretagne, Allemagne du Nord ou Danemark par exemple), mais les AFS ne peuvent être considérées comme des espèces rares ou menacées partout. Pour l'instant, peu d'études ont montré une relation positive entre la richesse en AFS et la richesse spécifique en espèces menacées d'autres taxons forestiers³³⁰ ^[1509] ou ont mis en évidence que la coexistence d'AFS indique des communautés forestières avec une plus grande diversité ^[1510]. D'autres travaux sont nécessaires pour documenter la valeur patrimoniale des forêts anciennes et je reviens dessus dans le paragraphe suivant (*cf.* § 5.2.2).

Il est intéressant de noter que la reconnaissance de la valeur de conservation des forêts anciennes en Europe n'est pas nouvelle et a changé au cours du temps. La 3^{ème} Conférence Ministérielle sur la Protection des Forêts en Europe, tenue à Lisbonne en 1998, a adopté la résolution L2 "Critères, indicateurs et lignes directrices paneuropéens de gestion durable au niveau opérationnel". Cette résolution incluait l'Indicateur 4.1 qui faisait référence aux "changements dans les types de forêts anciennes naturelles et semi-naturelles" ^[1122]. Toutefois, sur la base du même critère C4 "Maintien, conservation et amélioration appropriée de la diversité biologique dans les écosystèmes forestiers", l'ensemble des "Indicateurs paneuropéens actualisés pour la gestion durable des forêts", approuvé à la 7^{ème} Conférence Ministérielle de Madrid en 2015, ne mentionne plus cet indicateur, ce qui indique une évolution des priorités politiques en matière de protection forestière.

5.2.1.2 Perspectives

La cartographie numérique des forêts anciennes à l'échelle européenne est une action à réaliser en priorité, à partir des différentes sources cartographiques disponibles dans les différents pays européens ^[561], et dans la foulée des initiatives allant dans ce sens ^[568]. Je recommande également d'adopter un statut de protection international pour les forêts anciennes et conseille de leur accorder une attention particulière dans les plans de gestion forestière et les procédures de certification. Ces actions de conservation doivent être cependant hiérarchisées en fonction du contexte régional de fragmentation des forêts. Les forêts anciennes en France représentent en moyenne 50% du couvert forestier actuel ^[541], mais la surface ou la proportion de forêt ancienne peut être beaucoup plus faible dans d'autres pays, en raison de trajectoires historiques différentes.

³³⁰ Bryophytes, lichens, macro-champignons, coléoptères, papillons et araignées.

5.2.2 Elargir la réponse à la continuité forestière aux autres taxons et aux espèces menacées

5.2.2.1 Contexte

Le rôle de la continuité peut potentiellement concerner la plupart des taxons forestiers, et parmi eux les espèces les moins mobiles ^[535]. Les études sur d'autres taxons que les plantes vasculaires semblent moins fréquentes mais après une recherche bibliographique, le tableau est apparu un peu différent avec un nombre croissant d'études depuis 2013. Je propose ci-dessous une revue sommaire de la trentaine d'articles identifiés sur le sujet³³¹ (Tableau 18).

Les taxons abordés sont variés et incluent les microbes et bactéries du sol, plusieurs groupes de champignons dont les macro-champignons et des ectomycorhizes, les lichens terricoles, les lichens épiphytes, les bryophytes terricoles et épiphytes, plusieurs groupes d'invertébrés épigés comprenant les charançons saproxyliques, les chrysopes, les coléoptères carabiques, les coléoptères saproxyliques, les syrphes, les fourmis, les papillons, les punaises, la faune du sol (collembolles et nématodes), et quelques espèces de mammifères ; enfin, quelques études portent sur la diversité faunistique des rivières : invertébrés et salamandres.

Une étude n'aborde pas directement la réponse des espèces ou des communautés à la continuité forestière ^[1511], mais s'intéresse aux relations entre la richesse locale en plantes de forêts anciennes et la richesse des macro-champignons ou aux similarités de composition spécifique entre plantes de forêts anciennes et macro-champignons.

Sur les 45 réponses élémentaires repérées dans la littérature³³², une large majorité de cas ($n=33$) témoignent d'un effet significatif de la continuité forestière sur la richesse, l'abondance des taxons analysés (avec une richesse ou abondance plus élevée en forêt ancienne) ou indiquent des différences significatives de composition en espèces entre forêts anciennes et récentes ; neuf cas seulement indiquent une réponse non significative (pas de différence de richesse, d'abondance ou de composition selon la continuité forestière) et trois cas concluent à une réponse des espèces à la continuité plus complexe ou plus nuancée.

Les réponses significatives sont illustrées ici par deux études. La première étude concerne les coléoptères saproxyliques dans deux régions françaises (Gâtinais et Gascogne) ^[1512] et conclut que la richesse spécifique totale et la richesse en espèces communes (mais pas celle des espèces rares) est plus élevée en forêt ancienne qu'en forêt récente, avec une interaction significative entre ancienneté et volume de bois mort ; de plus, la continuité forestière a un effet significatif sur la composition des assemblages d'espèces, mais seulement dans une des deux régions étudiées (en Gascogne). Vingt-et-une espèces sont associées à la forêt ancienne contre 11 à la forêt récente. Enfin, la taille moyenne des individus est plus faible en forêt récente qu'en forêt ancienne, en cohérence avec l'hypothèse de la limitation par la dispersion (les plus gros individus sont moins mobiles et colonisent en dernier les forêts récentes). La seconde étude s'est intéressée à l'héritage du paysage passé sur la richesse et la diversité des salamandres dans des cours d'eau aux États-Unis d'Amérique ^[1513] : en comparant deux bassins versants présentant des historiques d'utilisation des sols très contrastés au cours du 20^{ème} siècle mais ayant aujourd'hui une composition paysagère assez similaire, les auteurs montrent que les rivières ayant une part importante de leur bassin versant en zone agricole en 1940 sont nettement plus pauvres en espèces de salamandres (-70%) que des rivières dont le bassin versant offre une couverture forestière continue au cours du temps, ce qui témoigne là aussi du fait que les effets de la mise en culture par le passé persistent plus de 50 ans après le boisement.

Concernant les réponses nuancées au regard de la continuité forestière, le premier cas porte sur les communautés de nématodes du sol en Belgique ^[1514] : leur composition spécifique n'est que marginalement différente ($p < 0,10$) entre forêts anciennes et récentes ; l'analyse par groupe fonctionnel indique cependant des

³³¹ C'est-à-dire qui proposent bien une comparaison entre au moins deux types de forêts ou de paysages à courte et longue continuité.

³³² Issues du croisement entre études et groupes taxonomiques, car plusieurs études sont pluri-taxonomiques.

réponses opposées, avec une plus forte abondance des nématodes se nourrissant de champignons en forêt ancienne et une plus forte abondance de nématodes s'alimentant sur des racines en forêt récente. Le second cas concerne les coléoptères, les collemboles et les lichens en forêt de montagne et indique une absence de réponse des différents groupes taxonomiques à l'ancienneté ^[332].

Après ce tour d'horizon sur la réponse de différents groupes taxonomiques à la continuité forestière, je reviens à un des arguments précédents justifiant de la valeur patrimoniale des forêts anciennes (*cf.* § 5.2.1). Quelques travaux pionniers indiquent que les forêts anciennes seraient susceptibles de jouer un rôle de refuge pour les espèces en voie d'extinction ^[1114, 1508, 1509]. En effet, la probabilité d'extinction d'une espèce est fortement liée aux effectifs des populations mais elle est accrue chez les espèces présentant une faible mobilité, une faible capacité de dispersion et de compétition et une forte spécialisation de l'habitat ^[1515, 1516]. Les espèces menacées partagent donc plusieurs caractéristiques avec les espèces de forêts anciennes : elles sont ainsi particulièrement sensibles aux activités humaines passées ^[1517] et répondent aux modifications de leur habitat avec retard ^[1518].

Pour pouvoir tester ce rôle positif des forêts anciennes pour les espèces menacées, il est illusoire de se lancer dans de nouvelles campagnes de collecte des observations. Je propose d'utiliser les données d'observations naturalistes qui sont récoltées chaque année par les différents réseaux d'observations et centralisées au niveau national par le MNHN (Système d'Information sur la Nature et les Paysages) ou au niveau international par le GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*). Ces initiatives permettent désormais de disposer d'une très grande quantité d'informations facilement accessibles sur un grand nombre de taxons ^[1519]. Même si ces informations ne comportent aucune donnée d'absence et présentent de nombreux biais liés à l'absence de protocoles homogènes ^[1520, 1521], elles permettent de couvrir de grandes étendues, d'obtenir des informations sur les espèces rares et d'étudier plusieurs groupes taxonomiques, ce qui permet de monter en généralité ^[1522].

5.2.2.2 Objectifs

Notre objectif est d'analyser la réponse des espèces menacées aux contextes paysagers historiques et actuels, à partir de données d'observations ponctuelles d'espèces ^[1492]. Ce travail est mené dans le cadre de la thèse de Sylvain Mollier³³³ incluse dans un projet de recherche sur les Parcs nationaux de montagne des Alpes françaises, des Pyrénées et du Massif central³³⁴. Nous posons les hypothèses suivantes :

- (1) la probabilité d'observer une espèce forestière menacée augmente avec la quantité de forêt dans le paysage ^[1523] ;
- (2) les espèces forestières menacées répondent aux modifications du paysage avec un temps de latence et la probabilité de trouver une espèce menacée est mieux corrélée à la surface de forêt dans le paysage de 1860 qu'à la surface de forêt actuelle ^[1114] ;
- (3) l'échelle d'influence du paysage et le type de réponse varient selon le groupe taxonomique.

Nos hypothèses sont les suivantes :

- il existe un crédit de colonisation en forêt récente pour les espèces menacées forestières car elles subissent une limitation par la dispersion et le recrutement, comme les espèces de forêts anciennes ;
- il existe une dette d'extinction en forêt récente pour les espèces menacées non forestières car elles peuvent persister bien après la fermeture du couvert.

³³³ Cette thèse est intitulée : "Ecologie historique et conservation de la biodiversité des forêts anciennes dans les espaces protégés de montagne : une approche multi-taxonomique" et a démarré fin 2019.

³³⁴ Le projet "Connaissance et conservation de la biodiversité des forêts anciennes dans les espaces protégés de montagne" est financé dans le cadre de la convention de recherche OFB-INRAE (2019-2021).

Tableau 18. Synthèse bibliographique simplifiée des publications ayant étudié le rôle de la continuité forestière sur la richesse, la diversité ou la composition spécifique ou fonctionnelle de différents groupes taxonomiques autres que les plantes vasculaires. Le tableau précise le type de taxon étudié, la référence, le pays de l'étude et la nature de la réponse biotique à la continuité. Une réponse de type "var" indique que l'effet de la continuité n'est significatif que pour certains indices de biodiversité.

Gr. taxo. (<i>s. l.</i>)	Taxon étudié	Référence	Pays	Effet de la continuité
Microbes	Microbes du sol	[1514]	Belgique	oui
Microbes	Microbes du sol	[1524]	Allemagne	oui
Bactéries	Bactéries du sol	[1525]	USA (Michigan)	oui
Bactéries	Bactéries du sol	[1526]	France	non
Champignons	Champignons (4 familles)	[1114]	Danemark	oui
Champignons	Ectomycorhizes	[557]	France	oui
Champignons	Macro-champignons	[1511]	République Tchèque	oui
Champignons	Champignons (3 familles)	[1526]	France	oui
Lichens	Lichens du sol	[539]	Allemagne	non
Lichens	Lichens épiphytes	[1527]	Grande-Bretagne (Ecosse)	oui
Lichens	Lichens épiphytes	[1528]	Grande-Bretagne (Ecosse)	oui
Lichens	Lichens épiphytes	[1529]	Suisse	oui
Lichens	Lichens épiphytes	[1508]	Suède	oui
Lichens	Lichens épiphytes	[1530]	Estonie	oui
Lichens	Macrolichens épiphytes	[332]	France (Alpes externes)	non
Plantes	Bryophytes	[606]	Allemagne (Nord)	oui
Plantes	Bryophytes du sol	[539]	Allemagne	non
Plantes	Bryophytes épiphytes	[539]	Allemagne	non
Plantes	Bryophytes épiphytes	[1508]	Suède	oui
Plantes	Plantes vasculaires épiphytes	[539]	Allemagne	non
Nématodes	Nématodes du sol	[1514]	Belgique	var
Arthropodes	Invertébrés épigés	[1514]	Belgique	oui
Arthropodes	Invertébrés lotiques	[517]	USA (Caroline du Nord)	oui
Arthropodes	Araignées du sous-bois (<i>Araneaea</i>)	[1531]	France (Bretagne)	oui
Arthropodes	Charançons saproxyliques (<i>Coleoptera</i>)	[1532]	Allemagne	oui
Arthropodes	Chrysopes (<i>Neuroptera</i>)	[1533]	Allemagne (Bavière)	non
Arthropodes	Coléoptères carabiques (<i>Coleoptera</i>)	[1534]	Allemagne	non
Arthropodes	Coléoptères carabiques (<i>Coleoptera</i>)	[1535]	Allemagne (NO)	oui
Arthropodes	Coléoptères saproxyliques (<i>Coleoptera</i>)	[1536]	France	oui
Arthropodes	Coléoptères saproxyliques (<i>Coleoptera</i>)	[1512]	France (Gâtinais et Gascogne)	oui
Arthropodes	Coléoptères saproxyliques (<i>Coleoptera</i>)	[1537]	France (Gascogne)	oui
Arthropodes	Coléoptères saproxyliques (<i>Coleoptera</i>)	[1114]	Danemark	oui
Arthropodes	Coléoptères saproxyliques (<i>Coleoptera</i>)	[1533]	Allemagne (Bavière)	oui
Arthropodes	Coléoptères saproxyliques (<i>Coleoptera</i>)	[1538]	Allemagne (Nord)	oui
Arthropodes	Coléoptères saproxyliques (<i>Coleoptera</i>)	[332]	France (Alpes externes)	non
Arthropodes	Collemboles (<i>Collembola</i>)	[332]	France (Alpes externes)	var
Arthropodes	Collemboles (<i>Collembola</i>)	[1539]	France	oui
Arthropodes	Criquets et sauterelles (<i>Orthoptera</i>)	[1540]	USA (Caroline du Sud)	oui
Arthropodes	Fourmis (Hymenoptera)	[1541]	Belgique	oui
Arthropodes	Fourmis (Hymenoptera)	[1542]	USA (Caroline du Nord)	oui
Arthropodes	Papillons (<i>Lepidoptera</i>)	[1114]	Danemark	oui
Arthropodes	Punaises (<i>Heteroptera</i>)	[1533]	Allemagne (Bavière)	var
Arthropodes	Syrphes (<i>Diptera</i>)	[1543]	France (SO)	oui
Amphibiens	Salamandres	[1513]	USA**	oui
Mammifères	Mammifères*	[1114]	Danemark	oui

* Espèces étudiées : martre des pins, loir et cinq espèces de chauve-souris.

** Etats concernés : Caroline du Nord, C. du Sud et Géorgie.

5.2.2.3 Démarche et premiers résultats

La zone d'étude regroupe les cinq parcs nationaux de trois grands massifs montagneux France : la Vanoise, les Ecrins, le Mercantour, Les Cévennes et les Pyrénées. La zone d'étude couvre l'ensemble des étages de végétation où la forêt est présente naturellement, excepté pour le parc des Cévennes où l'étage subalpin est absent. Le taux de boisement des cinq parcs varie de 19 à 68% tandis que la part de forêts anciennes dans les boisements actuels varie de 19 à 43%. Le parc national de la Vanoise est le parc le moins boisé mais contient la part de forêts anciennes la plus élevée tandis que le parc national des Cévennes est le plus boisé mais contient la part la plus faible de forêts anciennes.

L'altitude a été calculée à partir du modèle numérique de terrain BD ALTI® 25 m, la forêt actuelle et la composition en essences ont été extraites de la BD FORET® V2 (2014-2018 sur la zone étudiée). La forêt historique a été identifiée à partir des cartes d'État-major (réalisées entre 1853 et 1864 sur notre zone d'étude) vectorisées et géoréférencées par INRAE et les Parcs Nationaux [7].

Les observations réalisées de Janvier 2000 à Juillet 2018 ont été collectées auprès des gestionnaires des Parcs Nationaux, des Conservatoires Botaniques Nationaux (CBN) et en interrogeant la base de données du Système d'Information sur la Nature et les Paysages (SINP)³³⁵.

Seules les observations ponctuelles réalisées en forêt fermée (avec un couvert arboré $\geq 40\%$ d'après la BD FORET® V2) et à une distance à la lisière minimale de 10 m ont été conservées. Les données naturalistes acquises sous forme de polygones ont été converties en point en récupérant leur centroïde, après élimination des polygones dont la surface était supérieure à 1200 m². Les observations, dont les coordonnées sont exprimées en Lambert 93 et arrondies au mètre, ont été nettoyées en repérant les doublons à partir de la combinaison date et localisation des observations, puis en fusionnant les observations d'espèces ayant la même date de relevé et les mêmes coordonnées.

Après tri et analyse des données récoltées, 12 groupes taxonomiques peuvent être analysés : lichens, bryophytes, ptéridophytes, spermaphytes, lépidoptères, coléoptères, odonates, orthoptères, reptiles, amphibiens, chiroptères et oiseaux³³⁶.

Nous avons considéré comme menacées les espèces classées comme "*Vulnérables*", "*En danger*", "*En danger critique*" et "*Disparue au niveau régional*" sur les listes rouges mondiales, européennes, nationales ou régionales de l'IUCN. Ces informations sont issues de la base de connaissances "statut" établie par le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) [1544]. Les synonymes ont été gérés en utilisant la nomenclature officielle française Taxref V.14 [1545]. L'habitat préférentiel des espèces menacées a été classé en trois catégories : espèces forestières, périforestières et non forestières, en consultant plusieurs sources bibliographiques.

Les données ne comportant que des informations sur la présence des espèces, des pseudo-absences ont été générées à partir d'une grille de points espacés de 200 m les uns des autres, puis en filtrant les points situés en forêt fermée, dans des secteurs où il y a eu au moins une observation du groupe taxonomique concerné, à plus de 10 m de la lisière forestière et à plus de 1500 m de la limite de la zone d'étude.

Les données ont été traitées par groupe taxonomique et séparément pour les espèces forestières périforestières et non forestières. Pour chaque groupe taxonomique, les parcs dans lesquels le nombre d'observations d'espèces menacées était inférieur à 10 ont été exclus des analyses. Parmi les 70 000 pseudo-absences potentielles générées, 10 000 ont été tirées aléatoirement et ont été pondérées de sorte que le poids total des pseudo-absences soit égal au poids total des présences dans le modèle, comme recommandé par Barbet-Massin *et al.* [1546].

³³⁵ Dispositif mis en place par le Ministère de la Transition Écologique et le MNHN et destiné à centraliser les données naturalistes <https://openobs.mnhn.fr/>

³³⁶ Les grands rapaces de la famille des *Accipitridae* ont été exclus du jeu de données car ils possèdent un domaine vital important et bénéficient d'un suivi particulier qui déséquilibre le nombre d'observation de ces espèces par rapport à l'ensemble des autres espèces.

L'analyse statistique a consisté à tester par régression logistique si la probabilité d'observer une espèce menacée variait selon la quantité de forêt historique ou de forêt actuelle dans le paysage. Pour tenir compte de l'échelle d'influence du paysage, nous avons testé six buffers paysagers allant de 100 à 1500 m de rayon. Les deux modèles statistiques sont comparés entre eux et avec le modèle nul par *AIC* (le modèle nul ne tient compte que des autres sources de variabilité environnementale : altitude et composition en essences au niveau de l'observation).

Le jeu de données contient 13968 observations de 685 espèces menacées et réparties comme suit : 8833 observations de 166 espèces forestières, 1263 observations de 145 espèces péri-forestières et 3872 observations de 374 espèces non forestières. En termes d'observations, le jeu de données est largement dominé par les oiseaux (67% des observations).

Nos résultats montrent un effet positif et significatif de la quantité de forêt historique à l'échelle du paysage pour les spermatophytes forestiers, les bryophytes forestières, les coléoptères forestiers et les ptéridophytes péri-forestiers, avec un meilleur pouvoir explicatif de la surface de forêt historique que de la surface actuelle. En revanche, les spermatophytes non forestières, les oiseaux non forestiers et les lépidoptères péri-forestiers sont impactés négativement par la surface de forêt actuelle dans le paysage, avec un meilleur pouvoir explicatif de la surface de forêt actuelle que de la surface historique (sauf pour les lépidoptères péri-forestiers). L'échelle d'influence du paysage varie selon le groupe taxonomique et l'effet étudié.

5.2.2.4 *Conclusions et perspectives*

Nos résultats confirment globalement ceux obtenus en Europe dans d'autres contextes [\[1114, 1523\]](#) et soulignent la nécessité de préserver les forêts à longue continuité forestière dans les zones de montagne, y compris dans le cas où la forêt n'est pas très fragmenté. La maturité des forêts constitue probablement un facteur confondant avec l'ancienneté pour certains groupes taxonomiques comme les coléoptères, puisque la plupart sont des espèces saproxyliques qui sont fortement dépendantes du contexte forestier pour leur cycle de vie et peuvent avoir des capacités de dispersion limitées [\[1538\]](#). Nous soulignons aussi l'impact négatif de la surface de forêt dans le paysage pour les espèces menacées non forestières.

Nos résultats montrent l'intérêt des données massives de biodiversité pour la recherche en écologie [\[1547\]](#). Cependant, faute de données suffisantes (champignons), nous n'avons pas pu analyser certains groupes taxonomiques pour lequel un effet de la quantité de forêt historique dans le paysage est attendu. Les efforts d'inventaire doivent donc s'intensifier sur ces groupes taxonomiques sous-représentés. Par la suite, nous pourrions enrichir notre approche en testant la réponse des espèces selon leur degré de spécialisation au milieu forestier ou leur niveau de rareté, en utilisant les bases de données existantes [\[1548\]](#).

5.2.3 **Quelle gestion des forêts anciennes et récentes ?**

5.2.3.1 *Contexte*

L'ancienneté se définit par l'usage du sol et non par les pratiques de gestion. Elle est donc indépendante de la gestion forestière. La valeur de conservation des forêts anciennes n'exclurait donc pas leur gestion, y compris pour la production de bois [\[1122\]](#). Mais les points de vue diffèrent selon les auteurs. Pour certains, la continuité forestière n'est pas interrompue par des pratiques de gestion appliquées par le passé comme les coupes sylvicoles ou le pâturage en forêt [\[622\]](#). Cependant, en Grande-Bretagne, en Belgique et en Allemagne, la conversion d'anciennes forêts en plantations de conifères non indigènes a été si massive au cours des 19^{ème} et 20^{ème} siècles que ces plantations sont d'emblée distinguées des forêts de feuillus et ne sont pas considérées comme des "forêts anciennes semi-naturelles" [\[315, 1280, 1281\]](#).

Le niveau de perturbation que peut tolérer la forêt ancienne sans perdre ses caractéristiques écologiques (sol et végétation) n'est pas bien défini [\[553\]](#). Il est possible qu'un travail du sol effectué au moment de la régénération par plantation modifie durablement les communautés végétales, parce que l'intensité de cette

perturbation est élevée et peut fortement modifier la couverture végétale et la banque de graines du sol ^[335]. Le travail du sol, qui s'apparente au travail du sol lors du défrichage d'une forêt pour une mise en culture, pourrait donc initier une succession floristique différente dans les plantations et dans les régénérations naturelles. Par conséquent, les forêts anciennes qui ont été replantées par le passé (au cours des 50 ou 100 dernières années) pourraient héberger des communautés floristiques différentes de celles des forêts anciennes dont le peuplement actuel a été renouvelé par régénération naturelle ^[553]. Une gestion intensive pourrait donc être défavorable aux cortèges des espèces de forêts anciennes. Ainsi, des peupleraies en Champagne, considérées comme des forêts anciennes puisque n'ayant pas connu de rupture de l'état boisé depuis 1850, hébergent beaucoup moins d'espèces de forêts anciennes que des forêts anciennes non converties en peupleraie ^[1549].

De même, les marges de manœuvre de la gestion forestière pour accélérer ou ralentir la recolonisation des AFS en forêt récente est un sujet encore peu documenté ^[1550]. La composition en essence du peuplement peut jouer un rôle dans la recolonisation des forêts récentes ^[1218, 1551, 1552], parce que les essences modifient les conditions de litière, de sol et de lumière et peuvent accompagner le développement des strates de sous-bois ^[1217, 1229, 1553]. Des approches expérimentales montrent d'ailleurs que les essences dites "acidifiantes" peuvent limiter significativement la germination et la survie des espèces forestières anciennes ^[1227, 1230]. De même, nos travaux ont montré une migration ou un recrutement retardé de certaines plantes forestières en plantations de pins par rapport à des régénérations naturelles en chênaie sessiliflore (*cf.* § 4.2.3).

D'autres travaux sont donc nécessaires pour définir les recommandations sylvicoles favorables au maintien des espèces de forêts anciennes ou à l'installation de cette guildes d'espèces dans les forêts récentes.

5.2.3.2 Perspectives

Je souhaite poursuivre les travaux visant à analyser le poids des pratiques de gestion forestière actuelles sur la persistance du signal "forêts anciennes" dans les forêts actuelles (similarité de composition des communautés floristiques et distribution des traits de vie), notamment dans le cas des plantations résineuses ^[553]. L'enjeu est d'identifier quelles pratiques de gestion (choix d'essences, modalités de régénération et d'exploitation, itinéraires sylvicoles) sont favorables ou défavorables à la biodiversité associée aux forêts anciennes.

En collaboration avec le CBN du Massif Central, je propose d'étudier l'impact du mode de régénération des peuplements forestiers (plantation *vs* régénération naturelle) sur la biodiversité floristique des forêts anciennes dans le Massif Central, à partir des placettes de l'IGN-Ifn et des cartes d'Etat-Major. Je fais l'hypothèse que la richesse spécifique et l'abondance des espèces de forêts anciennes sont moins élevées dans des forêts anciennes plantées que dans des forêts anciennes renouvelées par régénération naturelle. A l'inverse, cette perturbation initiale liée à la plantation pourrait favoriser la richesse spécifique et l'abondance des espèces non forestières qui seraient donc plus élevée dans les plantations. Enfin, je pose l'hypothèse d'une convergence des communautés floristiques au cours de la succession forestière entre peuplements issus de différents modes de régénération, liée au développement du peuplement forestier et à la compétition pour les ressources (lumière, eau, nutriments) ^[553]. Un point important dans l'analyse consistera à contrôler du mieux possible les variations liées à d'autres paramètres écologiques (âge, identité des essences, conditions stationnelles, composition du paysage environnant, *cf.* § 4.2.4).

5.2.4 Héritage de différents usages agricoles passés sur le sol et la biodiversité

5.2.4.1 Contexte

Les forêts se sont développées sur d'anciens pâturages ou d'anciennes cultures ^[1123], mais les effets à long terme des différentes formes d'agriculture ont été moins étudiés que la simple dichotomie entre forêts anciennes et récentes ^[497, 636]. Différentes formes d'agriculture passées peuvent avoir des effets différents à long terme sur les sols et les conditions environnementales et donner lieu à des successions floristiques

contrastées dans les forêts récentes [554, 607]. La nature et la rémanence plus ou moins longue des legs agricoles pourraient expliquer la réussite variable des efforts de restauration [1554]. Les sols issus de cultures ont plutôt été perturbés mécaniquement par le labour, nivelés et enrichis par des apports d'éléments nutritifs, tandis que les sols issus d'anciens pâturages ont davantage été piétinés et épuisés par l'exportation de matières minérales [1555]. Les sols forestiers autrefois cultivés ont souvent un pH plus élevé [636], une teneur en azote et en phosphore plus élevée et une teneur en matière organique plus faible que les sols qui n'ont jamais été labourés [513]. Contrairement aux terres cultivées, les anciens pâturages peuvent présenter une microtopographie plus hétérogène [1555], une teneur plus élevée en carbone, une teneur plus faible en azote et en phosphore et un pH plus faible [513]. La mise en culture peut réduire l'hétérogénéité spatiale des éléments nutritifs du sol et cette homogénéisation augmente avec l'intensité d'utilisation des terres [591, 1556], ce qui suggère que l'homogénéisation du sol est plus marquée dans les sites cultivés que dans les pâturages [1555]. De plus, la culture élimine les espèces du sous-étage forestier par perturbation mécanique, alors que le pâturage pourrait permettre aux espèces forestières de survivre dans des zones refuges telles que les affleurements rocheux [554]. Ces espèces forestières pourraient persister de façon marginale dans les communautés prairiales, ou sous forme d'organes souterrains (rhizomes) [607].

La longévité des usages passés sur la végétation peut être contrôlée par la vitesse des changements des propriétés physiques et chimiques des sols [1244]. Les propriétés du sol, à leur tour, peuvent contrôler l'établissement et la croissance de la végétation. Les changements de sol au cours de la succession suivent une trajectoire qui les font converger vers des caractéristiques de forêt non perturbée [1557], mais les processus démographiques pourraient interagir avec l'évolution des sols pour prolonger l'héritage agricole [1244]. Plusieurs études observent que la composition des communautés floristiques du sous-bois diffère entre les forêts anciennes et les forêts récentes ayant été labourés, amendés ou fertilisés, mais pas entre forêts anciennes et anciens pâturages [607, 636]. Dans ces deux études, les anciens pâturages ne présentent pas de différences avec les forêts anciennes, probablement parce que les éléments minéraux ont été exportés du sol sans compensation par fertilisation et qu'il n'y a eu aucune perturbation directe de la structure du sol par le labour [636]. En revanche, Brudvig et Damschen [1554] notent une moindre richesse spécifique floristique dans les anciennes cultures et pâtures que dans les anciennes forêts et une composition floristique distincte entre anciennes cultures et anciennes forêts, les anciens pâturages ayant une composition intermédiaire. Holmes et Matlack [554] indiquent une richesse en espèces forestières plus élevée et un taux légèrement plus élevé d'accumulation d'espèces au cours de la succession dans les anciennes pâtures par rapport aux anciennes cultures, sans doute parce que la culture a effacé la microtopographie d'origine. Dans nos travaux [571] (cf. § 4.2.2), nous observons un schéma différent avec une richesse floristique croissante des anciennes forêts aux anciennes pâtures puis aux anciennes cultures, et une composition floristique distincte entre ces trois types d'usages passés (cf. Figure 65a).

Au-delà des différences de richesse et de composition spécifique, une analyse fonctionnelle des communautés peut apporter un éclairage important sur les mécanismes expliquant la biodiversité particulière des forêts anciennes et les legs de différents usages agricoles passés [553, 601, 1558]. En plus d'une analyse sur les traits moyens des espèces, l'analyse de la variabilité intra-spécifique des traits de vie des espèces peut contribuer à affiner notre compréhension de l'effet des legs des usages passés sur la flore forestière actuelle [1559]. Le passé agricole des forêts récentes a souvent conduit à une modification de leurs caractéristiques édaphiques, notamment la teneur en phosphore et en azote [497], ce qui peut jouer un rôle sur les performances des plantes [1559, 1560]. La concentration en phosphore de plantes forestières peut varier selon la continuité forestière, avec des concentrations plus élevées dans les forêts récentes [1559]. De plus, la plupart des espèces testées avaient une biomasse individuelle plus élevée dans les forêts récentes que les forêts anciennes [1559]. La variabilité *in situ* des traits de vie des plantes forestières mérite donc d'être explorée dans d'autres situations géographiques et en considérant différents usages préforestiers.

5.2.4.2 Objectifs

Mon objectif général sur ce thème est d'analyser et comprendre les legs des types d'usage précédant la forêt (culture vs pâture) sur la composition spécifique et fonctionnelle de la flore du sous-bois dans des contextes géographiques variés.

Après une première exploration dans le cadre de la thèse de Juliet Abadie (cf. § 4.2.2), nous poursuivons nos travaux en analysant la réponse fonctionnelle de la flore forestière méditerranéenne au type d'usage agricole passé à partir d'un jeu de données plus important, en reconstituant les trajectoires d'usage du sol à partir de deux dates historiques (1860 et 1958) et en utilisant les forêts anciennes comme contrôle [1491]. Nos hypothèses sont les suivantes :

- (1) la composition spécifique et fonctionnelle de la flore de sous-bois répond à la continuité de l'état boisé [497, 571, 1205-1207] ;
- (2) les différences de composition spécifique et fonctionnelle entre anciennes forêts et anciennes cultures sont plus importantes que les différences entre anciennes forêts et anciennes pâtures : ces écarts de réponse s'expliquent par des niveaux de perturbations de la végétation herbacée et arbustive et du sol plus élevés dans les cultures [1561]. Les différences de traits de vie entre anciennes cultures et anciennes pâtures persistent en raison d'un filtre environnemental historique [554] ;
- (3) les legs du type d'usage du sol de 1958 sur la composition spécifique et fonctionnelle de la flore du sous-bois sont plus visibles que les legs du type d'usage du sol de 1860, sous l'hypothèse que les communautés floristiques des forêts récentes convergent progressivement vers les celles des forêts anciennes [554] ;
- (4) conformément à ces deux hypothèses, les différences floristiques entre anciennes cultures et anciennes pâtures sont plus prononcées dans les forêts récentes apparues après 1958 que dans celles apparues entre 1860 et 1958 [554].

5.2.4.3 Démarche

Les relevés de végétation ont été extraits sur le PNR Luberon de la base de données floristique *SILENE* (<http://flore.silene.eu>). Nous avons éliminé tous les relevés suivants : localisation insuffisamment précise, échantillonnés avant 2000 ou sur des substrats acides marginaux, contenant moins de dix espèces et situées à une distance de moins de 5 m de la route ou du sentier de promenade le plus proche. Nous avons analysé les relevés situés dans des forêts actuelles et qui étaient des forêts, des terres arables ou des pâturages en 1860 ou en 1958. Nous n'avons retenu que les espèces présentes dans plus de 1% des relevés, ce qui a fourni une matrice contenant 1429 relevés et 473 espèces.

A partir des fonds cartographiques déjà analysés [1123], nous avons reconstitué la trajectoire d'usage du sol (forêt, pâture ou culture) pour chaque relevé entre 1860 et aujourd'hui (Tableau 19). Certaines trajectoires sont plus fréquentes que d'autres sur le PNR Luberon. Les traits de vie des espèces ont été extraits de trois bases de données : BASECO [1562], Baseflor [1049] et valeurs indicatrices d'Ellenberg pour l'Italie [1563].

Tableau 19. Répartition des trajectoires historiques des usages du sol des 1429 relevés forestiers en fonction de l'usage du sol en 1860 et en 1958. *AF* : forêt ancienne, *RF* : forêt récente, *VRF* : forêt très récente ; *DEF* : zone temporairement déboisée entre 1860 et 2010. Tirée d'Abadie *et al.* [149].

Usage du sol en 1860	Usage du sol en 1958	Cont. for.	Code trajectoire	Type de trajectoire	Nombre de placettes
Forêt	Forêt	<i>AF</i>	<i>AF</i>	Forêt ancienne	436 (31%)
Pâture	Forêt	<i>RF</i>	<i>RF.pas</i>	forêt récente sur ancien pâturage en 1860	336 (24%)
Culture	Forêt	<i>RF</i>	<i>RF.ara</i>	forêt récente sur ancienne terre arable en 1860	234 (16%)
Pâture	Pâture	<i>VRF</i>	<i>VRF.pas</i>	forêt très récente sur ancien pâturage en 1860 et 1958	152 (11%)
Culture	Pâture	<i>VRF</i>	<i>VRF.ara.pas</i>	forêt très récente sur ancienne terre arable en 1860 et ensuite sur ancien pâturage en 1958	94 (7%)
Pâture	Culture	<i>VRF</i>	<i>VRF.pas.ara</i>	forêt très récente sur ancien pâturage en 1860 et ensuite sur ancienne terre arable en 1958	16 (1%)
Culture	Culture	<i>VRF</i>	<i>VRF.ara.ara</i>	forêt très récente sur ancienne terre arable en 1860 et 1958	64 (4%)
Forêt	Pâture	<i>DEF</i>	<i>DEF.pas</i>	forêt en 1860, pâturage en 1958, reboisé après 1958	91 (6%)
Forêt	Culture	<i>DEF</i>	<i>DEF.ara</i>	forêt en 1860, terre arable en 1958, reboisé après 1958	6 (0,4%)

La réponse individuelle des espèces à la continuité forestière, à l'usage passé du sol en 1860 et à l'usage passé du sol en 1958 a été testée par régression logistique en tenant compte des variations climatiques, topographiques, édaphiques et du type de peuplement. Les variations de composition spécifique ont été analysées par *ACC* en tenant compte de trois variables historiques (continuité forestière, type d'usage en 1860 et type d'usage en 1958) séparément puis en fonction de la variable 'trajectoire d'usage du sol' (croisement du type d'usage en 1860 et 1958). Les relations entre les traits de vie des espèces et les trois premières variables historiques ont été testées par *RLQ* et analyse du *quatrième coin* [108, 553].

5.2.4.4 Résultats

5.2.4.4.1 Réponse individuelle des espèces

Parmi les 258 espèces influencées par la continuité forestière, 57 espèces préfèrent les forêts anciennes (*Acer opalus*, *Campanula trachelium*, *Cytisophyllum sessilifolium*, *Hippocrepis emerus*, *Lonicera etrusca* et *Sorbus aria*), 37 les forêts récentes (post-1860, *Acer campestre* et *Crataegus monogyna*), 77 les forêts très récentes (post-1958, *Carthamus lanatus*, *Eryngium campestre* and *Genista pulchella*) et 87 les zones temporairement déboisées (*Bupleurum baldense*, *Ornithogalum umbellatum*). Nous avons détecté 208 espèces significativement influencées par l'usage du sol en 1860, dont 58 espèces préférant l'usage forestier, 51 espèces l'usage pastoral et 99 espèces l'usage cultural. De la même façon, 246 espèces sont significativement influencées par l'usage du sol en 1958, dont 78 espèces préférant l'usage forestier, 99 l'usage pastoral et 69 l'usage cultural.

5.2.4.4.2 Réponse des communautés

Les trois variables historiques expliquent une part significative de la composition spécifique actuelle. Les effets de l'usage du sol en 1958 et de la continuité forestière sont plus forts que l'usage du sol en 1860. Les communautés floristiques s'ordonnent dans le premier plan factoriel en fonction de la continuité forestière, avec les forêts anciennes et les zones temporairement déboisées aux deux extrémités et les forêts très récentes et récentes entre les deux (Figure 102a). L'*ACC* en fonction de l'usage passé du sol de 1860 ou de 1958 indique une structure en trois pôles : anciennes forêts, anciennes pâtures et anciennes pâtures (Figure 102b et c). L'*ACC* en fonction de la trajectoire des usages montre que les relevés s'ordonnent le long des gradients respectifs de continuité d'ancienne culture ou d'ancienne pâture (Figure 102d). De plus, les différences de composition spécifique entre ancienne culture et ancienne pâture sont plus marquées pour les forêts très récentes (post-1958) que pour les forêts récentes (post-1860).

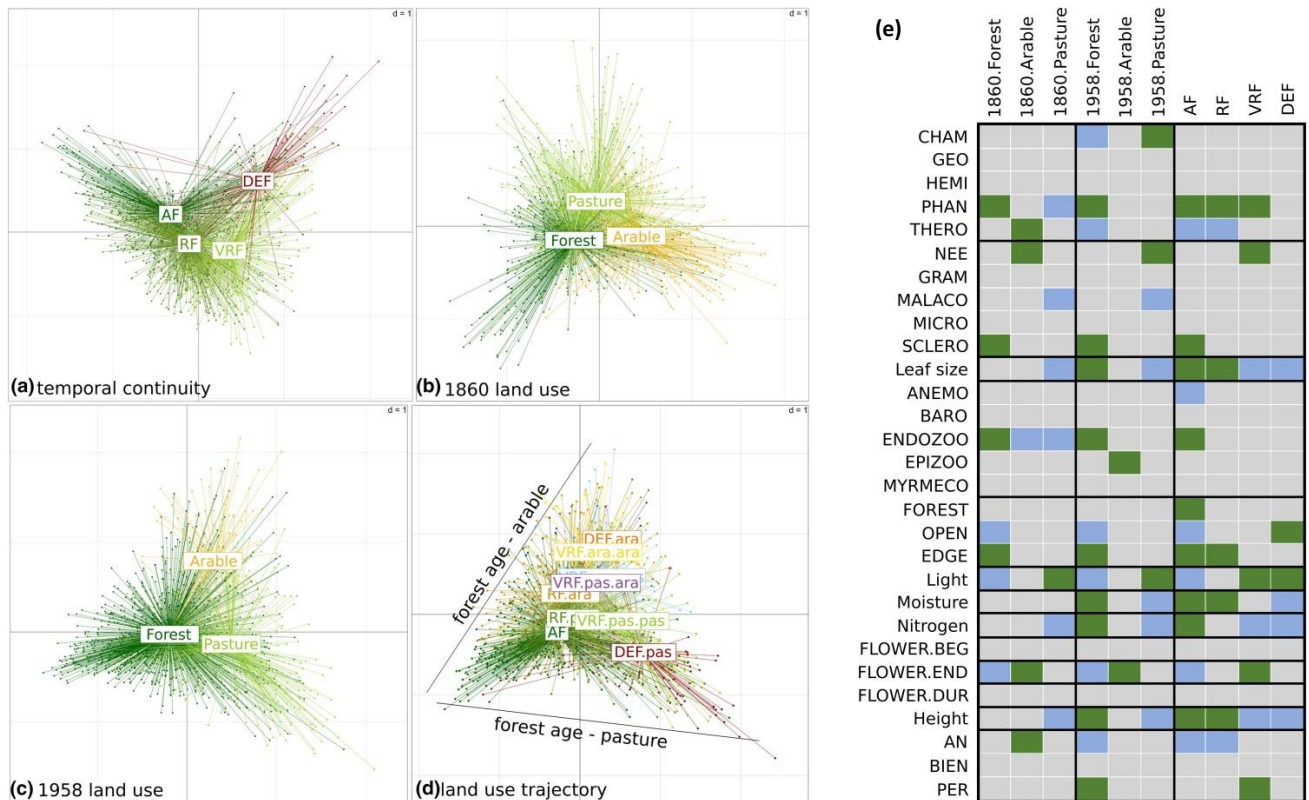


Figure 102. Carte factorielle (1, 2) de l'ACC du tableau floristique en fonction de : **(a)** la continuité temporelle de la forêt (AF : forêt ancienne ; RF : forêt récente ; VRF : forêt très récente ; DEF : déboisé en 1958), **(b)** l'usage du sol en 1860 ; **(c)** l'usage du sol en 1958 ; et **(d)** la trajectoire d'usage du sol, c'est-à-dire la combinaison des deux variables historiques usages du sol en 1860 et en 1958. Les quatre ACC ont été contraintes par les variables historiques correspondantes séparément. Cf. Tableau 19 pour la signification des trajectoires d'usage du sol. **(e)** Résultats de l'analyse du quatrième coin entre traits de vie et variables historiques (usage du sol en 1860, usage du sol en 1958 et continuité forestière) : les relations significatives positives sont en vert et négatives en bleu ($p < 0,05$). Forme biologique : chaméphyte (CHAM), géophyte (GEO), hémicryptophyte (HEMI), phanérophYTE (PHAN), thérophYTE (THERO) ; type de feuille : aiguille/épine/succulente (NEE), graminéenne (GRAM), malacophylle (MALACO), microphylle (MICRO), sclérophylle (SCLERO) ; taille de la feuille ; mode de dispersion : anémochore (ANEMO), barochore (BARO), endozoochore (ENDOZOO), épizoochore (EPIZOO), myrmécochore (MYRMECO) ; préférences écologiques : espèce forestière (FOREST) ; espèce de milieu ouvert (OPEN) ; espèce péri-forestière (EDGE) ; valeur indicatrice pour la lumière (Light, 1 à 11) ; valeur indicatrice pour l'humidité du sol (Moisture, 1 à 10) ; valeur indicatrice pour la nutrition azotée (Nitrogen, 1 à 9) ; phénologie de la floraison : mois de début (FLOWER.BEGIN) ; mois de fin (FLOWER.END) ; durée de la floraison (FLOWER.DUR) ; hauteur maximale de la plante (en log) ; longévité : annuelle (ANN) ; bisannuelle (BIEN) ; pérenne (PER). Extrait d'Abadie *et al.* [1491].

5.2.4.4.1 Réponse des traits de vie

La réponse fonctionnelle des communautés aux trois variables historiques est globalement cohérente : les traits corrélés à la forêt ancienne répondent de la même façon à un usage forestier en 1860 ou en 1958, et les traits corrélés à un ancien usage cultural en 1860 ou en 1958 sont assez proches (Figure 102e). Le nombre de relations significatives pour l'usage du sol en 1958 est plus élevé que pour l'usage du sol en 1860 (25 relations significatives pour l'usage en 1958 contre 19 pour l'usage en 1860).

Nous ne détaillons ci-après que la réponse des traits aux types d'usage du sol en 1860 et en 1958 (et pas la réponse à la continuité forestière). Les espèces associées à un usage forestier en 1860 sont plus fréquemment des espèces phanérophytes, endozoochores, à feuilles sclérophylles³³⁷, péri-forestières, sciaphiles et à fin de floraison précoce et moins souvent des espèces de milieu ouvert. Les espèces associées à un usage forestier en 1958 partagent ces mêmes traits et en complément, elles sont moins souvent des chaméphytes et des

³³⁷ Feuillage persistant cireux.

thérophytes, sont plus hautes et ont des feuilles plus grandes, sont plus fréquemment pérennes et moins souvent annuelles, et aiment bien les sols plus humides et plus riches en azote.

Les espèces associées à un usage cultural en 1860 sont plus souvent des espèces thérophytes, annuelles et à fin de floraison tardive. Les espèces associées à un usage cultural en 1958 n'ont pas tout à fait le même profil : elles sont plus souvent des épizoochores mais sont à fin de floraison tardive (comme pour l'usage de 1860).

Les espèces associées à un usage pastoral en 1860 sont moins souvent des espèces phanérophytes, à feuilles malacophylles³³⁸, à petites feuilles et endozoochores. Elles sont plus souvent héliophiles, de plus petite taille et préfèrent les sols pauvres en azote. Les espèces associées à un usage pastoral en 1958 ont un profil assez similaire : en complément, elles sont plus souvent chaméphytes, à feuilles en aiguilles ou à épines et préfèrent les sols plus secs.

5.2.4.5 Discussion

5.2.4.5.1 La continuité forestière joue un rôle sur les communautés forestières méditerranéennes

Nos résultats vérifient notre première hypothèse, c'est-à-dire que la composition spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques est expliquée par la continuité forestière ; ils confirment les résultats obtenus sur la même zone sur un petit échantillon^[571] et dans d'autres travaux en zone méditerranéenne, mais qui pour la plupart portaient sur une échelle historique plus courte, de l'ordre de 50 ans seulement ^[317, 1206-1209].

Les traits de vie associés aux forêts anciennes diffèrent en partie de ceux habituellement associés aux forêts anciennes (cf. § 3.3.4.2) : ils concordent pour l'habitat préférentiel (plus souvent des forestières ou des péri-forestières et moins souvent des non forestières), la longévité (plus de pérennes et moins d'annuelles) et la préférence vis-à-vis de la lumière. Mais la préférence des espèces de forêt ancienne pour les sols riches en azote est l'opposée de la tendance observée en forêt de plaine ; de même, la plus forte fréquence des phanérophytes observée en forêt ancienne méditerranéenne est en opposition avec les tendances relevées en forêt de plaine, et avec d'autres observations en forêt méditerranéenne ^[317] ; enfin, la plus faible fréquence de thérophytes observée en forêt ancienne méditerranéenne n'est pas notée en forêt de plaine ;

Ces différences de réponse entre zone tempérée et méditerranéenne pourraient être expliquées par la place du pâturage dans notre zone d'étude, car le pâturage défavorise certains ligneux et l'effet pourrait persister longtemps après son arrêt. La réponse des phanérophytes peut expliquer celle du trait fonctionnel de hauteur de plante, puisque les phanérophytes ont une hauteur maximale plus élevée que les autres formes biologiques.

La tendance concernant la taille des feuilles pourrait s'expliquer par des conditions de lumière peut-être plus contraignante en forêt ancienne méditerranéenne. De même, une fin de floraison plus précoce en forêt ancienne pourrait être liée à des conditions d'éclairement différentes entre ancienne forêt et ancienne culture ou pâture, mais cache peut-être des effets liés à la composition en essence des peuplements (plus de pins en forêt récente et plus de chênes en forêt ancienne). Cependant, la réponse attendue pour ce trait est plutôt liée à la stratégie développée par les espèces vernalles en forêt feuillue pour fleurir avant le débourrement du feuillage ^[553]. Or, nous n'observons dans notre cas aucun effet du début de la floraison, sans doute parce que les essences feuillues de notre étude sont à feuilles persistantes (chêne vert).

La plus grande fréquence des espèces sclérophylles est aussi une particularité non observée dans les autres écosystèmes, qui traduit sans doute l'adaptation des forêts méditerranéennes à des conditions plus xériques, mais cette tendance est contredite par notre résultat sur la valeur indicatrice pour l'humidité du sol (la flore des forêts anciennes est plus mésophile).

³³⁸ Plantes formées de tissus non lignifiés et parfois charnus.

5.2.4.5.2 L'héritage des usages anciens diffère selon le type d'usage : cultural ou pastoral

Notre seconde hypothèse (les legs varient selon que la forêt s'est développée sur une ancienne culture ou une ancienne pâture et les différences entre ancienne culture et ancienne forêt sont plus marquées que les différences entre ancienne pâture et ancienne forêt) n'est qu'en partie confirmée : nos résultats indiquent que les listes d'espèces comme les traits de vie associés aux deux types d'usage passée culture ou pâture sont nettement différents. De nombreuses espèces sont associées à des anciennes pâtures ou des anciennes cultures et l'ACC positionne nettement les trois anciens usages (forêt, pâture et culture) en trois pôles distincts ; l'hypothèse alternative d'un gradient d'intensité de perturbation de forêt à culture mettant les pâtures en situation intermédiaire se serait plutôt traduite par une position intermédiaire des anciennes pâtures entre les anciennes forêts et les anciennes cultures. De plus, les traits de vie associés à un usage pastoral (en 1860 ou en 1958) sont plus nombreux que les traits de vie associés à l'usage cultural aux mêmes dates (7 traits contre 5 en 1860, et 8 contre 2 en 1958).

En 1860 et 1958 dans le PNRL, les pâtures et les forêts étaient principalement situés sur des terres peu productives [1123]. Selon l'intensité du pâturage, l'utilisation pastorale peut avoir encore plus appauvri les sols [1564]. Les forêts développées sur ces sols peuvent donc avoir besoin d'une plus longue période de croissance et être caractérisées par des arbres plus petits et des canopées plus ouvertes, offrant ainsi un environnement plus lumineux et plus xérique au sous-étage. Les différences de conditions abiotiques entre cultures et pâtures expliquent que la valeur indicatrice pour la lumière soit associée positivement et celle de l'humidité du sol négativement aux anciennes pâtures. Les anciennes pâtures sont caractérisées par des espèces de plus petite taille et à feuilles malacophylles, en cohérence avec le type de végétation favorisée par le bétail.

À l'inverse, les anciennes cultures étaient situées plus souvent sur les terres les plus productives en 1860 et 1958, c'est-à-dire sur les sols plus profonds et sur des substrats meubles [1123]. Néanmoins, l'usage agricole a d'abord été abandonné sur les terres les moins propices aux cultures, c'est-à-dire sur des pentes plus fortes et plus proches de la forêt préexistante par rapport aux terres encore cultivées [1123]. La plupart de ces terres arables abandonnées ont été probablement cultivées en terrasses, et ont fourni ainsi des sols plus profonds et plus productifs [1565-1567]. Les espèces plus nitrophiles et mésophiles pourraient alors trouver des conditions favorables pour se développer sur ces anciennes terres arables, mais ce n'est pas le résultat que l'on observe puisque les espèces nitrophiles et mésophiles sont plutôt caractéristiques des anciennes forêts.

Dans notre étude, la réponse des traits de vie à la continuité forestière est moins claire et ne concorde pas toujours avec celle des deux autres variables historiques (Figure 102e), ce qui souligne l'importance de bien distinguer l'origine de ces forêts récentes – ou très récentes – selon qu'elles sont issues d'une ancienne pâture ou d'une ancienne culture.

5.2.4.5.3 L'héritage des usages anciens s'atténuent avec le temps

Les communautés des forêts récentes ressemblent avec le temps de plus en plus à celles des forêts anciennes, ce qui confirme notre troisième hypothèse d'une succession secondaire à long terme dans les forêts méditerranéennes après abandon agricole (Figure 102d). La part d'espèces forestières (sciaphiles, phanérophytes) et d'endozoochores augmente et la part d'espèces d'habitats ouverts (héliophiles, thérophytes) et d'épizoochores diminue avec la continuité temporelle de la forêt [1205, 1224]. La valeur indicatrice pour la lumière reflète un environnement un peu plus ouvert dans les forêts plus récentes, comme observé dans les régions tempérées [506, 601, 1333] et en contexte méditerranéen [1206]. Ceci traduit la disparition des espèces de milieu ouvert avec la fermeture de la canopée et la succession forestière. Enfin, les différences entre les communautés végétales des anciennes cultures et des anciennes pâtures sont plus prononcées en forêt très récente qu'en forêts récentes, en cohérence avec notre quatrième hypothèse.

5.2.4.6 *Perspectives*

Je vise à poursuivre l'analyse du rôle de la nature de l'occupation du sol précédant la forêt (culture vs pâture) sur les sols et la flore des forêts récentes dans les zones de montagne, à la suite de travaux précédents

[332, 604, 1568]. Je dépasserai donc le seul clivage forêt ancienne vs forêt récente en m'intéressant à la dynamique de recolonisation selon l'occupation pré-forestière du sol, en particulier dans le Parc National de la Vanoise. Il s'agira de préciser (a) quels sont les legs des différents usages passés sur les propriétés physico-chimiques du sol et à quelle vitesse ces legs disparaissent (b) dans quelle mesure les traits de vie d'une même espèce (teneur en azote, SLA, LMDC,...) varient selon la nature de l'usage passé du sol et (c) quelles espèces sont associées à quels usages anciens et quels traits de vie³³⁹ sont associés à ces deux modes d'usage passés (culture/pâquis), en les comparant au profil des espèces de forêts anciennes. Ces deux objectifs font partie d'un second volet de la thèse de Sylvain Mollier [1493].

Nous reprendrons d'abord les hypothèses énoncées précédemment [1491] : notre première hypothèse est que les différences de végétation (composition en espèces et traits de vie) et de sol (pH, teneur en carbone, azote et phosphore) sont plus visibles pour les forêts anciennement labourées, amendées et/ou ayant reçu des apports organiques fertilisants que dans les forêts n'ayant pas connu ces perturbations [607, 626, 1491, 1555]. Une hypothèse alternative serait que les processus naturels liés à la succession forestière atténuent les legs des usages passés [1555]. Une seconde hypothèse est que les traits de vie au sein d'une même espèce varient selon le type d'usage passé (forêt, culture, pâture) [1559].

A partir d'échantillon de placettes *ad hoc*, nous analyserons les propriétés du sol et les traits foliaires liés à la capacité de croissance (SLA, teneur en azote, chlorophylle), la fertilité (rapport C/N et P/C), et la réponse au pâturage (LDMC, composé chimique de défense tel que flavonoïdes ou anthocyanes) par des mesures *in situ*.

Nous aborderons les mêmes hypothèses³⁴⁰ mais à plus large échelle, à partir des relevés IGN-Ifn et des relevés du CBNA, avec l'objectif d'analyser environ 400 relevés, soit un échantillon nettement plus grand que les travaux précédents en forêt de montagne [540]. Les traits de vie des plantes seront rassemblés en consultant la base de traits de vie de plantes gérée par le LECA pour la flore alpine, mais d'autres bases : TRY [1272] et *Baseflor* [1049]. Les données environnementales spatialisées (topographie, géologie, pédologie, climat, occupation du sol actuelle) seront récupérées à INRAE et auprès de nos partenaires. En reprenant les relevés déjà rassemblés dans le projet FORGECO sur le Vercors [605] et en réinterrogeant la base de données du Pôle Flore gérée par le CBNA, nous extrairons tous les relevés disponibles et chercherons à étendre la zone d'étude. L'occupation passée du sol et les principales caractéristiques environnementales des points (altitude, type de sol, topographie...) seront recueillies par traitement SIG.

Nous établirons une liste d'espèces de forêts anciennes et de forêts récentes par le biais de modèles statistiques en utilisant l'occupation passée du sol comme prédicteur tout en contrôlant la variabilité des autres facteurs écologiques [601]. Enfin, nous chercherons à identifier les traits de vie qui discriminent la réponse des espèces au type d'usage ancien du sol. A la différence des travaux précédents, nous chercherons ici à analyser les relations entre facteurs historiques/écologiques et traits fonctionnels des espèces non pas au moyen d'une analyse *RLQ* couplée à une analyse du *quatrième coin* [108], comme dans [553], mais suivant un modèle linéaire généralisé multi-espèces³⁴¹ [1569, 1570].

Par la suite³⁴², pour comprendre l'héritage d'histoires agricoles contrastées, nous pourrions tenter de détailler davantage l'intensité de ces activités en se référant au cadre conceptuel de la théorie des perturbations (taille, intensité, fréquence et modèle spatial des perturbations) [41, 1571]. Cela aiderait à répondre aux questions suivantes : qu'est-ce qu'une fertilisation organique passée exactement ? A quelle fréquence les terres cultivées, les prairies ou les vignobles ont-ils été labourés et fertilisés ? Cependant, la disponibilité, la qualité et les caractéristiques des sources historiques peuvent limiter le type et l'échelle d'étude des perturbations humaines

³³⁹ Performance écologique, besoins en ressources, persistance, régénération, dispersion.

³⁴⁰ À l'exception des mesures *in situ* de traits de vie sur les plantes forestières.

³⁴¹ Modèle où la présence/absence ou l'abondance de l'espèce dans un relevé est expliquée en une seule étape par les facteurs environnementaux et historiques du relevé, les traits de vie de l'espèce et leur interaction.

³⁴² C'est-à-dire après la thèse de S. Mollier.

historiques ^[41]. Au-delà, même si l'intensité des activités passées pouvait être reconstituée avec précision, l'intensité agricole a augmenté au cours du 20^{ème} siècle dans la plupart des pays développés ^[624]. Ces changements de pratiques dans le temps font que la recolonisation passée des terres agricoles ne peut pas être traduite à l'identique dans les modèles actuels ou futurs de recolonisation forestière. Nous pouvons faire *a minima* l'hypothèse que la durée de la restauration sera probablement beaucoup plus longue et la succession végétale différente pour les forêts établies aujourd'hui sur des terres agricoles.

5.2.5 Héritage à long terme des anciennes pratiques de gestion forestière

5.2.5.1 Contexte

Les legs des usages passés forestiers, c'est-à-dire après changement de traitement sylvicole, changement d'intensité ou cessation d'une pratique forestière, et pas seulement le passage d'un usage agricole à un usage forestier, sont peu documentés ^[1572]. Ceci concerne tous les types d'activités humaines dans les forêts : prélèvement des litières, surexploitation pour la production de bois de feu ou de bois rond, production de charbon de bois, pâturage ou fauchage en forêt, collecte de divers produits forestiers autres que le bois ou la litière (fruits, cônes, écorces, étêtage...) ou encore les effets à long terme de systèmes sylvicoles contrastés, pratiques et intensité de chasse (voir Bürgi *et al.* ^[1573] pour une analyse approfondie des différentes pratiques forestières suisses). Même si le rôle de la gestion forestière sur la diversité végétale a été largement documenté (*cf.* § 4.1), nous ne savons pas trop bien si des traitements sylvicoles contrastés laissent des traces après leur abandon et pour combien de temps ^[1574]. Des changements rapides de la diversité végétale à la suite de plantations avec changement d'essences ^[20, 1024, 1220] ou de l'abandon des taillis dans diverses parties de l'Europe sont documentés ^[1575, 1576], mais les effets à long terme ont été moins explorés ^[1166, 1574, 1577, 1578].

Une surexploitation des ressources forestières (par exploitation de bois de chauffage ou de litière) a eu lieu jusqu'au milieu du 19^{ème} siècle dans de nombreuses régions en Europe, mais il existe très peu d'études montrant que ces pratiques anciennes ont causé un épuisement durable des éléments minéraux dans le sol et une acidification persistante³⁴³. Dès le 19^{ème} siècle, les forestiers ont montré expérimentalement l'effet négatif des prélèvements de litière sur la productivité forestière. Cependant, l'héritage de ces anciennes pratiques a été principalement étudié par modélisation ^[1579, 1580] et très peu par observation directe des changements dans les écosystèmes forestiers. Par exemple, Gimmi *et al.* ^[1581] ont observé une augmentation plus lente du nombre de feuillus en raison des changements climatiques dans des peuplements précédemment soumis au prélèvement de litière et/ou au pâturage par rapport à des peuplements non perturbés. Vild *et al.* ^[1582] n'ont observé qu'un faible effet à long terme d'anciens prélèvements de litière sur la végétation du sous-bois, avec une absence surprenante de changement de la valeur indicatrice d'Ellenberg pour l'acidité du sol. Une étude en Lorraine visant à comparer les arrières-effets de deux modes de traitement contrastés abandonnés depuis un siècle (taillis *vs* quart en réserve³⁴⁴, le premier correspondant à une exploitation intensive de la ressource et le second à sa préservation³⁴⁵) montre de faibles différences de propriétés chimiques du sol et de composition floristique entre les deux anciens modes de traitement, et avec des résultats qui varient selon le type de substrat (acide, calcaire ou marneux) ^[1574]. A partir d'un dispositif de placettes permanentes éclaircies selon différentes intensités pendant 93 ans et d'un suivi de la végétation de sous-bois et du bois mort entre 1961 et 1993, une étude en Finlande montre qu'en plus des impacts immédiats possibles, les éclaircies effectuées précédemment ont des effets hérités (effets retardés des pratiques de gestion passées) sur la composition des communautés

³⁴³ En revanche, les effets à court terme de ces pratiques sylvicoles intensives ont été mieux étudiés.

³⁴⁴ Cette gestion consistait à mettre en réserve un quart de la surface forestière, en l'empêchant d'être géré en taillis, afin de préserver le bois de gros diamètre pour la construction de maisons et de bateaux. En revanche, le reste de la forêt était géré en taillis pour la production de bois de chauffage. Appliqué depuis le 16^{ème} siècle, ce traitement a été progressivement abandonné à la fin du 19^{ème} siècle.

³⁴⁵ Les taillis ont été soumis à des coupes plus fréquentes, à des périodes répétées et plus longues d'ouverture de la canopée, à des cycles réguliers de minéralisation du sol et, probablement, à une plus grande exportation de biomasse.

végétale de sous-bois et la quantité de bois mort ^[1578]. L'étude montre aussi que les modalités d'éclaircie les plus fortes sont celles qui déclenchent les plus forts effets hérités.

5.2.5.2 Perspectives

Evaluer précisément et de manière quantitative l'héritage à long terme de différentes pratiques forestières anciennes dans les forêts actuelles est l'une des questions difficiles de l'écologie historique.

A la suite de Vild *et al.* ^[1582], je chercherai à évaluer les conséquences des pratiques forestières anciennes intensives, comme le prélèvement de litière ou "*soutrage*" ou la gestion en taillis, sur les niveaux de fertilité des sols, la structure et la composition des peuplements forestiers et la composition spécifique et fonctionnelle de la végétation de sous-bois : cette approche basée sur la comparaison de situations passées de forte ou faible exploitation forestière permettra de quantifier la capacité de résilience des écosystèmes forestiers après des niveaux élevés de perturbations anciennes : elle alimentera le débat sur l'arbitrage production-biodiversité en évaluant ce que pourraient être les effets à long terme de sylvicultures, actuelles ou à venir, à fort niveau d'exportation de biomasse.

Pour ce faire, il faut identifier les rares zones propices à la construction de plans d'échantillonnage pertinents sur le terrain, où les conséquences d'actions sylvicoles passées contrastées et abandonnées depuis 50 à 100 ans peuvent être comparées sans biais ^[1574] (*cf.* le problème des écueils méthodologiques au § 4.2.4). Ces recherches inter-disciplinaires impliquent l'acquisition de données chiffrées et géoréférencées sur les activités forestières passées et la participation d'historiens et de géographes ^[46, 1583], seuls aptes à bien exploiter et de manière critique les sources historiques disponibles ^[562, 1584].

5.2.6 Réponses décalées dans le temps des espèces et des communautés

5.2.6.1 Contexte

Comme mentionné précédemment (*cf.* § 4.2.1), ni la déforestation ni le reboisement artificiel ou naturel n'ont eu lieu de façon aléatoire dans l'espace par le passé ^[528, 1123, 1189]. Une conséquence directe de la transition forestière est que les forêts récentes sont en moyenne bien plus proches de la lisière extérieure des parcelles forestières actuelles que les forêts anciennes ^[601]. De plus, la répartition d'un cortège de plantes forestières ne s'explique pas simplement par l'utilisation passée des terres, mais encore mieux par la distance à la lisière des forêts en 1831 (*cf.* § 4.3.5).

Mesurer correctement le crédit de colonisation n'est pas une tâche facile car il faut s'assurer que la dette d'extinction a bien été payée. Sinon, les espèces encore présentes dans les taches de forêts anciennes mais qui devraient disparaître pour payer la dette d'extinction pourraient être comptabilisées par erreur dans le crédit de colonisation, alors qu'elles ne pourront plus coloniser les taches nouvellement créées. Dans ce cas, le crédit de colonisation est surestimé. Pourtant, reboisement et boisement simultanés (ajout et retrait de taches) et non successifs sont souvent la règle dans les paysages réels ^[306, 601, 1123], de sorte que l'on ne sait pas dans quelle mesure la dette d'extinction peut équilibrer le crédit de colonisation.

Lalechère *et al.* ^[587] proposent une approche de modélisation de dynamique des métapopulations pour évaluer le temps de relaxation après la perte de taches forestières et le boisement d'anciennes terres agricoles et l'ont appliqué aux *AFS* et aux autres plantes forestières dans le Bassin Parisien. La dette d'extinction varie entre 40 et 250 ans après *turn-over* de taches forestières et est compensée par l'effet de sauvetage des populations forestières depuis les nouvelles taches forestières voisines. Le temps de relaxation est atteint 250 à 990 ans après le *turnover* de l'habitat (ce qui est très long) et varie selon les caractéristiques des espèces. Ce temps de relaxation à l'échelle des taches de forêt et à l'échelle du paysage dépend de la capacité de colonisation des espèces et de la connectivité fonctionnelle entre les taches ^[316]. Les espèces de forêt anciennes peuvent bénéficier du crédit de colonisation, mais il faut des siècles pour l'utiliser, ce qui est peu probable, en raison des nouveaux changements d'usage du sol ^[587].

Malgré les progrès réalisés pour tenir compte de la complexité des processus écologiques, une des limites de ce type d'étude est que la dynamique des métapopulations est modélisée à partir d'un seul changement instantané du paysage entre 1840 et 2000, parce que des cartographies de l'usage du sol à des dates intermédiaires ne sont pas encore disponibles. Pour mieux évaluer les temps de relaxation en intégrant le rôle de la dynamique du turnover des habitats (forestiers ou autres), il faut disposer de données historiques de bonne qualité et à différentes dates ^[78, 301, 587, 1585].

5.2.6.2 Perspectives

La dynamique forestière positive depuis 200 ans dans de nombreuses régions françaises, qu'elle soit d'origine naturelle ou artificielle, offre des cas d'étude appropriés pour quantifier à la fois la dette d'extinction et le crédit de colonisation pour les plantes forestières. Je chercherai tout d'abord à quantifier la dette d'extinction et le crédit de colonisation ^[301] dans les paysages forestiers en mutation, c'est-à-dire en précisant à quel rythme les populations d'espèces et la richesse spécifique des communautés continuent de décliner pendant un certain temps après perte d'habitat et fragmentation ^[307, 315].

A la suite de Lira *et al.* ^[302], qui soulignent que les cas de changement paysager positif (amélioration de la quantité d'habitat et/ou de la connectivité paysagère) sont pour l'instant peu documentés ³⁴⁶, j'évaluerai aussi à quel rythme les populations et la richesse spécifique des communautés continuent à augmenter après une augmentation de la quantité d'habitat disponible ^[65, 316, 587]. Je testerai également dans quelle mesure la connectivité module la dette d'extinction des espèces et des communautés suite à une modification paysagère négative et à l'inverse, comment la connectivité actuelle module le crédit d'immigration des plantes forestières (au niveau espèce et au niveau communauté) suite à une modification paysagère positive. Je propose de mesurer la connectivité à partir d'indice de quantité d'habitat atteignable, comme développé dans l'Axe 2 du projet (*cf.* § 5.3.2).

Je chercherai aussi à préciser quels traits de vie des plantes forestières contribuent à ces réponses décalées aux changements paysagers négatifs ou positifs et comment ils y répondent ^[77]. Une hypothèse est que la longévité des espèces ou une banque de graine persistante dans le sol contribue au délai de réponse à des changements de connectivité forestière ^[77]. Par exemple, les travaux de Lindborg ^[72] montrent que la proportion de plantes annuelles est influencée par la connectivité structurelle actuelle, alors que celle des plantes pérennes clonales et des espèces ayant une banque de graine persistante dans le sol est influencée par la connectivité structurelle passée. A l'inverse, on peut émettre l'hypothèse que les espèces à faible capacité de dispersion vont contribuer davantage au crédit d'immigration ^[77], comme le montrent Naaf et Kolk ^[316] ³⁴⁷.

³⁴⁶ Cette synthèse a comptabilisé les 96 études qui ont examiné le décalage temporel des réponses écologiques aux changements de paysage : 80% se sont intéressées à des changements négatifs, 18% à des changements positifs du paysage et 2% les deux à la fois.

³⁴⁷ Les auteurs ont mis en évidence que le crédit d'immigration est plus élevé chez les espèces qui se caractérisent par une faible production de graines et un faible potentiel de dispersion (*sensu* Vittoz & Engler ^[673]) par rapport aux espèces à forte production de graines et à fort potentiel de dispersion dans les communautés forestières spécialistes.

5.3 Stratégies de conservation de la biodiversité forestière à l'échelle du paysage

5.3.1 Rôle patrimonial des zones de cœur forestier éloignées des influences anthropiques

5.3.1.1 Contexte

Mes résultats sur les effets lisière et les effets route en forêt tempérée de plaine (cf. § 4.3.4 et 4.3.6), , permettent d'alimenter la réflexion et le débat sur la taille de la zone de lisière et de cœur des taches forestières [825]. Ces recherches sur les effets lisière et les effets routes font écho aux travaux de caractérisation et de cartographie des zones à faible impact humain. De plus, des travaux empiriques ont montré le lien entre la densité spatiale des activités humaines et le niveau de perte de biodiversité [8] ainsi qu'un décalage d'un siècle environ entre cette perte de biodiversité et la densité des activités humaines [1586].

De nombreux efforts ont été déployés pour identifier la répartition des impacts humains au niveau mondial [1587]. Ces recherches ont vu émerger depuis une vingtaine d'années différents indices, notamment l'indice d'empreinte humaine : *Human footprint index*, *HFP*³⁴⁸ [190] ; les biomes anthropiques ou *Anthromes*³⁴⁹ [166] ; le gradient de modification humaine globale : *Global human modification*, *GHM*³⁵⁰ [1590] ; ou encore les zones à faible impact humain : *Low impact area*, *LIA*³⁵¹ [1587]. La résolution des cartes des indices *HFP*, *GHM* et *LIA* est de 1 km², celle des *Anthromes* est d'environ 5 km².

Selon l'indice *HFP*, environ 40% de la surface terrestre est classée comme "sans pression" ou "avec basse pression" [1588]. L'approche basée sur les *Anthromes* identifie environ 45% du monde comme sauvage ou semi-naturel. Selon l'indice *GHM*, 49% des terres sont peu modifiées [1590]. Les données sur le *LIA* fournissent une part un peu plus élevée (56%) de zones de faible impact humain [1587].

D'autres manières d'évaluer les zones à faible impact humain en forêt, issues des travaux sur la fragmentation, consistent à quantifier les zones forestières qui sont éloignées des activités anthropiques visibles en définissant une zone tampon à partir des lisières forestières (cœur forestier) ou à partir des routes (zones sans routes ou *roadless areas*, qui peut être élargi aux autres ILT), ou des deux à la fois.

Des estimations au niveau mondial indiquent que 70% des forêts à l'échelle mondiale sont situées à moins d'1 km d'une lisière forestière [65] (Figure 103a). D'autres estimations donnent des valeurs nettement plus faibles : 27% des biomes forestiers sont situés à moins d'1 km [1587]. Les différences semblent liées principalement au seuil de 30% de couvert arboré pour définir une forêt dans la première étude [65], moins conservateur que celui retenu dans la deuxième étude [1587]. Cependant, lorsque Jacobson *et al.* [1587] recalculent

³⁴⁸ L'indice *HFP* combine des données géographiques sur les impacts humains terrestres pour fournir un indice cumulatif de la pression humaine. L'indice varie de 0 à 50, de la pression humaine faible à la pression humaine élevée. L'indice *HFP* a été produit pour la première fois en 2002 et mis à jour par la suite pour fournir des évolutions temporelles de pression anthropique [1588].

³⁴⁹ Le concept d'*Anthrome* propose d'analyser ensemble les systèmes humains et biologiques et de fusionner le couvert végétal naturel potentiel avec des classes représentant divers types d'activité humaine et différents niveaux d'intensité [1589]. Les données relatives à la population humaine et à l'utilisation des sols se combinent avec les données relatives à la végétation pour créer plus de 15 catégories (par exemple, terres urbaines, terres de culture irriguées résidentielles, parcours résidentiels). Ellis *et al.* [166] ont également proposé par la suite des séries chronologiques.

³⁵⁰ L'indice *GHM* quantifie le degré de modification des terres par l'homme en utilisant 13 facteurs de stress anthropiques. La méthode multiplie la proportion de chaque cellule de la grille ayant un facteur de stress donné par une valeur d'intensité basée sur des mesures standardisées des impacts anthropiques. La mesure de la modification humaine est continue et varie de 0 à 1, d'une modification faible à une modification élevée, ce qui correspond approximativement au pourcentage de chaque cellule modifiée par l'homme.

³⁵¹ Les zones de faible impact humain (*LIA*) sont issues du croisement de différentes géodonnées (population humaine, densité du bétail, évolution des forêts, couverture terrestre et éclairage nocturne). Les *LIA* sont des secteurs qui ont actuellement une faible densité humaine et des impacts faibles, et qui ne sont pas gérés principalement pour les besoins humains (production agricole, exploitation forestière, etc.). Il s'agit de zones où les processus naturels prédominent, mais qui ne sont pas nécessairement des lieux où la végétation naturelle, les processus écosystémiques ou les communautés animales sont intacts [1587].

leurs chiffres en incluant les lisières induites par le réseau routier, la proportion de forêt à moins d'1 km grimpe à environ 60%.

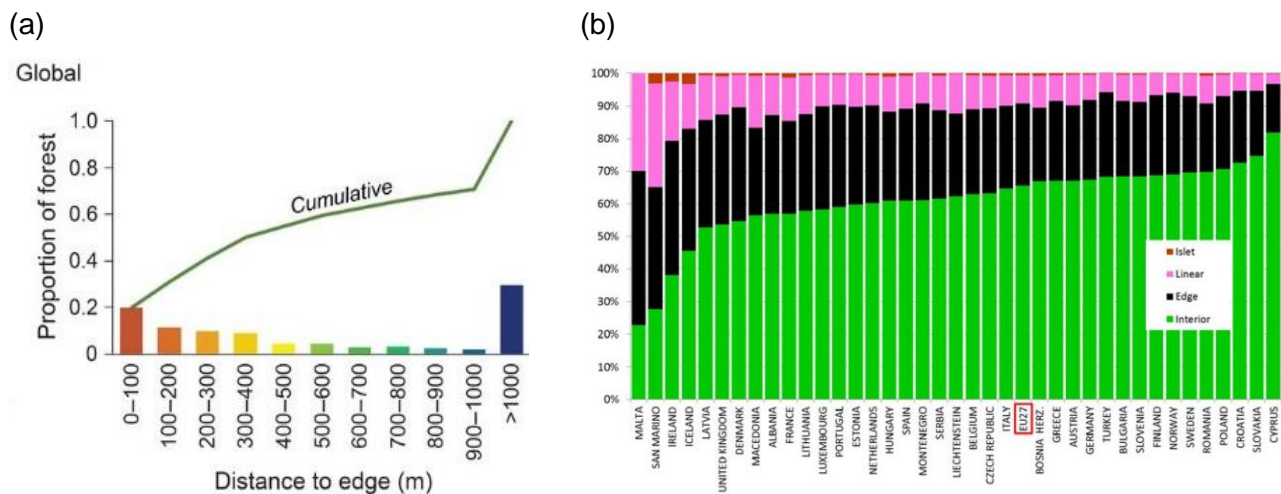


Figure 103. **(a)** Proportion de la forêt au niveau mondial située à un intervalle de distance donné de la lisière forestière et proportion cumulée à distance croissante (ligne verte). Extrait d'Haddad *et al.* [65]. **(b)** Profils nationaux des forêts issus d'une analyse spatiale des motifs morphologiques (*Morphological Pattern Spatial Analysis, MPSA*) pour les 27 pays membres de l'Union Européenne et moyenne des 27 pays (encadré en rouge). La *MPSA* distribue les forêts en 4 catégories [1591] : (1) les zones d'intérieur forestier (*Interior*), qui sont situées au-delà de 100 m de la lisière, (2) les zones de lisière (*Edge*), qui sont situées à moins de 100 m de la lisière, (3) les éléments linéaires (*Linear*, par exemple les haies autour des cultures), qui sont des zones trop petites pour contenir une surface de cœur mais sont toujours reliées aux zones intérieures et (4) les îlots (*Islet*, par exemple au milieu des champs agricoles), qui sont des zones trop petites pour contenir une surface de cœur et sont physiquement isolées des taches forestières. Les analyses sont basées sur la carte forestière pan-européenne à une résolution de 1 ha [1592]. Extrait d'Estreguil *et al.* [1593].

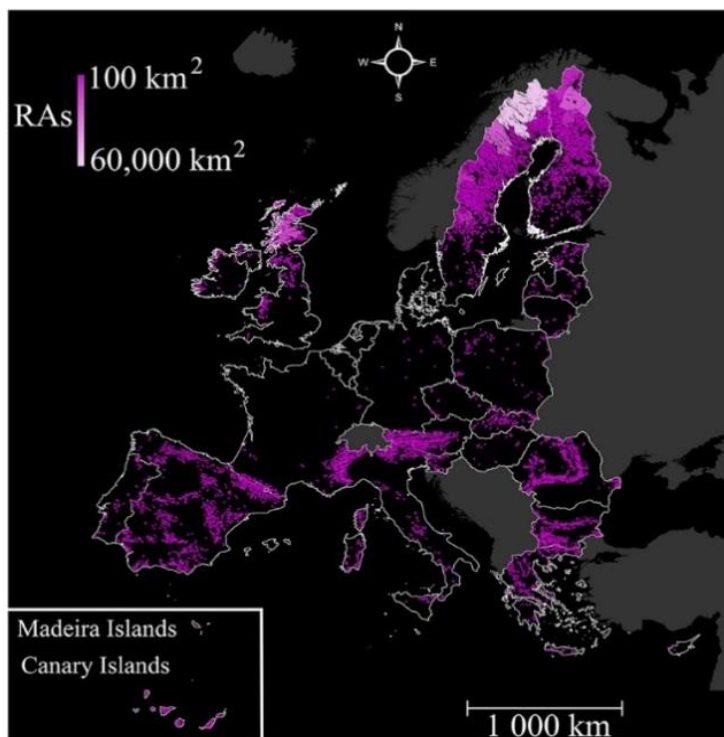


Figure 104. Répartition des zones sans routes de plus de 100 km² (1962 taches) sur le territoire de l'Union Européenne en 2014. Extrait de Psaralexi *et al.* [1594].

Une analyse globale à l'échelle de l'UE indique en moyenne que 40% de la surface forestière est située à moins de 100 m d'une lisière non forestière ^[1593]. Selon cette étude, la proportion de cœur forestier dans les massifs forestiers (*i.e.* située au-delà de 100 m de la lisière forestière) varie de 20% à 70% selon les pays de l'UE, et la France se classe au 29^{ème} rang avec une proportion de cœur forestier de 55% (Figure 103b).

La proportion de la surface forestière située à plus d'1 km d'une lisière est donc bien plus réduite que ce qu'on imagine et souligne clairement que l'espace disponible n'est pas infini. Certains travaux ont cherché à caractériser ces zones de cœur (taille, distribution, écologie) et leur importance pour la biodiversité ^[1120].

En parallèle de ces travaux, le concept de *roadless areas* a émergé dans les années 1970 aux USA à la suite du *Wilderness Act* de 1964 ^[1595]. Les *roadless areas* sont des zones naturelles et semi-naturelles où les routes sont absentes ou qui ont peu de routes et de faible trafic ^[1596, 1597]. Elles sont considérées comme des zones à haute valeur de conservation, car elles sont peu soumises aux perturbations par l'homme ^[1595, 1598-1600]. Dans la mesure où l'accès des personnes à ces zones est limité, les conflits liés aux pratiques d'utilisation des terres ou aux changements de régime de protection sont censés y être mineurs. Les *roadless areas* permettent également le maintien de populations d'espèces qui ont de grands domaines vitaux et sont sensibles aux perturbations humaines ^[1601, 1602]. Les promoteurs des *roadless areas* y voient de nombreux avantages pour la biodiversité : les zones sans routes sont plus résistantes aux invasions d'espèces exotiques, plus résistantes aux événements climatiques extrêmes et contiennent des écosystèmes plus fonctionnels que les zones avec des routes ^[1599, 1600]. Ainsi, la préservation des terres restantes non encore fragmentées par des routes est importante sur des continents très fragmentés comme l'Europe ^[1594].

Une distance de 1 km est souvent retenu pour définir l'étendue spatiale de l'effet des routes à l'échelle du paysage ^[736, 1600, 1603]. Sur cette base, une analyse à l'échelle de l'Union Européenne à partir des données Corine Land Cover ^[1594] indique que 32% de la surface terrestre de l'UE est situé à plus de 1 km d'une route et est répartie dans près de 65000 taches ; de plus, 1962 taches ont une superficie unitaire supérieure à 100 km² et couvrent au total 18,5% de la surface de l'UE (Figure 104). Certains pays ne possèdent qu'un très faible pourcentage, voire aucune zone de plus de 100 km² (Belgique, Danemark, Luxembourg, Allemagne). La France (métropolitaine) n'est pas bien classée et ne possède que 102 taches d'au moins 100 km² qui couvrent 4,6% de sa surface.

L'intérêt de préserver des zones non fragmentées par les activités humaines devient assez évident lorsqu'on croise zones protégées et *roadless areas* ^[1594]. En effet, ajouter des *roadless areas* aux réseaux d'aires protégées peut améliorer la connectivité en agissant comme des zones tampons pour protéger les zones protégées et en fournissant aux espèces des corridors ou des aires de repos pendant les mouvements de migration et de dispersion ^[1595, 1604]. Seulement 35% des *roadless areas* font partie du réseau Natura 2000 à l'échelle de l'UE, avec de forts écarts entre pays. En France, 43% des zones sans routes sont intégrées au réseau Natura 2000, soit un peu plus que la moyenne européenne.

Il existe déjà environ 5 millions de km de routes dans l'UE ^[1605], y compris le réseau de transport transeuropéen, qui devrait atteindre plus de 170 000 km de longueur d'ici 2030³⁵² ^[1606]. Étant donné l'ampleur de l'expansion du réseau routier mondial dans un avenir proche³⁵³ ^[1384] (*cf.* § 2), la protection des *roadless areas* devrait être considérée comme une priorité pour la préservation de la biodiversité aux échelles nationale, continentale et mondiale ^[1594, 1600].

³⁵² Alors que le réseau comptait 75 000 km de routes en 2005.

³⁵³ Prévision de construction de 25 millions de km de nouvelles routes à l'échelle mondiale d'ici 2050.

5.3.1.2 Objectifs

L'objectif de ce thème est de mieux connaître la biodiversité et le rôle patrimonial des zones de cœur forestier au niveau national (voire européen). Il s'appuie à la fois sur les effets lisière à longue distance et la portée des effets routes que nous avons mis en évidence et sur l'ensemble des travaux qui soulignent l'importance des *roadless areas*.

Je montre tout d'abord la répartition actuelle des forêts en fonction d'une part de la distance à la lisière la plus proche et d'autre part de la route la plus proche (incluant les routes forestières), analysée à partir des géodonnées IGN-Ifn pour sept départements français (§ 5.3.1.1). Ces premiers résultats précisent et confirment les chiffres annoncés dans la littérature. En perspective, je propose de poursuivre l'étude des effets lisière à longue portée sur la biodiversité et les caractéristiques climatiques (§ 5.3.1.2), d'explorer les interactions entre fragmentation forestière et changements climatiques sur la biodiversité forestière (§ 5.3.1.3), et de pousser à la reconnaissance d'un statut patrimonial pour ces zones de cœur forestier en France, notamment en développant un nouvel indicateur de gestion durable des forêts ciblé sur ces zones (§ 5.3.1.4).

5.3.1.1 Résultats préliminaires

Une analyse spatiale menée sur sept départements de métropole fournit la part de la surface forestière située à plus d'une distance donnée de la lisière externe de la forêt diminue très vite entre 0 et 100 m (Figure 105) : pour l'ensemble des 7 départements, elle ne représente plus que 52,2% à 100 m, 4,7% à 700 m et 1,4% à 1000 m, ce qui est extrêmement faible pour des départements dont la forêt occupe entre 12% et 72% du territoire, et en moyenne 41%, soit un peu plus que la moyenne nationale (aujourd'hui située à 31%³⁵⁴).

La part de cœur forestier situé à plus de 1 km est de 2,9% dans les Landes (taux de couvert forestier : 73%) et est nulle ou quasi-nulle dans le Pas-de-Calais et le Maine-et-Loire (avec respectivement 15% et 12% de taux de couvert forestier). Même si cette analyse est assez sommaire³⁵⁵ et reste à appliquer à l'ensemble des départements, l'évolution de cette courbe souligne à nouveau la très faible surface de zone de cœur situé à plus d'1 km de la lisière du massif forestier (culture, prairie, verger, bâti).

Une analyse de la zone d'influence de la route donne une image encore plus préoccupante de la fragmentation des grands massifs forestiers de plaine à l'heure actuelle, avec l'exemple du massif forestier d'Orléans (au sens large) (Figure 106). En sélectionnant les linéaires de type "route"³⁵⁶ et les zones de végétation de type "forêt"³⁵⁷ dans la BD TOPO V2.2³⁵⁸ et en appliquant des zones tampons successives autour du réseau routier de la forêt d'Orléans, nous voyons qu'une emprise de route fixée à seulement 10 m représente déjà 5,8% de la surface forestière, et que la portée de l'effet route augmente de manière quasi-linéaire pour atteindre 92,5% de la surface forestière à 100 m, ne laissant qu'une faible part (7,5%) de forêt à plus de 100 m d'une route forestière ou d'un autre type de route (Figure 106a).

³⁵⁴ Cf. <https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?rubrique11>.

³⁵⁵ L'analyse pourrait être améliorée en supprimant les zones ouvertes intra-forestières de petite taille (milieux ouverts permanents au sein des massifs forestiers), comme fait dans Bergès *et al.* [\[601\]](#).

³⁵⁶ A savoir le type "ROUTE" dans la couche "RESEAU_ROUTIER", défini ainsi : "Portion de voie de communication destinée aux automobiles, aux piétons, aux cycles ou aux animaux, homogène pour l'ensemble des attributs et des relations qui la concerne. Le tronçon de route peut être revêtu ou non revêtu (pas de revêtement de surface ou revêtement de surface fortement dégradé)". Après examen visuel, cette catégorie inclut visiblement toutes les routes forestières (routes goudronnée, empierrée et en terrain naturel).

³⁵⁷ A savoir les types de végétation "forêt ouverte", "forêt fermée" et "bois" dans la couche "VEGETATION".

³⁵⁸ cf. Descriptif de contenu : http://professionnels.ign.fr/doc/DC_BDTopo_2-2.pdf.

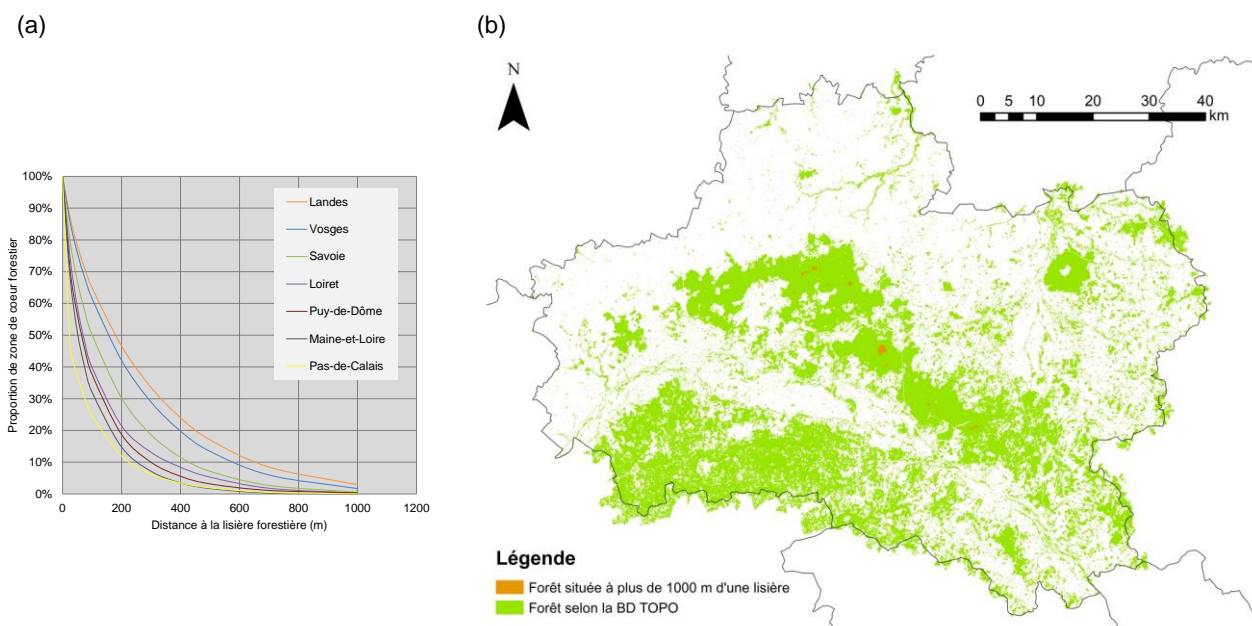


Figure 105. **(a)** Part de surface forestière située à une distance donnée de la lisière forestière actuelle pour sept départements français (Landes, Vosges, Savoie, Loiret, Puy-de-Dôme, Maine-et-Loire et Pas-de-Calais). Les données utilisées pour la forêt sont tirées de la BD TOPO® (photographies aériennes BD ORTHO® de 2010). L'analyse par calcul de buffer successif a été appliquée aux polygones de la couche regroupant les forêts ouvertes et fermées et les bois, tels que cartographiés sur la couche "zone végétation" de la BD TOPO®. Aucun traitement préalable n'a été effectué pour nettoyer la carte, à savoir : gérer les taches forestières en bordure de département, retirer les trous de petite taille en forêt – visiblement des coupes sans couvert arborée, qui sont désormais distinguées dans la BD FORÊT® V2 – ou fusionner les polygones proches de bord à bord, c'est-à-dire ceux coupés par une route de faible emprise. **(b)** Carte des cœurs forestiers définis comme des zones situées à plus de 1000 m de toute lisière forestière pour le département du Loiret (source BD TOPO® V2.2). Les 10 taches couvrent une surface cumulée de 480 ha et leur taille varie de 0,1 à 214 ha (avec une moyenne de 48 ± 66 ha).

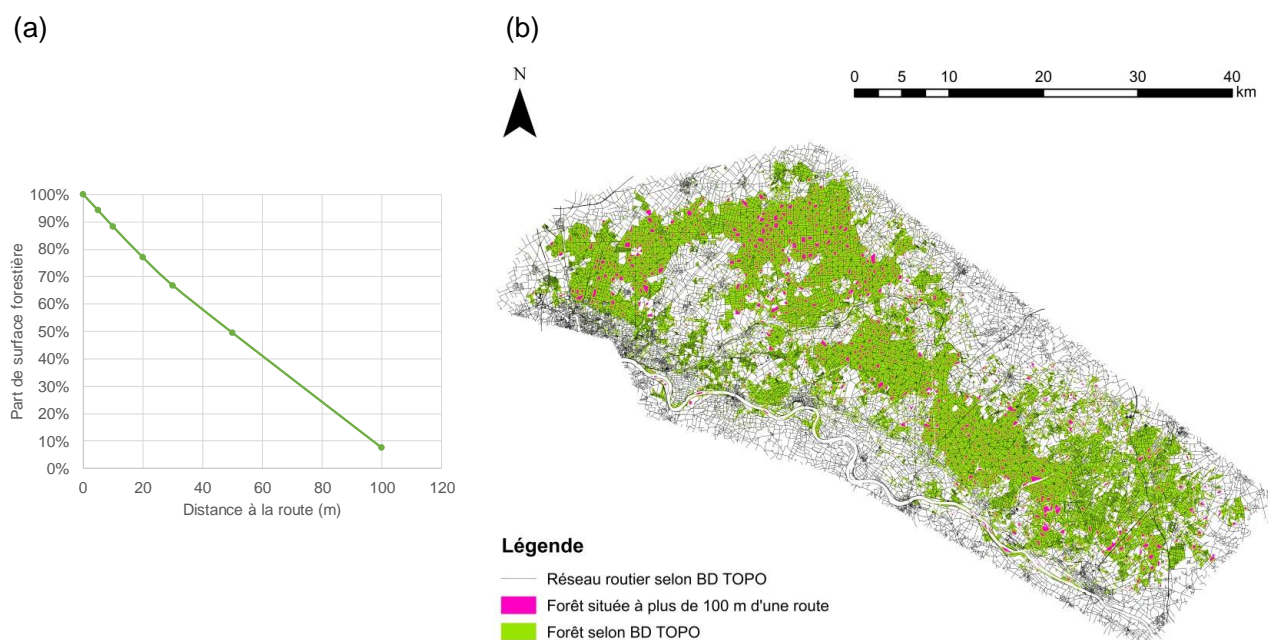


Figure 106. **(a)** Evolution de la part de surface forestière située au-delà d'une certaine distance d'une route forestière dans le massif d'Orléans (45) (superficie forestière totale de 82615 ha). Les données utilisées sont issues de la BD TOPO® (couches RESEAU_ROUTIER et VEGETATION). Sont inclus dans l'analyse spatiale tous les types de routes : routes forestières revêtues ou non, fermées ou non à la circulation et tous les autres types de routes ouvertes à la circulation. **(b)** Carte des zones de cœur forestier situées à plus de 100 m d'une route (BD TOPO® V2.2) et d'une surface de plus de 100 m² en forêt d'Orléans. L'ensemble des 1106 taches couvrent une surface cumulée de 6165 ha et leur taille varie de 100 m² à 625 ha.

5.3.1.2 Poursuivre l'analyse des effets lisière à longue portée sur la biodiversité en forêt tempérée

Depuis nos deux publications sur les effets lisière (cf. § 4.3.4), plusieurs travaux ont à nouveau démontré l'existence d'effet lisière à longue portée (>200 m) en milieu tempéré pour les plantes [1295], les bryophytes [1607], les amphibiens et les reptiles [274, 859], les oiseaux [274, 1608] et les mammifères [274]. Ces travaux montrent l'intérêt de poursuivre les recherches pour mieux connaître la réponse des différents groupes taxonomiques à la distance à la lisière, notamment en forêt tempérée.

De plus, il existe un lien entre distance à la lisière et taille de la tache au niveau d'un relevé, dans la mesure où la proportion d'habitat de lisière dans une tache augmente lorsque la taille de la tache diminue (cf. § 3.4.6), ce qui fait que l'effet lisière et l'effet de la taille de tache peuvent agir en synergie (cf. Figure 5 dans Ewers *et al.* [853]). Dans nos analyses, nous n'avons pas mis en évidence d'interaction entre ces deux effets sur la réponse des espèces, et n'avons pas insisté sur l'effet de la taille des taches sur les réponses des espèces [117], mais ce point mérite d'être analysé de manière plus approfondie. De plus, il pourrait être intéressant d'analyser à nouveau nos résultats sur les effets lisière à longue portée en nous replaçant dans le cadre de l'hypothèse *HAH* de la quantité d'habitat de Fahrig [655]. En effet, s'il existe une relation entre la distance à la lisière et la taille de la tache, il existe de la même façon une relation entre la quantité d'habitat dans le paysage et la distance à la lisière, et la forme de cette relation est assez particulière (Figure 107).

En cohérence avec l'*HAH*, il serait intéressant de tester si la quantité d'habitat forestier dans le paysage explique mieux l'occurrence des plantes de sous-bois que la distance à la lisière, si l'effet de la distance à la lisière n'est plus significatif une fois pris en compte l'effet de la quantité d'habitat ou si au contraire la présence des espèces est dépendante à la fois de la distance à la lisière et de la quantité d'habitat dans le paysage.

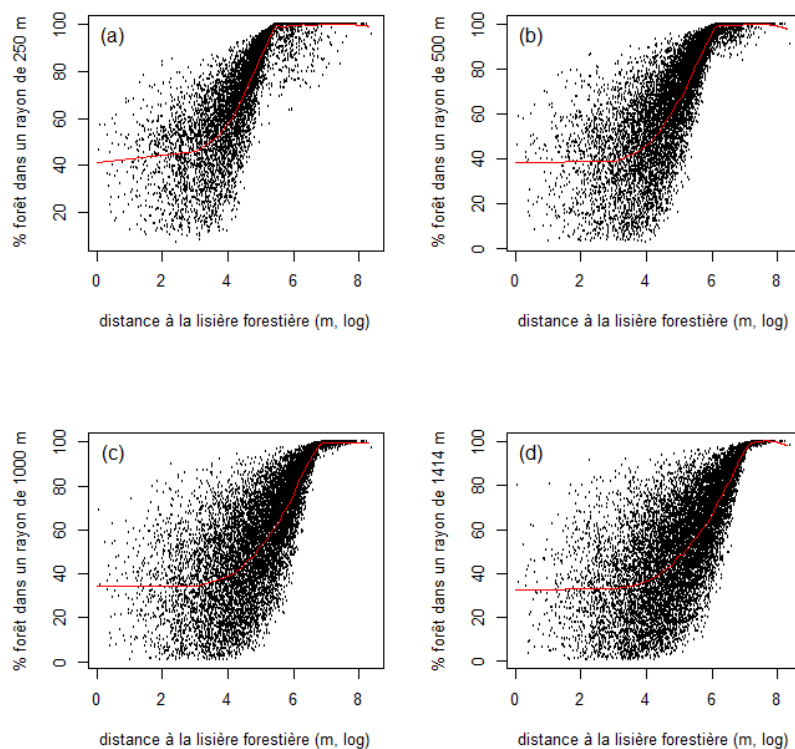


Figure 107. Relation entre la distance à la lisière forestière (échelle logarithmique) et le pourcentage de forêt dans des buffers paysagers de rayon croissant : (a) R=250 m, (b) R=500 m, (c) R=1000 m et (d) R=1414 m pour l'ensemble des 11936 relevés utilisés dans Bergès *et al.* [601]. Les courbes sont issues de régression polynomiale locale [1609].

5.3.1.3 Etudier et comprendre les interactions entre fragmentation et changements climatiques sur la biodiversité dans les massifs forestiers

Dans nos travaux sur la portée d'effet lisière (cf. § 4.3.4), je n'avais pas tellement discuté du gradient observé pour la valeur indicatrice moyenne de température (*MIV.Ta*), mais plusieurs articles ont attiré mon attention sur le fait que ce résultat n'est certainement pas anodin. J'observe une baisse de la température bioindiquée de $-0,4^{\circ}\text{C}$ entre 0 et 1000 m. La courbe prédite indique une diminution très rapide entre 0 et 100 m puis une baisse continue mais moins prononcée de la valeur indicatrice moyenne entre 100 et 1000 m (cf. Figure 77). De plus, si on analyse les données issues des normales climatiques (période 1971-2000, résolution 1 km^2 , données AURELHY [\[1610\]](#)), on peut noter une tendance similaire le long du gradient périphérie-cœur des massifs forestiers étudiés [\[601\]](#). De manière surprenante, cette différence climatique à longue distance entre le cœur et la périphérie n'est pratiquement pas documentée dans les travaux sur la fragmentation, pour les mêmes raisons qui font que les gradients périphérie-cœur de distribution des espèces à longue portée sont encore assez peu explorés [\[1292\]](#). Des variations du microclimat en forêt sont indiquées jusqu'à quelques dizaines de m de la lisière forestière et exceptionnellement jusqu'à 250 m ³⁵⁹ (voir la synthèse des études dans Tuff *et al.* [\[1612\]](#)). Hofmeister *et al.* [\[1613\]](#) notent un effet lisière à plus longue portée (près de 300 m) sur la température de l'air et du sol (Figure 108), qui ressemble beaucoup à celui que j'ai observé pour l'indice *MIV.Ta* (cf. Figure 77), mais dans mon cas pour un nombre bien plus important de massifs forestiers et sur un gradient de distance nettement plus long.

Ainsi, comme pour les autres changements environnementaux et biotiques associés à la lisière [\[852\]](#), les plus petits fragments forestiers sont davantage influencés par les changements des conditions microclimatiques et seuls les grandes taches forestières, qui ont une proportion significative de zone de cœur, en sont protégés [\[1612\]](#). Or, de nombreuses plantes vasculaires communes du sous-bois forestier et largement distribuées en Europe ont besoin de conditions microclimatiques spécifiques où le rôle de la température et de l'humidité de l'air est aussi important que les conditions de lumière, ce qui suggère que les changements climatiques peuvent avoir de forts impacts sur les forêts tempérées européennes à de multiples échelles [\[122, 1614, 1615\]](#).

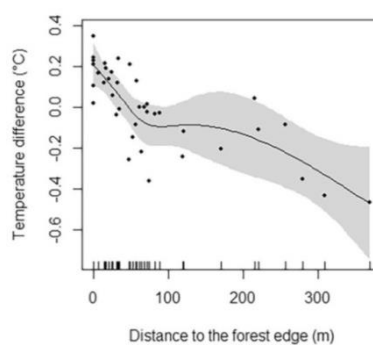


Figure 108. Résultats du modèle additif généralisé (GAM) testant l'influence de la distance de la lisière de la forêt (et tenant compte de l'exposition et de la pente) sur les différences de températures moyennes quotidiennes de l'air entre les sites dans les fragments forestiers et le site météorologique de référence. Le graphe montre les effets additifs (ligne continue) et les intervalles de confiance à 95% (zone grise) des relations significatives ($p < 0,05$). Les valeurs obtenues sur les sites forestiers sont visualisées par des points dans le graphe et des traits verticaux sur l'axe des abscisses. Tiré de Hofmeister *et al.* [\[1613\]](#).

La fragmentation peut changer les conditions microclimatiques à une échelle locale et régionale [\[831, 1616-1618\]](#). Ces changements climatiques liés à la fragmentation peuvent interagir avec d'autres types de changements climatiques anthropiques et influencer encore davantage la biodiversité par des interactions non étudiées entre les deux facteurs [\[59\]](#). Bien que l'effet lisière puisse être le produit d'un ensemble de conditions environnementales, le gradient climatique de la lisière vers l'intérieur de la forêt mérite donc une attention

³⁵⁹ C'est la portée de l'effet lisière rapportée dans l'étude (assez ancienne) de Chen *et al.* [\[1611\]](#).

particulière, en raison de l'augmentation des températures observées au cours des dernières décennies et des prévisions de changements climatiques.

Pour répondre aux enjeux soulevés dans plusieurs publications [59, 1612, 1613, 1619], je vois un intérêt à poursuivre des recherches sur les interactions entre fragmentation et changements climatiques dans les fragments boisés et ses conséquences sur la distribution des espèces forestières.

5.3.1.4 Conserver les zones de cœur forestier éloignées des influences anthropiques

Même si la surface forestière est en augmentation depuis près de deux siècles et que la densité d'ILT a ralenti par rapport aux 60 dernières années en France, il me semble important de mieux connaître les zones naturelles (principalement des forêts) qui sont éloignées des influences anthropiques.

Je souhaite donc proposer dans un premier temps un indicateur de gestion durable des forêts métropolitaines qui fourniraient les caractéristiques spatiales et écologiques des zones de cœur situées à plus d'une certaine distance d'une lisière externe ou d'une route ouverte à la circulation, à la suite de travaux similaires [993, 1593, 1594, 1620, 1621]. Comme illustré sommairement ci-dessus (cf. § 5.3.1.1), cet indicateur peut être calculé assez rapidement et mis à jour régulièrement à partir des cartes d'usage des sols de l'IGN-Ifn, comme proposé par Riitters *et al.* [1620]. J'ai d'ores et déjà proposé cet indicateur à l'IGN-Ifn dans le cadre des réflexions en cours sur les indicateurs de gestion durable des forêts métropolitaines. Cependant, il existe aussi des recherches et des stratégies qui visent à améliorer l'accessibilité des peuplements forestiers, avec l'argument que l'adaptation de la gestion dans le cadre des dérèglements climatiques est plus facile à mener dans les forêts accessibles, ce qui montre qu'il existe aussi des pressions fortes qui vont dans le mauvais sens.

Même si la portée géographique du travail sera limitée au territoire national, calculer cet indicateur à partir des données de l'IGN-Ifn fait appel à des géodonnées d'une plus grande qualité et précision que les géodonnées utilisées dans les travaux précédents [1593, 1594]. En effet, ceux-ci se basent d'une part sur la couche CLC (dont la résolution est perfectible) et d'autre part sur *OpenStreetMap*³⁶⁰ – une initiative de *crowdsourcing* appelée *volunteered geographic information* [1622] – mais dont la qualité est remise en question [1623-1627]. En particulier, il n'est pas garanti que la cartographie des routes forestières soit de bonne qualité dans *OpenStreetMap*, ce qui pourrait amener de grosses différences dans l'évaluation des zones éloignées des routes selon le type de géodonnées utilisées. De plus, la BD TOPO® distingue les types de routes, ce qui permet de comparer les résultats selon le niveau d'importance de la voirie. Enfin, il est possible d'inclure le réseau ferré, peu pris en compte dans les analyses d'impact environnemental à large échelle [1628, 1629].

Dans un second temps, je propose de concevoir ces zones éloignées des influences directes de l'homme comme la base d'un réseau écologique, d'analyser ses caractéristiques écologiques [1120], d'étudier dans quelle mesure il est connecté [993, 1630], et quelle part de ce réseau est aujourd'hui protégée [1594, 1630].

Une troisième piste consiste à intégrer des scénarios d'évolution de l'usage des sols. Ces scénarios intègrent l'intensification agricole dans les secteurs de sols fertiles, l'abandon agricole dans les secteurs les moins fertiles [1123, 1245, 1631] (cf. § 4.2.1), le développement de nouvelles ILT et la poursuite de l'expansion urbaine [1632, 1633], pour évaluer les opportunités de "retour à la nature sauvage" (*ecological rewilding*) [1634-1636], comme proposé par Ceausu *et al.* [1637].

A la suite de Gosselin et Callois [8], dans une approche socio-écosystémique, une autre voie consiste à travailler sur les liens entre diversité pluri-taxonomique et facteurs socio-économiques, de manière à mieux caractériser les effets des activités humaines sur la biodiversité. Dans le projet SPATMAN³⁶¹ (en cours d'évaluation), nous chercherons à enrichir nos connaissances empiriques sur les relations entre la structure socio-spatiale des activités humaines et la biodiversité de plusieurs groupes taxonomiques dans ses différentes composantes et métriques, à partir des données de biodiversité de l'UMS PatriNat compilées au niveau national à une résolution de 10 km.

³⁶⁰ Geofabrik GmbH and *OpenStreetMap* Contributors: Data/Maps. Cf. <http://download.geofabrik.de>.

³⁶¹ *What role for the SPATial organisation of huMAN societies to modulate their pressures on biodiversity?* Appel FRB-MTE-OFB.

5.3.2 Conserver la biodiversité par la diversification des pratiques ?

5.3.2.1 Contexte

Les leviers d'actions pour la conservation de la biodiversité sont bien souvent raisonnés au niveau local, à l'échelle d'un site ou d'une parcelle, en recherchant et en favorisant des pratiques plus respectueuses de la biodiversité. Cette vision ignore les flux biotiques, hydriques et d'éléments nutritifs ainsi que les interactions entre les éléments d'une mosaïque paysagère. Une tache d'habitat peut être gérée selon de très bonnes règles de conservation, mais cette gestion peut échouer si le paysage environnant continue à se dégrader, ce qui a des impacts négatifs sur la tache. Pourtant, passer d'une vision de gestion à l'échelle de la parcelle à une vision globale de gestion et d'aménagement à l'échelle du paysage n'est pas encore assez ressenti comme indispensable par les gestionnaires ou les scientifiques et encore trop peu de travaux abordent ces questions [1250, 1251, 1638]. Les recherches en écologie du paysage ont pourtant généré un grand nombre de concepts pour aménager dans un but de conservation les paysages modifiés par l'homme. Mais ces concepts sont parfois contradictoires et s'appliquent à des échelles spatiales différentes, ce qui rend difficile une synthèse des recommandations [89].

Pour mieux comprendre les enjeux, connaître les avancées et façonner les perspectives de recherche, je présente en détail plusieurs travaux qui ont cherché à élaborer des stratégies de conservation de la biodiversité forestière à l'échelle du paysage : un article de synthèse des recommandations visant à concevoir un paysage optimal pour conserver au mieux la biodiversité forestière (cf. § 5.3.2.1.1), deux études allemandes qui ont cherché à identifier les assemblages de modes de gestion permettant d'optimiser la multi-diversité γ forestière (cf. § 5.3.2.1.2), et une étude d'optimisation de la localisation spatiale des zones de gestion forestière intensive au sein d'un paysage forestier comprenant trois modes de gestion (zones protégées, gestion extensive et gestion intensive) tenant compte d'indicateurs économiques et écologiques, dont des indicateurs de quantité d'habitat atteignable pour plusieurs espèces forestières (cf. § 5.3.2.1.3). Je propose ensuite une dernière stratégie qui vise l'hétérogénéité paysagère à différentes échelles (cf. § 5.3.2.1.4). Cette revue bibliographique contextualise le second thème de l'Axe 2 de mon projet (cf. § 5.3.2.2).

5.3.2.1.1 Vers un scénario de paysage optimal pour la conservation de la biodiversité ?

Arroyo-Rodríguez *et al.* [1247] dressent une synthèse des différentes recommandations de gestion des paysages anthropisés proposées au cours de dernières décennies pour préserver au mieux l'ensemble de la biodiversité forestière : (1) préserver et restaurer autant de forêts que possible [54, 1639] ; (2) intégrer les zones de production dans les écosystèmes forestiers (*land sharing* ; [887]) ; (3) isoler la forêt des autres zones utilisées par l'homme (*land sparing* ; [888]) ; (4) créer des corridors écologiques entre les taches forestières [736] ; (5) maintenir un petit nombre de grandes taches forestières [79] ; (6) maintenir un grand nombre de petites taches forestières [885] et (7) améliorer la qualité de la matrice anthropisée en réduisant l'intensification agricole [1640], l'utilisation de pesticides [154] et la chasse [1641], et en appliquant des mesures pour réduire la mortalité de la faune sauvage sur les routes [861, 864].

Les concepts clés sous-jacents à ces recommandations ont trait au débat perte d'habitat *versus* fragmentation *per se*, au débat *land sharing versus land sparing*, à l'hypothèse de la quantité d'habitat, à l'hypothèse du seuil d'extinction [653, 1642], à l'interaction entre le seuil d'extinction et les traits de vie des espèces [1642], aux effets lisière plus négatifs dans les zones ayant subi peu de perturbations naturelles [1643], au débat *Single Large Or Several Small - SLOSS*, à la théorie des métapopulations [1644], au rôle des éléments semi-naturels dans la matrice agricole pour préserver la biodiversité forestière (rôle de corridors et de complémentarité, [894, 1645]), au rôle des arbres dans la matrice pour diminuer le contraste entre la tache forestière et la matrice [1646], aux effets lisière accentués en forêt si le contraste avec la matrice adjacente est plus fort [828, 831], et enfin aux effets néfastes des routes sur la biodiversité [861].

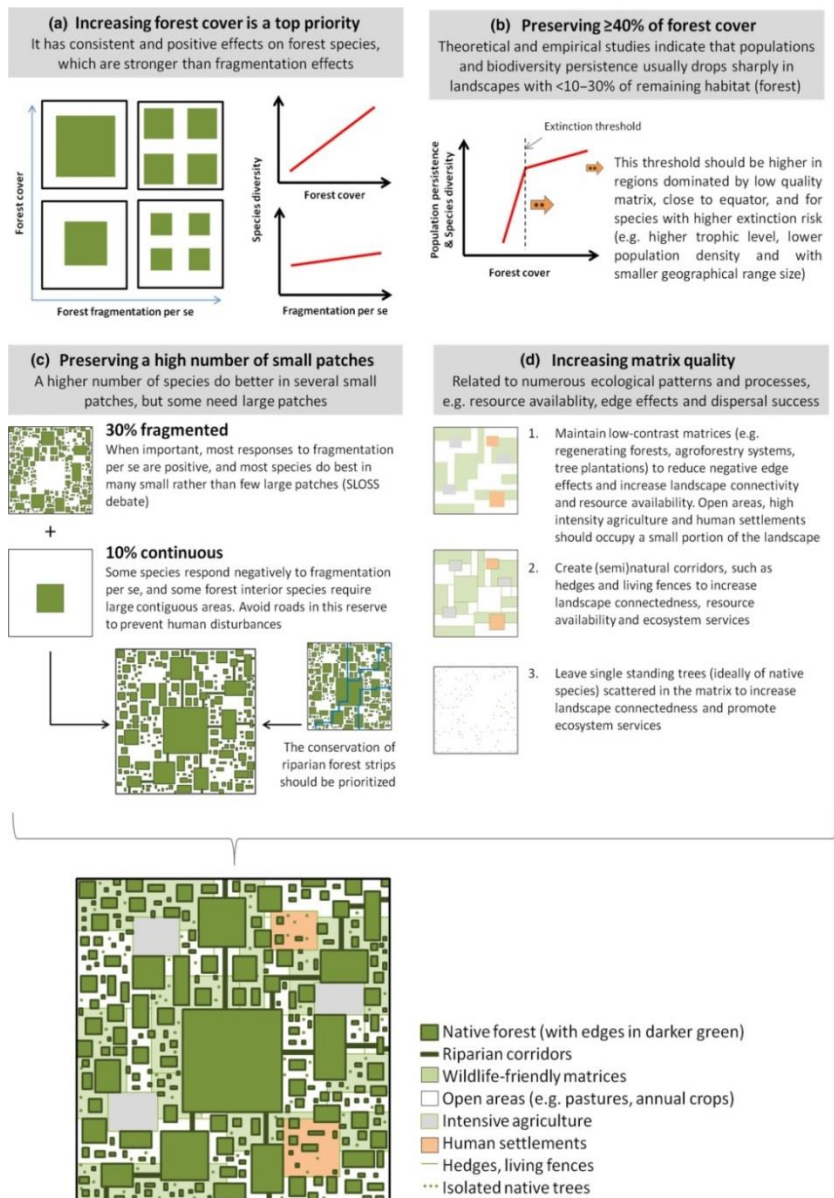


Figure 109. Schéma des scénarios optimaux de paysage pour la préservation de la faune forestière. (a) L'augmentation du couvert forestier est une priorité absolue. (b) Un paysage optimal devrait contenir au moins 40% de couverture forestière, avec un pourcentage plus élevé dans les paysages dont la matrice est de faible qualité et plus proches de l'équateur. (c) Ce couvert forestier devrait être configuré de manière à ce qu'environ 10% se trouvent dans une grande tache forestière, les 30% restants étant répartis dans plusieurs taches forestières plus petites, répartis de façon régulière. (c) Les corridors boisés ont une très grande valeur de conservation, en particulier les corridors rivières, car ils peuvent améliorer la connectivité dans les matrices paysagères sans arbres. (d) Le paysage doit avoir une emprise assez vaste (e.g. plusieurs milliers de km²) pour que 10% de sa surface satisfasse aux exigences minimales en matière de superficie pour les espèces qui ont besoin de grandes taches d'habitat. Les taches doivent être incluses dans une matrice de bonne qualité avec des arbres épars, et des exploitations agricoles délimitées par des éléments arborés semi-naturels. Bien que la littérature ait montré que la plupart des forêts restantes doivent être préservées dans un grand nombre de petites taches, différentes tailles de taches permettent de simuler la distribution de la taille des taches dans certains scénarios de paysage "réels" [1647]. A noter que certaines zones ouvertes (par exemple, les pâturages, les cultures annuelles) et les zones habitées ont des zones forestières et des arbres isolés pour les rendre plus favorables à la biodiversité. Cependant, sont incluses certaines zones ouvertes (sans arbres) correspondant aux systèmes agricoles intensifs. Ces exploitations devraient occuper une petite surface en raison des rendements élevés qu'elles offrent et des dommages qu'elles causent aux espèces forestières [1640]. Toutes les exploitations sont délimitées par des éléments arborés semi-naturels, et toutes les matrices favorables à la vie sauvage (par exemple, les systèmes agro-sylvicoles, sylvo-pastoraux et agro-silvo-pastoraux) comportent des arbres indigènes isolés. Par souci de clarté, les routes ne sont pas figurées, mais ces routes doivent éviter les réserves et les grandes taches pour éviter les perturbations humaines. Tiré d'Arroyo-Rodríguez *et al.* [1247].

Même si elle a certaines limites, cette approche reste intéressante car les auteurs parviennent à synthétiser les différentes stratégies de conservation : le scénario de "paysage optimal" proposé contient au moins 40% de forêt, avec des pourcentages plus élevés à respecter dans les tropiques ; ensuite, la forêt devrait être configurée de telle façon qu'une très grande tache forestière couvre environ 10% et que les 30% restants soient uniformément dispersés dans de nombreuses petites taches et des éléments arborés semi-naturels (par exemple des corridors écologiques) ; enfin, l'ensemble des taches doivent être intégrées dans une matrice de bonne qualité (cf. Figure 109 pour plus de détails).

En conclusion, l'intérêt de l'article d'Arroyo-Sanchez *et al.* [1247] est de proposer pour la première fois une synthèse des différentes stratégies existantes et d'en déduire – sans un lourd travail de modélisation – des recommandations générales pour la conservation de la biodiversité à l'échelle paysagère.

5.3.2.1.2 Optimiser la multi-diversité γ à l'échelle du paysage

Plusieurs auteurs considèrent que des recherches sont nécessaires pour comprendre l'effet de différents types de forêt sur les espèces à l'échelle du paysage selon les proportions respectives des différents types de forêts (systèmes sylvicoles, stades sylvicoles, composition en essences) et selon leur agencement spatial [350]. Ils soulignent l'importance de dépasser la vision où l'effet des systèmes de gestion forestière sur la biodiversité est centré sur la diversité *alpha* le long d'un gradient d'intensité d'usage des terres ou entre différentes interventions de gestion forestière [3]. Ils précisent que les travaux de recherche devraient s'orienter vers des approches paysagères qui considèrent différentes échelles de diversité (α , β , γ), différentes mesures de diversité (richesse et diversité spécifique, composition spécifique et fonctionnelle) et les interactions entre les espèces³⁶² [349]. Selon eux, il en résulterait une meilleure compréhension des mécanismes (filtre biotique et abiotique) qui relie la gestion, la diversité et l'écosystème, et cela peut constituer une base solide pour définir de meilleures stratégies de gestion forestière [349].

En effet, négliger la diversité γ et ne prendre en compte que la diversité α peut conduire à des conclusions erronées et des recommandations de gestion inappropriées. L'étude de Schall *et al.* [351] menée dans les hêtraies de plaine en Allemagne a comparé la diversité α , β et γ de 15 groupes taxonomiques épigés et endogés (animaux, plantes, champignons et bactéries) dans des forêts gérées en futaie irrégulière et en futaie régulière [351] ; six groupes taxonomiques présentent une plus grande diversité γ en futaie régulière qu'en futaie irrégulière pour au moins un des trois indices de diversité³⁶³, huit groupes ne présentent pas de différences et seules les bactéries montrent un résultat inverse (Figure 110). Les espèces forestières et des coléoptères saproxyliques ont aussi une diversité γ plus élevée en futaie régulière. La plus grande diversité γ en futaie régulière est liée une diversité β (dissimilarité multi-sites) plus élevée en futaie régulière pour un tiers des espèces et la moitié des espèces forestières, en raison de l'hétérogénéité des conditions d'habitat entre classes d'âge en futaie régulière par rapport à la futaie irrégulière [1099, 1648], alors que la diversité *alpha* ne varie pas selon le type de traitement pour l'ensemble des espèces ou pour les espèces forestières [351]. En règle générale, le mode de traitement a un effet sur la biodiversité au niveau régional, mais pas au niveau local. Seule exception, les oiseaux présentent une hétérogénéité aux deux échelles spatiales, avec une plus forte diversité α en futaie irrégulière et à l'inverse une plus forte diversité γ en futaie régulière.

³⁶² C'est le contenu de la question Q30 d'Ammer *et al.* [349] : "To which extent, and how, is regional gamma-diversity of organismic groups controlled by landscape-scale forest structure and composition and what are the relative contributions of different forest types (silvicultural systems, forest developmental phases, etc.) to regional gamma-diversity?"

³⁶³ Les auteurs ont comparé la diversité γ obtenue par courbe d'accumulation pour les nombres de Hill de degré 0 (richesse spécifique), de degré 1 (indice de diversité de Shannon) et de degré 2 (indice de diversité de Simpson).

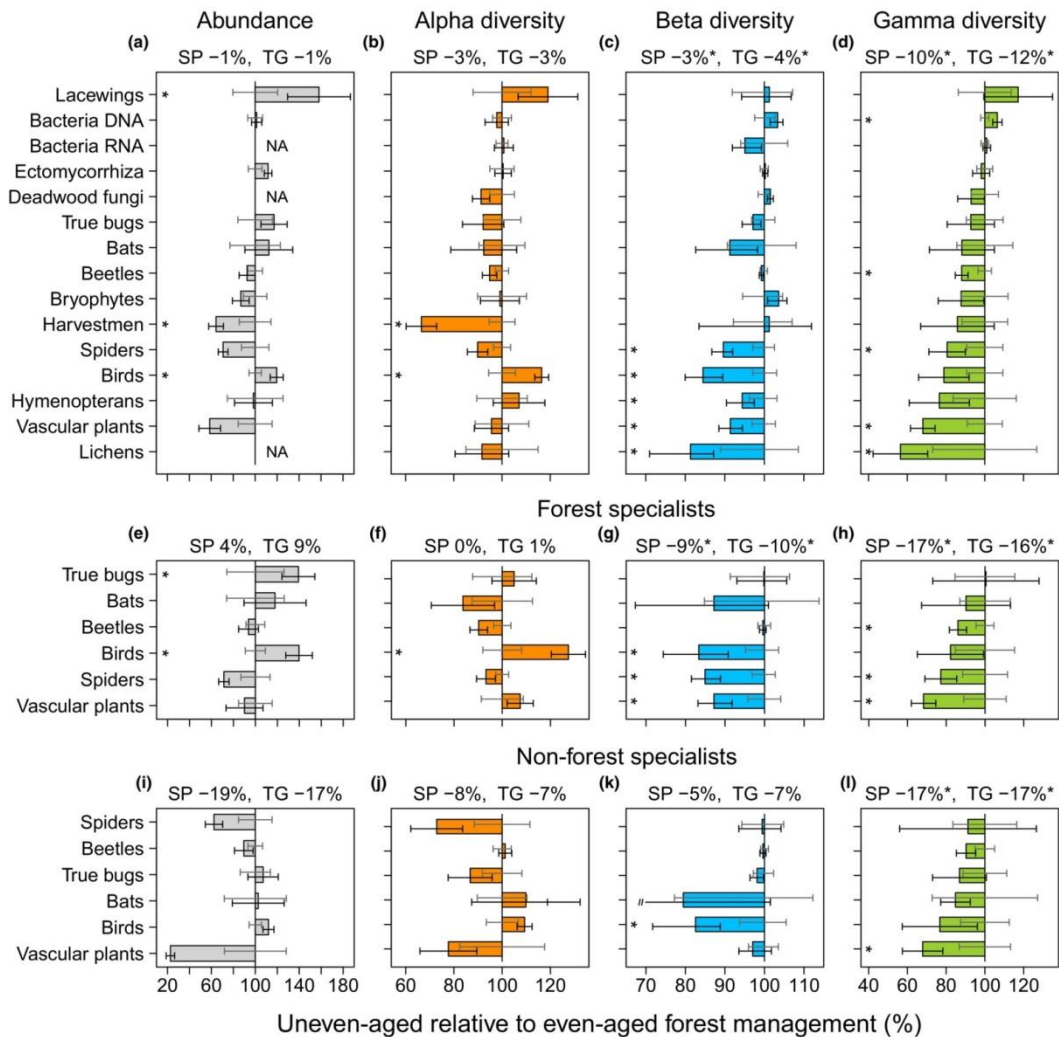


Figure 110. Abondance (a, e, i) et diversités α (b, f, j), β (c, g, k) et γ (d, h, l) des modes de traitement en futaie régulière et irrégulière pour 15 groupes taxonomiques en hêtraie de plaine (dans l'ordre des graphes : chrysope, bactéries à ADN et à ARN, ectomycorhizes, champignons du bois mort, punaises, chauve-souris, coléoptères, bryophytes, opilions, araignées, oiseaux, hyménoptères, plantes vasculaires et lichens). Les analyses ont été appliquées à l'ensemble des groupes taxonomiques (a-d), aux espèces forestières (e-h) et aux espèces non forestières (i-l) pour 6 groupes taxonomiques. La diversité en futaie irrégulière ($n=13$) a été normalisée par rapport aux futaies régulières ($n=17$) en tenant compte des différences de taille d'échantillon. La réponse globale est donnée au niveau groupe taxonomique (TG) et au niveau espèce (SP, pondération par le logarithme du nombre d'espèces). Les barres d'erreur (futaie irrégulière en noir et futaie régulière en gris) indiquent l'intervalle de confiance à 95% pour la diversité γ , le quantile 90% pour la diversité β et l'erreur-type pour la diversité α ou l'abondance (* $p < 0,05$, différence significative entre futaie régulière et irrégulière). La diversité γ a été analysée en utilisant la raréfaction et l'extrapolation basées sur la taille de l'échantillon. La diversité β a été mesurée en tant que composante du turn-over multi-site de l'indice de dissimilarité de Jaccard et quantifiée à l'aide de 200 ré-échantillonnages de neuf placettes par type de traitement. La diversité α a été analysée par un test t et l'abondance par un test de *Kruskal-Wallis*. Extrait de Schall *et al.* [351].

À l'échelle du paysage, combiner des modes de gestion créant différents types de peuplement peut favoriser la diversité γ grâce à des assemblages d'espèces complémentaires. Dans les hêtraies européennes, les politiques forestières et environnementales préconisent un mélange de forêts non exploitées et de forêts gérées en futaie irrégulière avec un grain spatial fin (sylviculture dite "proche de la nature" à couvert continue), au détriment des futaies régulières qui correspondent au mode de gestion traditionnel de référence. Cependant, l'intérêt de ces préconisations pour la biodiversité ne repose pas sur des preuves scientifiques solides. Une question originale et importante est donc de déterminer les proportions de différents types de gestion à l'échelle du paysage qui maximiseraient la biodiversité γ pour plusieurs taxons.

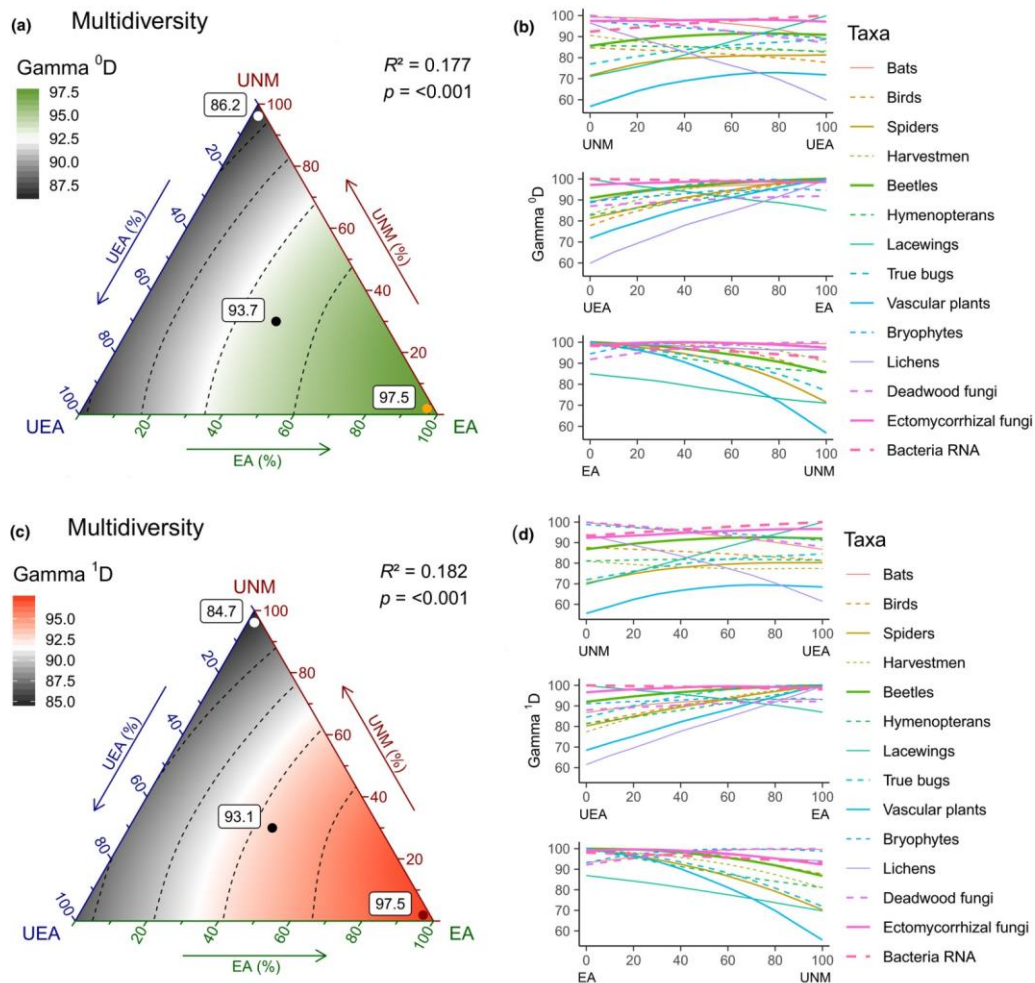


Figure 111. Multidiversité γ (exprimé en % de la multidiversité maximale³⁶⁴) pour les nombres de Hill de degré 0 (a, b) et 1 (c, d) des 14 groupes taxonomiques le long des gradients de composition des forêts équiennes (EA, even-aged), inéquiennes (UEA, uneven-aged) et non gérées (UNM, unmanaged). La composition des paysages forestiers est modélisée en faisant varier les parts des trois systèmes de gestion par étape de 10%, en utilisant 1000 ré-échantillonnages de 10 parcelles par étape (66 compositions paysagères uniques). En partant de la diversité médiane (blanc), la saturation des couleurs augmente vers une multidiversité minimale (point blanc) et maximale (point orange/rouge). Le point noir indique la multidiversité de la composition réelle du paysage (40% EA, 30% UEA et 30% UNM). La diversité γ relative le long des gradients de composition forestière à deux composantes (b, d) montre comment les groupes taxonomiques contrôlent la multidiversité γ (l'épaisseur de la ligne est fonction de la pondération des groupes taxonomiques). Pour les gradients de composition forestière à trois composantes pour chaque groupe taxonomique, voir l'article. Tiré de Schall *et al.* [1132].

Schall *et al.* [1132] ont donc proposé une méthode de ré-échantillonnage qui permet de simuler toutes les combinaisons possibles des modes de gestion à l'échelle du paysage à partir d'un échantillon de placettes distribuées dans trois modes de gestion en Allemagne (futaie régulière, futaie irrégulière et forêts non exploitées en hêtraies de plaine). Ces simulations permettent d'identifier que la combinaison qui préserverait le mieux la multi-diversité γ (0D et 1D) pour un ensemble de 14 groupes taxonomiques est un paysage composé exclusivement de futaie régulière (Figure 111) ; des paysages purs ou mixtes composés de futaie irrégulière et de zones sans exploitation réduiraient la multidiversité γ jusqu'à 12,8% (1D). Ce résultat est valable aussi pour les espèces forestières (1D : -15,3%). La composition actuelle du paysage dans la région étudiée (Hainich-Dün), qui combine environ 40% de futaie régulière, 30% de futaie irrégulière et 30% de

³⁶⁴ Lorsqu'une composition paysagère présente une multidiversité de 100%, tous les taxons sont exprimés de manière égale et proche de leur optimum.

forêts non exploitées, est inférieure de plus de 4% à la biodiversité maximale³⁶⁵. La principale conclusion de cette étude est qu'un mode de gestion en futaie régulière (avec coupes progressives de régénération), à des échelles spatiales intermédiaires et fournissant des peuplements d'une grande hétérogénéité serait capable à lui seul de maintenir la diversité multi-taxonomique régionale. Toutefois, l'analyse montre que certains taxons ont besoin de certaines proportions de peuplements inéquiennes et non gérées, ce qui souligne leur importance générale.

Les résultats de Schall *et al.* [1132] sont assez contre-intuitifs puisqu'ils indiquent une faible complémentarité entre les trois modes de gestion, en contradiction avec notre hypothèse **H4** (cf. § 4.1.8). Plusieurs raisons peuvent expliquer la faible complémentarité des modes de gestion pour de nombreux groupes taxonomiques :

- (1) le type de futaie régulière étudié : celle-ci correspond à des systèmes où la rotation dure 140 ans et la régénération des peuplements est conduite par coupes progressives étalées sur 20 à 40 ans et non en une fois (coupe rase) ; or, l'effet de la coupe rase sur la biodiversité forestière est souvent plus fort que dans le cas de coupes partielles [19] ; les systèmes comparés sont donc moins différents que si la futaie régulière était régénérée par coupe rase ;
- (2) les peuplements non exploités sont des peuplements matures (env. 160 ans) gérés par le passé en futaie régulière et non exploités depuis 20 à 70 ans, mais sont loin de présenter les caractéristiques de stades sénescents, car ils sont encore bien fermés et n'hébergent pas de fortes densités de bois mort [1132, 1649] ; l'évolution de ces peuplements, en développant des caractéristiques de forêts plus matures, pourrait jouer à l'avenir un rôle bien plus important à l'échelle du paysage (diversité γ) pour les taxons dépendants du bois mort [3, 1650] ;
- (3) l'étude concerne des peuplements de hêtre sur des sols eutrophes, où le hêtre est très dominant³⁶⁶, ce qui peut aussi réduire les écarts entre système de gestion ; il serait intéressant de mener ce type de comparaison dans d'autres forêts comme les chênaies sessiles ou pédonculés, qui couvrent une large part des forêts d'Europe ;
- (4) les résultats peuvent être dépendants du grain spatial des modes de gestion pratiqué sur cette région, à savoir la gamme des tailles de coupes de régénération (dépendante de la taille des parcelles) pour la futaie régulière, et un système jardiné pour la futaie irrégulière. Il reste à vérifier dans d'autres contextes d'application de ces modes de gestion (futaie régulière avec des coupes de régénérations sur des parcelles plus petites ou grandes, futaie irrégulière par parquet ou par bouquet) le faible intérêt pour la biodiversité d'appliquer un mode de gestion à grain fin en forêt.

5.3.2.1.3 Rechercher les meilleurs compromis entre conservation de la biodiversité forestière et production de bois à l'échelle du paysage

Une autre démarche consiste à définir différents scénarios de planification des usages du sol [1421] en intégrant à la fois les contraintes économiques et les enjeux environnementaux et en jouant sur l'organisation spatiale de différents types d'usages du sol ou de pratiques de gestion, dans l'idée d'accroître la biodiversité sans réduire la production (agricole ou forestière).

Tittler *et al.* [1251] proposent un exemple concret de cette démarche où l'objectif est de raisonner la répartition spatiale d'un mode de gestion forestière à l'échelle d'une très grande zone forestière (430000 ha, boisée à 90%), en recherchant les meilleurs compromis entre protection de la biodiversité et production de

³⁶⁵ La composition du paysage a un effet important sur la diversité γ de 6 à 9 groupes taxonomiques, selon la pondération de la fréquence des espèces, avec des réponses plus marquées pour les araignées, les coléoptères, les plantes vasculaires et les oiseaux. La plupart des groupes présentent une diversité maximale dans des paysages composés uniquement de futaie régulière. Les oiseaux tirent un bénéfice de zones non exploitées dans les paysages dominés par la futaie régulière. La diversité γ des champignons associés au bois mort est maximisée dans les paysages composés uniquement de zones non exploitées, et celle des bactéries et des chrysopes est maximisée dans des paysages composés seulement de futaie irrégulière.

³⁶⁶ Le hêtre représente 88% de la surface terrière moyenne de tous les peuplements.

bois [1651], dans un objectif d'intensification écologique [187]. Trois modes de gestion sont considérés (zonage en triade) dont le pourcentage ne varie pas : zones protégées (20%), gestion intensive dédiée à la production de bois (20%) et gestion extensive (60%)³⁶⁷. Seule la localisation spatiale des zones intensives et extensives varie, tandis que la localisation des zones protégées est fixe (ces dernières étant réparties en trois grandes taches situées au nord, au sud et à l'ouest de la zone d'étude, cf. Figure 112a). Ces conditions étant définies, deux questions sont posées : Où situer les zones de gestion intensive ? Selon quelles règles la configuration spatiale de ce zonage devrait-elle être décidée : les gestionnaires devraient-ils donner la priorité (a) à la proximité aux routes existantes, (b) à la distance aux zones protégées ou (c) à la productivité spécifique du site, ou (d) à une combinaison de ces trois règles ?

Quatre règles de configuration spatiale des zones de gestion intensive dans ce zonage en triade sont comparées, mais ces règles pourraient aussi s'appliquer à d'autres modes de gestion par zonage. Une première règle consiste à laisser les zones de gestion intensive être choisies au hasard dans le paysage. Cela correspond à laisser les propriétaires forestiers prendre des décisions sur la manière de gérer leur propre parcelle de forêt sans tenir compte du contexte plus large. Une deuxième règle de maximisation de la productivité consiste à appliquer une gestion intensive sur les sites forestiers les plus productifs. Cela permettrait *a priori* de maximiser le volume de bois produit dans la zone de gestion intensive, ce qui réduirait la pression pour produire du bois dans le reste de la forêt, et se traduirait soit par l'augmentation de la proportion de forêt mise en protection, soit par une diminution de l'extraction de bois dans les autres forêts exploitées. Toutefois, cela pourrait par ailleurs réduire la biodiversité forestière, puisqu'une grande partie des sites d'un certain type seraient soumis à une gestion intensive. Une troisième règle consiste à placer les zones de gestion intensive aussi près que possible du réseau routier existant. Cela permettrait de réduire la construction de routes forestières pour les opérations d'exploitation forestière et les actions sylvicoles, ce qui réduirait les coûts de l'exploitation forestière et ses impacts écologiques. Sur le plan économique, le coût de construction et d'entretien des nouvelles routes serait aussi réduit. Sur le plan écologique, les effets négatifs de la construction de nouvelles routes sur les espèces pourraient être réduits [864], tout comme les émissions de carbone qui résulteraient du déplacement sur un réseau routier plus étendu. Enfin, une quatrième règle consiste à positionner les zones de gestion intensive le plus loin possible des zones protégées, pour tamponner ces zones protégées contre les effets négatifs de l'exploitation forestière sur les espèces présentes. Même si ce scénario est bénéfique pour la faune forestière, il peut ne pas être optimal en termes de production de bois et de construction de routes.

Pour répondre à ces questions, les auteurs ont utilisé un modèle de simulation de paysage spatialement explicite [simulateur *Vermillion spatially explicit landscape event (VLM)* ; [1652, 1653] intégré au simulateur *Spatially Explicit Landscape Event Simulator (SELES)* [1654] pour analyser les effets des différentes configurations spatiales des zones de gestion intensive sur 14 indicateurs avec une résolution spatiale de 0,25 ha. Le simulateur *VLM* est composé d'une série de sous-modèles qui interagissent de manière spatialement explicite pour simuler les effets du feu, de l'exploitation forestière, de la construction de routes et de la succession sur la structure et la composition de la forêt.

Ces quatre règles ont été appliquées et combinées pour tester et comparer huit scénarios :

³⁶⁷ Dans les zones protégées, aucune exploitation forestière n'est effectuée et aucune route n'est construite selon les règles du modèle. Dans les zones de gestion intensive, diverses techniques sylvicoles sont appliquées pour maximiser la production de bois. Les zones de gestion intensive comprennent des plantations d'espèces d'arbres hybrides et à croissance rapide et d'espèces indigènes, mais peuvent également inclure d'autres techniques telles que l'éclaircie. Dans les zones de gestion raisonnée ou extensive, les pratiques d'exploitation sont souvent conçues pour imiter les processus et les modèles créés par les perturbations naturelles, permettant ainsi la récolte de bois tout en essayant de maintenir une forêt plus ou moins naturelle. Le modèle simule de la même manière l'exploitation forestière dans les zones de gestion intensive et extensive. La différence entre ces deux modes de gestion réside dans le taux de croissance de la régénération : la croissance des peuplements est deux fois plus rapide dans la zone de gestion intensive et les peuplements peuvent donc être exploités deux fois plus souvent. Cela implique que les pratiques de gestion intensive double le taux de croissance, ce qui paraît une estimation raisonnable dans cette zone, même si la gestion intensive se limite à des boisements de résineux indigènes.

- (1) répartition aléatoire des zones de gestion intensive ;
- (2) zones de gestion intensive sur les sites les plus productifs ;
- (3) zones de gestion intensive situées aussi loin que possible des zones protégées ;
- (4) zones de gestion intensive situées le plus près possible des routes existantes ;
- (5) zones de gestion intensive situées sur les sites les plus productifs et au plus près des routes existantes [combinaison de (2) et (4)] ;
- (6) zones de gestion intensive situées aussi loin que possible des zones protégées et aussi près que possible des routes existantes [combinaison de (3) et (4)] ;
- (7) zones de gestion intensive situées sur les sites les plus productifs loin des zones protégées [combinaison de (2) et (3)] ;
- (8) zones de gestion intensive situées sur les sites les plus productifs, aussi près que possible des routes existantes et aussi loin que possible des zones protégées [combinaison de (2), (3) et (4)].

Chaque scénario est simulé 20 fois pendant 100 ans. Pour chaque scénario, un indice I est créé de façon telle que les variables à maximiser sont au numérateur (distance aux zones protégées et productivité) et les variables à minimiser au dénominateur (distance aux routes). Une zone continue de forêt ayant le même type de sol, le même type de drainage, la même essence dominante et le même âge est définie comme une tache forestière dans le module de simulation. Pour chacun des scénarios, les 20% des parcelles qui ont les indices I les plus élevées sont affectées en gestion intensive (et donc le reste en gestion extensive) (Figure 112a).

Une fois les 20 cycles de simulation des 8 scénarios effectués, le processus d'optimisation consiste à calculer 14 indicateurs qui reflètent : (1) la structure et la composition de la forêt, (2) le volume de récolte, (3) la longueur de routes à construire et (4) la quantité d'habitat atteignable (indice PC , ^[971]) à l'échelle de la zone d'étude pour trois espèces de mammifères indigènes³⁶⁸ et quatre espèces d'oiseaux chanteurs³⁶⁹. Après standardisation des indicateurs, les indicateurs sont agrégés en un indice moyen A_r (\pm erreur type des 20 cycles) variant entre 0 et 1. L'indice A_r est construit de telle façon que sa maximisation signifie maximiser les bénéfices et minimiser les coûts de gestion.

Les résultats sont en faveur de l'agglomération des zones de gestion intensive (Figure 112b). Pour la plupart des espèces cibles, la connectivité est la plus élevée lorsque la gestion intensive est éloignée des zones protégées (*scénario 3*). Ce scénario donne lieu également à des volumes de récolte relativement élevés et se classe second (en terme de volume de récolte) après le *scénario 1*. Ici, éloigner les zones de gestion intensive des zones protégées pourrait donc être le meilleur moyen de maximiser les avantages des zones de gestion intensive, tout en minimisant leurs effets potentiellement négatifs sur la structure et la biodiversité forestière. Le *scénario 6* qui minimise la distance aux routes et maximise la distance aux zones protégées arrive en second pour l'indice agrégé. En revanche, le *scénario 1* (localisation aléatoire) obtient l'indice agrégé le plus faible, même s'il est bien classé pour certains indicateurs.

³⁶⁸ L'Orignal *Alces alces*, la Martre d'Amérique *Martes americana*, et le grand Polatouche *Glaucomys sabrinus*.

³⁶⁹ Le Viréo aux yeux rouges *Vireo olivaceus*, la Paruline à croupion jaune *Setophaga coronata*, le Roitelet à couronne dorée *Regulus satrapa*, et la Sittelle à poitrine rousse *Sitta canadensis*.

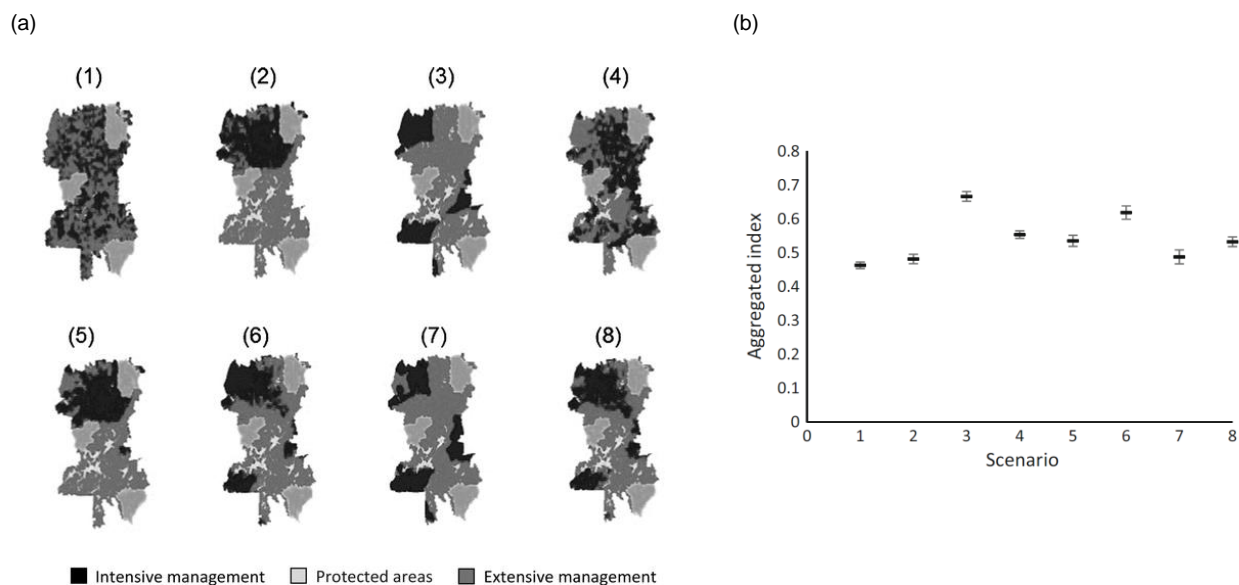


Figure 112. **(a)** Illustration des huit scénarios de répartition spatiale des parcelles en gestion intensive définis selon quatre règles différentes et leur croisement dans un paysage forestier géré de la forêt boréale mixte du Québec. Dans chaque scénario, 20% de la forêt est gérée de façon intensive, 20% est réservée aux zones protégées et 60% est gérée en sylviculture intensive. Définition des scénarios de localisation des parcelles en gestion intensive : (1) distribution aléatoire, (2) sur les sites les plus productifs, (3) les plus éloignés des zones protégées, (4) les plus proches des routes existantes, (5) sur les sites les plus productifs et les plus proches des routes existantes, (6) les plus éloignés des zones protégées et les plus proches des routes existantes, (7) sur les sites les plus productifs et les plus éloignés des zones protégées et (8) sur les sites les plus productifs, les plus proches des routes existantes et les plus éloignés des zones protégées. **(b)** Résultats des simulations : indice agrégé (moyenne \pm erreur-type pour 20 simulations par scénario) calculé pour chacun des 8 scénarios d'aménagement spatial des zones de gestion intensive en additionnant les 14 variables de réponse normalisées après 100 ans de simulation d'incendie et d'exploitation forestière. L'indice est construit de telle façon que sa maximisation signifie maximiser les bénéfices et minimiser les coûts de gestion. Tiré de Tittler *et al.* [1251].

Ces résultats ont plusieurs limites à la fois liées à la méthode d'optimisation et au contexte étudié [1251]. Tout d'abord, le résultat est dépendant du poids des indices de quantité d'habitat atteignable dans l'indice agrégé (7 indicateurs sur 14, soit 1/2) et qui porte sur des espèces qui en majorité ont tendance à préférer les zones âgées, à éviter les coupes rases et possèdent des distances de dispersion assez faibles. De plus, les résultats sont en partie dépendants de la configuration spatiale des zones protégées ou du réseau routier existant. Dans un paysage comportant davantage de petites zones protégées, maximiser la distance entre gestion intensive et zones protégées entraînerait un regroupement moindre de la gestion intensive, ce qui pourrait entraîner en cascade une augmentation de la construction de routes, et donc moins d'avantages pour ce type d'aménagement spatial. Les résultats pourraient être différents si la productivité du site avait été modélisée différemment. Dans cette étude, la productivité des sites ne joue pas un rôle très important dans la configuration spatiale des zones de gestion intensive dans ce modèle ; mais selon les écarts entre sites peu et très productifs et la distribution spatiale des niveaux de productivité, ce facteur peut avoir un poids plus ou moins élevé sur l'indice I puis sur l'indicateur agrégé A_r .

L'intérêt de ce type d'exercice de modélisation de planification spatiale multicritères réside surtout sur le classement de certains scénarios, qui n'est pas du tout celui attendu [1251]. Par exemple, localiser les zones de gestion intensive sur les sites les plus productifs ne produit pas le volume de récolte le plus élevé, de même que minimiser la distance des zones intensives au réseau routier existant n'entraîne pas un minimum de construction de routes³⁷⁰. De même, chercher à optimiser en même temps toutes les variables d'intérêt³⁷¹ ne

³⁷⁰ Cela est probablement dû au fait que le paysage est divisé en trois zones plutôt qu'en deux : une partie importante de la récolte – et donc une proportion importante des zones de coupe – se trouve dans des zones de gestion extensive plutôt qu'intensive. Le fait de situer les zones de gestion intensive aussi près que possible du réseau routier existant peut nécessiter la construction de plus de routes

produit pas le scénario le plus efficace au final, car il présente des valeurs assez moyennes pour tous les indicateurs.

Cet exercice de simulation met en évidence l'intérêt de regrouper les zones de gestion intensive et de laisser des zones tampons entre la gestion intensive et les zones protégées. Dans les zones où la propriété ou la gestion des forêts est fragmentée (c'est-à-dire où les décisions de gestion sont généralement prises à l'échelle du peuplement), ce constat souligne l'importance pour les propriétaires et les gestionnaires de forêts de se fédérer pour élaborer une planification territoriale afin de maximiser les avantages et de minimiser les inconvénients, tant économiques qu'écologiques, des choix de gestion forestière ^[1251].

En conclusion, l'intérêt majeur de l'étude de Tittler *et al.* ^[1251] réside dans une prise en compte – certes perfectible – de nombreux paramètres associés à une gestion multifonctionnelle de la forêt, et plus largement d'un paysage anthropisé (critères économiques et écologiques).

5.3.2.1.4 Rechercher l'hétérogénéité paysagère à différentes échelles spatiales

Une autre vision est qu'il n'existe pas d'échelle unique "juste" ou "suffisante" pour la conservation de la biodiversité ^[89]. Une stratégie adoptée à une échelle spatiale unique ne permet d'atteindre qu'un nombre limité d'objectifs. Plusieurs échelles de gestion sont nécessaires car il existe plusieurs échelles écologiques, non seulement pour différents processus écologiques et différentes espèces, mais aussi pour une même espèce ^[89]. En outre, les différents processus à différentes échelles spatiales sont interdépendants ^[56].

En contradiction avec l'idée de scénario de paysage optimal pour conserver la biodiversité (même si seule la biodiversité forestière est visée, *cf.* § 5.3.2.1.1), la biodiversité à l'échelle régionale ne peut pas être maximisée si un seul et même objectif d'hétérogénéité est appliqué à tous les paysages d'une région ^[68]. Viser un objectif d'hétérogénéité uniforme conduit à une homogénéité de "second ordre" causée par l'absence de très grandes taches homogènes (plus grandes qu'un seul paysage), qui peuvent être indispensables pour certaines espèces à grand domaine vital ^[251]. Il est donc important d'appliquer différents niveaux d'hétérogénéité pour garantir *in fine* une diversité des types de paysages à l'échelle régionale ^[251, 1174, 1175]. C'est ce point de vue qui sous-tend l'hypothèse **H4** (*cf.* § 4.1.8).

5.3.2.2 *Objectifs et démarche proposée*

Je propose de tester l'hypothèse **H4**³⁷² sur la base d'études empiriques et de travaux de modélisation. Plus précisément, cet objectif peut être structuré selon trois questions de recherche :

- Q1** : Comment la configuration spatiale et temporelle des taches d'habitat affecte-t-elle la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques forestières et quelle est son importance par rapport à la quantité d'habitat ?
- Q2** : Quelle est l'influence de l'hétérogénéité de composition et de configuration de la mosaïque paysagère à différentes échelles spatiales sur la diversité forestière spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques forestières ?
- Q3** : Comment la diversité γ multi-taxonomique forestière est-elle influencée par la structure et la composition du paysage et quelles sont les contributions relatives des différents types d'usage du sol et de modes de gestion à cette diversité γ ?

pour accéder aux zones de coupes en gestion extensive, et le fait de placer toutes les zones de gestion intensive dans les zones les plus productives implique que seules les zones les moins productives sont disponibles pour la gestion extensive.

³⁷¹ A savoir réserver la gestion intensive aux sites les plus productifs, aussi près que possible des routes existantes et aussi loin que possible des zones protégées (*scénario 8*).

³⁷² **H4** : offrir aux espèces une diversité des régimes de perturbations au travers de modes de gestion et de sylviculture très diversifiés, qui laissent une chance d'adaptation à toutes les espèces, sans privilégier un régime de perturbation particulier.

5.3.2.2.1 Question 1 : configuration spatiale de l'habitat vs quantité d'habitat

La question **Q1** est liée à l'hypothèse de la quantité d'habitat *HAH* de Fahrig ^[655] et au débat perte d'habitat vs fragmentation *per se* ^[738]. La plupart des études ayant testé l'hypothèse de la quantité d'habitat sur les plantes (en milieu forestier ou en milieu ouvert) contredisent cette hypothèse et concluent à un effet significatif et négatif de la fragmentation *sensu stricto* ^[731, 1655-1657] (mais voir Martín-Queller *et al.* ^[727] pour une validation de l'*HAH*).

En profitant de la disponibilité de grands dispositifs de suivi de la biodiversité floristique forestière (IGN-Ifn, CBN), dont l'intérêt est souligné par Fahrig *et al.* ^{[68]³⁷³}, et à la suite de différents travaux ^[719, 727, 730], je propose d'aborder la question **Q1** en déroulant la série de questions suivantes :

- Q1.1** : la quantité d'habitat forestier dans le paysage a-t-elle un effet plus fort sur la richesse spécifique ³⁷⁴ que la taille de la tache d'habitat ou l'isolement de la tache, selon l'*HAH* ^[655, 719] ?
- Q1.2** : la quantité d'habitat dans le paysage a-t-elle un effet aussi fort sur la richesse spécifique que les effets combinés de la surface de la tache et de son isolement, en cohérence avec l'*HAH* ^[655, 719] ?
- Q1.3** : la fragmentation de l'habitat forestier a-t-elle un effet sur la richesse spécifique en plus de la quantité d'habitat dans le paysage, et cet effet est-il positif ou négatif ^[278, 719] ?
- Q1.4** : dans quelle mesure les effets positifs de la taille de la tache, l'effet négatif de l'isolement de la tache et l'effet négatif de la fragmentation *per se* s'accroissent avec la diminution de la quantité d'habitat dans le paysage ^[719, 1657] ?
- Q1.5** : comment la notion de quantité d'habitat atteignable permet de renouveler la façon d'aborder la question **Q1** ?

En complément, je chercherai à déterminer l'échelle d'influence du paysage ^[782] et à analyser comment varie l'échelle d'influence du paysage selon les traits de vie des plantes forestières, à partir des hypothèses suivantes :

- Q1.6** : l'échelle optimale d'influence du paysage augmente avec la capacité de dispersion des plantes ^[730, 782, 801] ;
- Q1.7** : la connectivité de l'habitat forestier est plus importante que la quantité d'habitat pour les espèces à faible capacité de dispersion, alors que c'est seulement la quantité d'habitat qui a de l'importance pour les espèces à forte capacité de dispersion ^[730] ;
- Q1.8** : il n'existe pas d'échelle optimale d'influence du paysage pour toutes les espèces et cette échelle est dépendante des traits de vie ^[730] ;
- Q1.9** : les espèces spécialistes (amplitude écologique, mode de dispersion) sont plus influencées par les caractéristiques paysagères que les espèces généralistes ^[782].

Concernant les questions **Q1.1** à **Q1.4**, je ne détaillerai pas la démarche et renvoie à la méthodologie proposée par Watling *et al.* ^[719]. Pour la question **Q1.5**, je précise ma démarche ci-dessous en m'appuyant sur plusieurs travaux précédents ^[698, 704, 727, 730].

Le schéma habituel proposé pour tester l'*HAH* ^[655, 719] consiste à calculer les trois ou quatre indices suivants : la quantité totale d'habitat dans un buffer circulaire centrée autour du relevé, la taille de la tache dans laquelle se situe le relevé et un ou plusieurs indices qui mesurent le degré d'isolement de la tache (distance au plus proche voisin, nombre de taches, etc...). Je propose de revisiter l'approche classique quantité

³⁷³ Les avantages de ces grosses bases de données ont déjà été abordés précédemment, mais deux points sont à souligner plus particulièrement : (1) la puissance statistique des tests autorise la détection d'effets dont la magnitude est plus faible que lorsqu'on se base sur des échantillons de taille plus modeste ; (2) la possibilité de sélectionner des échantillons de fenêtres paysagères de façon à obtenir des gradients paysagers non corrélés (notamment pour tester les effets relatifs de la quantité d'habitat et de la distance au plus proche voisin sur la richesse spécifique, ou pour tester les effets relatifs de deux composantes de l'hétérogénéité paysagère (hétérogénéité de composition *versus* de configuration).

³⁷⁴ A noter que ces 5 questions peuvent être appliquées à l'occurrence d'une espèce, puisque l'*HAH* se décline à l'échelle de l'espèce.

d'habitat *versus* fragmentation de l'habitat en synthétisant au sein d'une seule et même métrique (l'indice *EC*) les effets de la quantité **et** de la structure spatiale de l'habitat dans le paysage, à la suite de Saura *et al.* ^[1001].

Le pouvoir explicatif de la quantité d'habitat atteignable peut être comparé aux indices paysagers classiquement utilisés : (1) si l'indice de quantité d'habitat atteignable explique mieux la richesse spécifique que la quantité d'habitat, alors l'*HAAH* est rejetée ; (2) si l'indice de quantité d'habitat atteignable n'explique pas mieux la richesse spécifique que la quantité d'habitat, alors l'*HAAH* est acceptée. La principale difficulté réside dans la façon de calculer la quantité d'habitat atteignable pour rendre comparables les deux approches.

Un premier exemple, fourni par Archaux *et al.* ^[730], porte sur la réponse des communautés de lépidoptères aux caractéristiques paysagères. Les auteurs comparent trois types d'indices paysagers : des indices de surface d'habitat (forêt, prairie, culture, milieux humides, zones urbanisées), des indices de structure du paysage (diversité en habitat, densité de routes et de chemins) et un indice de connectivité équivalente (de forêt ou de prairie) calculé sur un buffer circulaire de 2 km autour des relevés et pour trois distances de dispersion ³⁷⁵. Aucun des modèles basés sur l'indice *EC* n'est meilleur que les modèles basés sur la simple quantité d'habitat, ce qui confirme l'hypothèse *HAAH*. Cependant, l'échelle spatiale de calcul de l'*EC* ne coïncide avec l'échelle de mesure de la quantité d'habitat que pour le buffer de 2 km. Il serait plus pertinent de faire coïncider les échelles de mesure, comme dans Martín-Queller *et al.* ^[727].

Une approche plus aboutie est celle proposée par Martín-Queller *et al.* ^[727]. Les auteurs comparent plusieurs métriques qui correspondent à différentes façons d'évaluer le nombre total d'individus en interaction à l'échelle du paysage, et les relient à des hypothèses de fonctionnement écologique qui considèrent une dispersion nulle, aucune limite à la dispersion ou des niveaux d'atteignabilité du paysage intermédiaire modélisés par la théorie des graphes et l'indice *EC*.

La première métrique est simplement la quantité d'habitat, cumulée pour toutes les taches d'habitat dans un buffer paysager circulaire autour du relevé (Figure 113). En considérant la quantité d'habitat comme une approximation du nombre d'individus en interaction, on fait l'hypothèse (1) que la dispersion est illimitée dans un rayon de 2 km autour du centroïde de la zone focale et (2) que la disposition spatiale des taches d'habitat dans le buffer circulaire n'a pas d'importance.

La deuxième métrique est la surface d'habitat du réseau local, c'est-à-dire la superficie cumulée de toutes les taches d'habitat au sein d'un réseau local (tache focale et taches directement connectées, Figure 113). Cette métrique représente le nombre d'individus en interaction lorsque la dispersion est limitée à une distance donnée entre les taches ³⁷⁶ et à 2 km autour du centroïde de la tache focale. Ici, la disposition spatiale des zones d'habitat dans le paysage circulaire a son importance, mais la contribution potentielle des voisins indirects n'est pas prise en compte.

La troisième métrique est la surface connectée équivalente (*EC*, en unité de surface, cf. 4.4.1.1), qui reflète le degré d'accessibilité de l'habitat, c'est-à-dire la quantité et la connectivité, à partir de la tache focale dans le buffer paysager circulaire ^[1001]. Dans ce cas, les individus de la tache focale peuvent interagir avec les individus de toute autre zone connectée dans le paysage circulaire (même par le biais de taches relais), mais la probabilité d'interaction dépend de la taille et de la topologie de toutes les taches dans un rayon de 2 km (Figure 113).

³⁷⁵ 58, 230 et 410 m.

³⁷⁶ Les auteurs ont testé 10 distances de dispersion allant de 10 à 1000 m.

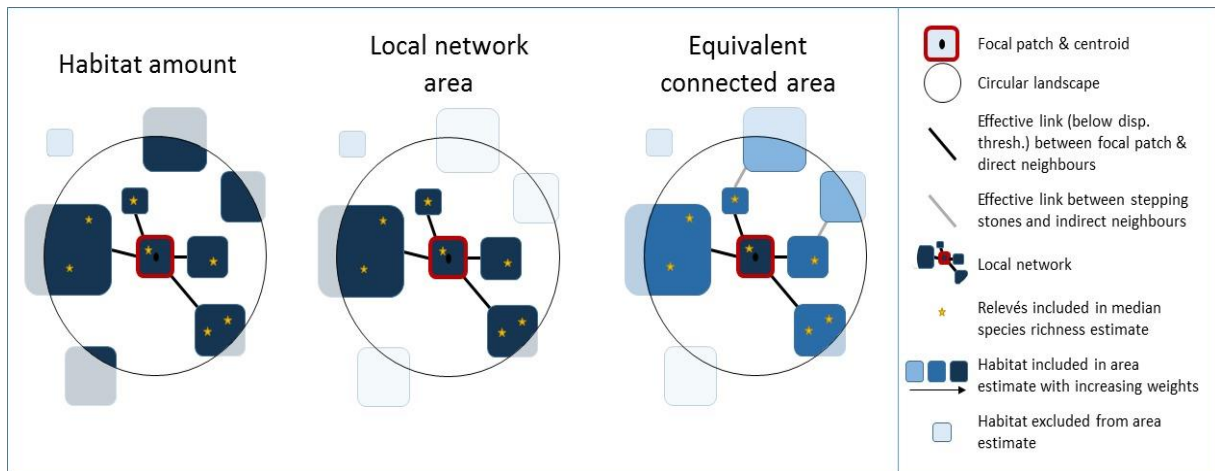


Figure 113. Définition des concepts et des métriques utilisés par Martín-Queller *et al.* [727] pour tester l'effet de la connectivité fonctionnelle de la tache cible au sein du paysage sur la richesse floristique. Les auteurs comparent une métrique de quantité d'habitat avec deux autres métriques basées sur la théorie des graphes (surface locale de l'indice de connectivité équivalente).

Les hypothèses attendues sont les suivantes : une relation positive entre la richesse spécifique et la quantité d'habitat indique que l'isolement n'a pas d'effet ; l'absence de relation entre la richesse en espèces de la tache et l'une des trois métriques indique un isolement des taches d'habitat ; une relation positive entre la richesse et la surface du réseau local ou la surface connectée équivalente (*EC*) signifie que la configuration de l'habitat a de l'importance soit à l'échelle du réseau local (seuls les voisins directs influencent la richesse locale), soit à l'échelle du paysage (les voisins directs et indirects influencent la richesse locale) [727].

Les résultats apportés par cette étude sont assez mitigés quant à l'intérêt de recourir à la quantité d'habitat atteignable (métriques 2 et 3). L'*HAAH* est confirmée pour les espèces pérennes pour lesquelles la quantité d'habitat et la quantité d'habitat atteignable ont un rôle significatif, mais les deux prédicteurs ont à peu près le même pouvoir explicatif (R^2), même si les auteurs ne comparent pas les deux modèles, comme dans Watling *et al.* [719].

Une limite de l'approche développée est le fait que l'indice *EC* tient compte des distances euclidiennes et non des distances effectives (distance de coût), c'est-à-dire que l'indice considère une matrice homogène entre les taches d'habitat, alors que sa structure et sa composition peuvent moduler la quantité d'habitat atteignable. Certes, le plan d'échantillonnage élaboré par les auteurs compare trois systèmes : une très grande zone d'habitat continue, un ensemble d'îles côtières séparées du continent depuis environ 9000 ans et un ensemble d'îlots terrestres isolés plus récemment de la très grande zone (1920-1965). La comparaison des courbes aire-espèce (*species-area relationship, SAR*) pour les trois systèmes indique que, pour les espèces pérennes, la pente de la relation du système d'îlots fragmentés est plus forte que pour le système d'habitat continu, ce qui indique un effet de l'isolement, mais moins fort que pour le système d'îles côtières, ce qui indique un degré d'isolement modéré, la présence d'une dette d'extinction dans ce système et sans doute le maintien d'une dynamique de colonisation-extinction plus soutenu en raison de la perméabilité de la matrice [727].

De plus, les auteurs n'indiquent pas à la base les corrélations entre leurs trois métriques. Or, l'apport d'une métrique par rapport à une autre dans un modèle multiple est en général faible lorsque les deux métriques sont très corrélées. Pourtant, il est probable que ces trois métriques soient très corrélées, du moins dans les petits buffers (<500 m).

Enfin, comme soulignée par les auteurs, au-delà de ne considérer la réponse que de deux groupes biologiques (plantes annuelles ou pérennes), paramétrer le calcul de l'indice *EC* ou de la surface d'habitat du réseau local avec une seule distance de dispersion pour toutes les espèces a des limites, puisqu'on ne tient pas compte de la variabilité inter-spécifique.

Une dernière approche utilise l'indice dF_k^* de proportion du flux total de dispersion potentielle au niveau du paysage (*proportion of total potential dispersal flux*), basé sur les indices issus des graphes paysagers, et défini comme suit [75, 1658, 1659] :

$$\text{Équation 16} \quad dF_k^* = \frac{\sum_{i=1, i \neq k}^{n-1} p_{ik}^*}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1, i \neq j}^n p_{ij}^*}$$

Dans les deux travaux cités [75, 1658, 1659], l'indice dF_k^* est considéré comme une mesure de la connectivité de la tache k avec le reste des taches dans le paysage. Par rapport aux deux papiers précédents, l'indice dF_k^* tient compte de la structure complète des taches d'habitat (ici les taches forestières) dans la zone d'étude, et pas seulement dans un rayon paysager donné autour du point d'échantillonnage. La connectivité peut être calculée pour les distances de dispersion connues des oiseaux [75] ou pour une gamme de distance de dispersion allant de 100 à 1500 m pour les plantes zoochores [1658]. De plus, la distance entre taches forestières est calculée de deux façons : distance euclidienne ou distance de moindre coût, en tenant compte de la résistance de la matrice paysagère [75]. Les résultats montrent une meilleure performance des modèles lorsque l'évaluation de la connectivité utilise des distances de moindre coût. Néanmoins, il aurait été intéressant de comparer l'indice dF_k^* à d'autres indices de connectivité plus simples tel que l'indice de connectivité de Hanski [292] (cf. Équation 1), pour évaluer l'intérêt de considérer l'ensemble des taches du graphe plutôt que les taches à proximité. De plus, dans l'analyse proposée [75, 1658], deux paramètres (taille et connectivité de la tache) sont pris en compte dans les modèles prédictifs de réponse des espèces et des communautés. Par conséquent, contrairement à Martin-Queller *et al.* [727] et Archaux *et al.* [730], l'HAH n'est pas testée, c'est-à-dire que les auteurs ne regardent pas si la connectivité *per se* joue un rôle en plus de la seule quantité d'habitat à l'échelle du paysage.

5.3.2.2.2 Question 2 : l'hétérogénéité paysagère

La question **Q2** aborde l'influence du paysage par le lien supposé positif entre hétérogénéité paysagère et diversité, et repose sur l'hypothèse *IHH* de Fahrig *et al.* [68].

Tout d'abord, en considérant la mosaïque intra-forestière et extra-forestière, je propose de tester la relation entre hétérogénéité paysagère et richesse spécifique à différentes échelles spatiales et dans d'autres contextes que ceux analysés dans Redon *et al.* [776], en passant de l'échelle locale (richesse α) à l'échelle du paysage (richesse γ), comme proposée par Duflot *et al.* [769]. En s'appuyant sur les travaux précédents, je fais l'hypothèse que la relation entre diversité et hétérogénéité peut varier selon l'échelle spatiale [1660].

Ensuite, selon une démarche plus analytique, je testerai aussi l'influence respective de l'hétérogénéité de composition et de l'hétérogénéité de configuration de la mosaïque forestière sur la richesse et la composition floristique, à la suite d'Avon [1249] ;

Après ce travail sur les communautés floristiques, une perspective serait de poser ces deux questions **Q1** et **Q2** avec une approche pluri-taxonomique.

Enfin, je chercherai à confronter les deux questions **Q1** et **Q2** pour identifier si la diversité répond mieux à la quantité d'habitat, à la quantité d'habitat atteignable ou à l'hétérogénéité paysagère.

5.3.2.2.3 Question 3 : paysage et diversité γ

La question **Q3** repose principalement sur les travaux d'Ammer *et al.* [349] et Schall *et al.* [351, 1132].

La démarche proposée par Schall *et al.* [1132] constitue une avancée notable pour changer d'échelle d'analyse, passer à l'échelle paysagère et s'intéresser à la diversité γ . Mais dans leur approche, les auteurs considèrent le paysage comme la simple juxtaposition d'unités de gestion différentes et de taille constante et

négligent les processus d'interactions entre habitats et entre populations d'espèces à l'échelle du paysage³⁷⁷. Or, l'hétérogénéité de composition et de configuration des habitats à l'échelle du paysage peut jouer un rôle, non seulement sur la diversité α ^[776], mais aussi sur la diversité β et donc sur *in fine* sur la diversité γ ^[68, 769].

Je propose d'aborder la question **Q3** en me focalisant sur des paysages majoritairement forestiers et en cherchant des paysages composés soit de différents modes de traitement (futaie régulière, futaie irrégulière, réserves), à l'instar de l'étude proposée par Schall *et al.* ^[1132], soit en explorant un gradient de composition en essences (par exemple, des peuplements purs composés de deux essences différentes et des peuplements mixtes composés des deux essences en mélange). Il serait intéressant d'inclure aussi un gradient de taille de l'unité de gestion (parcelle) de façon à analyser l'effet de la taille des habitats sur la diversité γ , en lien avec la question **Q2** sur l'hétérogénéité paysagère.

La stratégie d'échantillonnage pour estimer la diversité γ peut suivre au moins deux approches : (1) calculer la diversité gamma dans des fenêtres paysagères qui couvrent les deux gradients d'hétérogénéité (composition et configuration des taches), à partir de plusieurs relevés répartis dans différents habitats et dans chacune des fenêtres paysagères, comme proposée dans Duflot *et al.* ^[769]; (2) estimer la diversité gamma en reconstituant par modélisation des paysages théoriques sans disposer de données empiriques pour chaque type de paysage, comme développée dans Schall *et al.* ^[1132]. La première approche est plus rigoureuse mais se heurte aux difficultés d'échantillonnage en écologie du paysage (*cf.* § 3.4.4).

Pour aller plus loin que Schall *et al.* ^[1132], je propose également de simuler des paysages virtuels, comme dans Tittler *et al.* ^[1251] en faisant varier non seulement la proportion de différents types de peuplement dans le paysage, mais aussi leur configuration spatiale des types de peuplement. A partir de ces simulations de paysage, Tittler *et al.* ^[1251] concluent que des milieux antagonistes (zones intensives et réserves) doivent être les plus éloignées possible les unes des autres. A cet égard, il serait intéressant de montrer par simulation quel rôle la configuration spatiale de différents types de gestion forestière joue sur, non pas sur la diversité γ , mais sur la quantité d'habitat atteignable pour un ensemble d'espèces cibles.

5.3.2.3 Perspectives

Pour aborder la question **Q1**, j'ai proposé d'utiliser les métriques de quantité d'habitat atteignable basées sur les graphes paysagers. Mais il est possible de pousser plus loin la réflexion à partir du travail très innovant réalisé récemment dans la thèse de P. Savary, dont l'objectif était l'utilisation conjointe des graphes génétiques et paysagers pour (1) évaluer la validité écologique des graphes paysagers et (2) améliorer la compréhension de la relation entre connectivité et structure génétique ^[1661]. L'auteur a proposé de modéliser la structure génétique d'une métapopulation par un graphe génétique dont les nœuds correspondent à la richesse ou la diversité allélique et dont les liens sont pondérés par le degré de différenciation génétique entre populations.

Comme la structure des communautés d'espèces et la structure génétique des populations sont soumises à l'influence de processus écologiques comparables, un parallèle peut être fait entre la génétique du paysage et l'écologie des communautés : les flux génétiques entre populations peuvent être comparés au processus de colonisation des espèces au niveau de la communauté, la dérive génétique correspond à l'extinction, la mutation génétique à la spéciation, et la sélection naturelle peut être assimilée aux filtres environnementaux et aux interactions inter-spécifiques favorisant ou excluant les espèces au niveau des communautés ^[1661]. Par conséquent, espèces et allèles peuvent être considérés comme des entités différentes identifiées pour décrire et comprendre la façon dont les patrons de biodiversité sont soumis à des processus analogues, mais à des niveaux différents d'organisation du vivant.

³⁷⁷ Les auteurs le reconnaissent d'ailleurs eux-mêmes, mais indiquent que dans leur cas, la configuration spatiale des différentes taches aurait finalement peu d'importance car comme tous les peuplements sont des hêtraies, il existe peu de peuplements qui ne soient pas un habitat favorable pour la plupart des espèces observées.

Une transposition du graphe génétique au niveau de la communauté consisterait donc à concevoir un graphe dont les nœuds sont caractérisés par la diversité α (richesse ou diversité spécifique) et les liens sont pondérés par des indices de diversité β (indice de dissimilarité entre communautés). Des graphes de ce type ont été proposés dans le cadre de simulations [989, 992], mais il serait intéressant de l'appliquer à des données empiriques. Le cadre conceptuel d'analyse conjointe des graphes génétiques et paysagers proposé récemment [1661, 1662] suggère que le graphe de communauté pourrait être mis en relation avec un graphe paysager pour comprendre comment la connectivité des habitats influence la structure des communautés, en déterminant les taux de colonisation et d'extinction des espèces. Comme présenté ci-dessus (cf. § 5.3.2.2.1), des métriques issues de graphes paysagers ont été mises en relation avec des indices de diversité α [727, 1658, 1663, 1664] et de diversité β [704, 818, 1665], mais la structure des communautés n'est pas décrite sous la forme d'un graphe. La construction de graphes de communauté et le travail sur leur structure (par ex. au moyen de méthodes d'élagage, cf. Savary et al. [1662]), puis leur mise en relation avec les graphes paysagers pourraient apporter une contribution intéressante et originale à la théorie des métacommunautés, notamment pour mieux intégrer les processus de dispersion [1666]. Ces travaux pourraient être développés avec l'UMR Thema.

Concernant la question **Q3**, une piste de recherche intéressante consisterait à inclure les services écosystémiques dans la problématique, par exemple en cherchant à minimiser les impacts sur la biodiversité tout en maximisant la production de bois. Cependant, la chaîne de traitement proposée par Tittler *et al.* [1251] est déjà assez élaborée, alors que les auteurs ne considèrent que deux modes de gestion dont les proportions sont fixes ; accroître le nombre de paramètres dans les simulations (passer d'un à plusieurs types de peuplement à répartir dans l'espace tout en faisant varier leur proportion) va conduire à des règles de décision et des simulations de plus en plus nombreuses et complexes, le tout pouvant devenir assez vite impossible à réaliser. Ces travaux pourraient être développés avec les collègues du LESSEM à partir du module *SIMMEM* (*Simulateur Multi-Module pour l'Echelle Massif*) implémenté dans la plateforme *CAPSIS*, comme dans le projet *PROTEST* sur le PNR des Bauges (<https://protest.inrae.fr/projet/>)³⁷⁸, mais en intégrant des indicateurs de biodiversité, en plus des modules d'évaluation des services écosystémiques.

³⁷⁸ *Protest* (PROspective TErritoriale SpaTialisée) est un projet de recherche appliquée financé par l'ADEME (2018-2020). Il vise à construire une méthodologie d'analyse territoriale de la biomasse forestière en s'appuyant sur les avancées méthodologiques et scientifiques récentes dans les domaines de la cartographie forestière par télédétection *Lidar*, de la modélisation technico-économique sous système d'information géographique, de la simulation d'évolution forestière et de la prospective territoriale.

5.4 Conservation et restauration de la connectivité

5.4.1 Différencier les variations temporelles de surface forestière et de surface forestière connectée

5.4.1.1 Contexte

De nombreux travaux s'intéressent aux changements d'usage et de couverture des sols (*LULCC*) qui ont eu lieu par le passé (cf. § 4.2.1) ou cherchent à modéliser ceux qui se produiront à l'avenir en fonction de différents scénarios d'évolution des forçages et pressions d'origine anthropique. Ces évolutions/prévisions sont décrites *via* des indices de composition et de structure paysagère comme la quantité totale des différents habitats, leur degré de fragmentation (nombre de taches, taille des taches, distance moyenne entre taches) ou l'hétérogénéité ; ils mettent souvent l'accent sur la perte et/ou la fragmentation des milieux naturels ou, à l'inverse, sur un gain et/ou une défragmentation de ces milieux (cf. § 4.2.1). Un autre ensemble de travaux cherche à comprendre les conséquences de ces changements sur la biodiversité (cf. § 3.1.4). Pour relier ces deux approches, l'analyse des variations de quantité d'habitat atteignable constitue une approche intéressante puisque les indices associés (*PC*, *EC*) intègrent la connectivité existante au sein des taches, les flux de dispersion entre taches dans le paysage et la contribution des taches et des liens comme taches relais ou éléments de connexion pour maintenir la connectivité entre d'autres taches ^[970, 1001] (cf. § 3.5.3.4).

Comme souligné précédemment (cf. § 3.3.3), la surface forestière est globalement en expansion en France depuis la première moitié du 19^{ème} siècle, en raison de l'abandon des terres agricoles et pastorales ^[458, 570, 1322, 1667]. Néanmoins, cette évolution est hétérogène selon les départements et certains ont vu leur taux de boisement augmenter mais d'autres diminuer ^[1667]. Une analyse sommaire les patrons spatiaux de la reforestation (cf. § 4.3.5.3.1) montre que les forêts récentes des régions étudiées³⁷⁹ sont majoritairement agrégées à des forêts anciennes, ce qui indique un processus de défragmentation ^[601]. Cette configuration spatiale de la reforestation est une situation *a priori* favorable à la recolonisation des cortèges d'espèces depuis les forêts anciennes vers les forêts récentes. Mais il est possible d'appréhender ces évolutions de façon plus fonctionnelle par le biais de la quantité d'habitat atteignable, afin d'analyser comment ces évolutions sont modulées par la distance de dispersion effective des espèces. Plus précisément, les gains ou pertes de surface forestière peuvent être comparés directement aux gains ou pertes en termes de connectivité du réseau d'habitat forestier en utilisant l'indice de connectivité équivalente *EC*, car il a l'avantage d'être exprimé en unité de surface ^[1001] (cf. § 4.4.1).

Tout d'abord, les variations de connectivité forestière (*dEC*) peuvent être modérées ou amplifiées par rapport aux variations de surface forestière (*dA*) selon la localisation spatiale des taches forestières perdues ou gagnées dans le paysage. En cas d'une hausse de la surface forestière, trois situations peuvent être observées ^[1001] (Figure 114) :

- Cas 1 : les nouvelles taches sont isolées des autres taches, de sorte que les probabilités de connexion entre ces taches et les anciennes taches sont nulles ou très faibles ($dEC < dA$) ;
- Cas 2 : de nouvelles taches sont connectées à des taches existantes et forment un corridor discontinu (ou continu) ou des taches relais entre elles ($dEC > dA$) ;
- Cas 3 : les nouvelles taches sont agrégées aux taches existantes : l'ensemble de l'habitat est entièrement connecté aux taches existantes après le changement spatial, ce qui correspond à un gain de surface et de connectivité similaire ($dEC = dA$).

³⁷⁹ L'Ile-de-France et une partie de la région Centre.

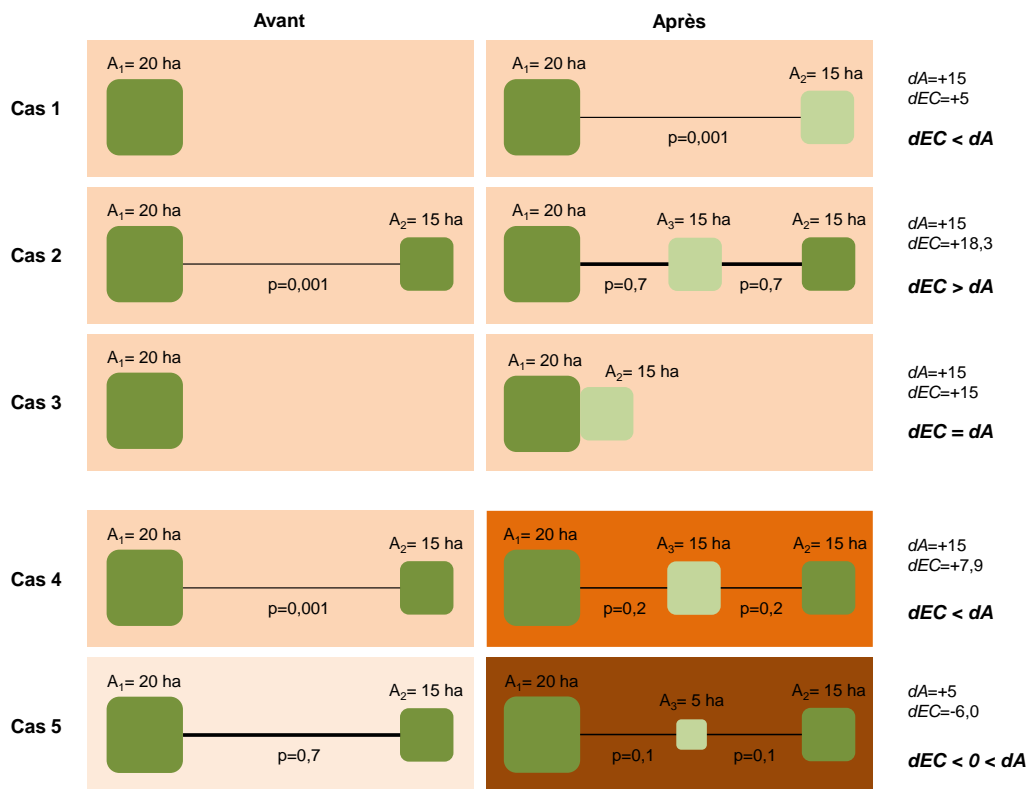


Figure 114. Cinq cas illustrant les écarts entre augmentation de la surface d'habitat (dA) et variation correspondante de la quantité d'habitat atteignable à l'échelle du paysage, telles que mesurées par dEC . Les panneaux de gauche indiquent la situation avant et les panneaux de droite la situation après changement du paysage (taches et matrice). Les taches d'habitat initiales sont représentées en vert foncé, la nouvelle tache d'habitat est représentée en vert clair, et les liens entre taches sont indiqués par un trait noir avec la probabilité de connexion associée. L'intensité de la couleur de fond indique la résistance de la matrice au déplacement des espèces : une couleur claire indique une faible résistance et une couleur intense une résistance élevée. Dans les trois premiers cas, la résistance de la matrice ne change pas, tandis que dans les cas 4 et 5, la résistance augmente. Complété à partir de Saura *et al.* [1001].

Ensuite, indépendamment des variations de configuration des taches forestières, la quantité d'habitat atteignable peut être modifiée par des changements de perméabilité de la matrice paysagère. En général, cette matrice devient plus contraignante pour le déplacement des espèces forestières, en raison de l'augmentation généralisée des pressions anthropiques : urbanisation, développement des infrastructures linéaires de transport, augmentation du trafic routier et ferroviaire, intensification des pratiques agricoles [1001]. Deux cas sont possibles, qui sont des variantes du cas 2 (Figure 114) :

Cas 4 : l'ajout d'une nouvelle tache entre les deux taches existantes améliore la surface d'habitat, mais cette amélioration est compensée par l'augmentation de la résistance de la matrice, ce qui fait que l'augmentation de la quantité d'habitat atteignable reste inférieure à celle de la surface ($dEC < dA$) ;

Cas 5 : en partant d'une situation où la matrice était au départ plus favorable que dans le Cas 4, l'ajout d'une nouvelle tache entre les deux taches existantes améliore la surface d'habitat, mais cette amélioration est compensée par la très forte augmentation de la résistance de la matrice, ce qui fait que la quantité d'habitat atteignable diminue ($dEC < 0 < dA$).

Évalués sous l'angle de la connectivité, les effets positifs de l'augmentation de la surface forestière peuvent donc être modulés voire annulés à la fois par la configuration spatiale des nouvelles taches relativement aux taches existantes et par les modifications de la perméabilité de la matrice (allant la plupart du temps vers une baisse de perméabilité). En cas de baisse de la surface forestière et de modification de la matrice paysagère, la variation de quantité d'habitat atteignable peut là aussi différer plus ou moins fortement des changements de surface d'habitat.

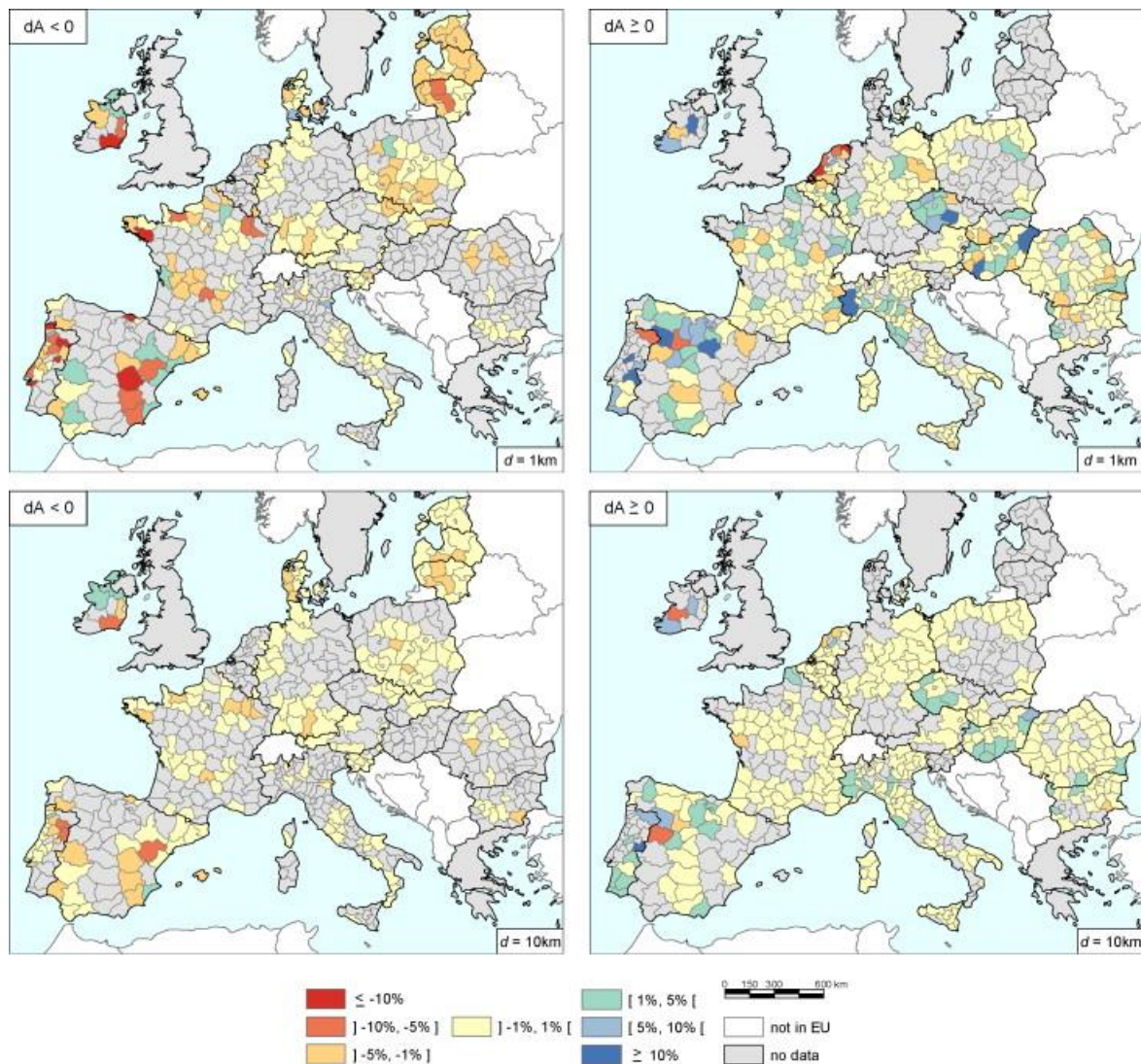


Figure 115. Différence entre dEC ($=dECA$) et dA dans chacune des régions d'Europe. Cette différence indique dans quelle mesure les modifications de la configuration spatiale des taches forestières ont eu un impact plus ou moins important sur la connectivité que celui attendu à partir des seules variations de la superficie. Les résultats sont affichés séparément pour les régions avec un gain net de superficie forestière ($dA \geq 0$, à droite) et avec une perte nette de superficie forestière ($dA < 0$, à gauche). Les résultats sont présentés pour des distances de dispersion médiane (d) de 1 (en haut) et 10 km (en bas). Tiré de Saura *et al.* [1001].

En appliquant cette méthode et en utilisant les géodonnées CLC, Saura *et al.* [1001] observent que le niveau de connectivité forestière est resté assez stable en Europe entre 1990 et 2000, avec une légère hausse globale, mais que certaines régions concentrent de fortes variations (positives ou négatives), notamment dans les régions à faible couvert boisé³⁸⁰. Dans la moitié des régions environ, les gains de surface forestière ont entraîné des augmentations plus importantes de la connectivité ($dEC > dA$, Figure 115). Cela suggère que l'emplacement de ces nouvelles forêts leur permet de fonctionner comme des relais et des éléments de connexion qui ont des effets bénéfiques dans un contexte paysager plus large. De fait, ces nouvelles taches jouent un rôle plus important pour la quantité d'habitat disponible que celui que l'on pourrait attendre de la seule surface qu'elles fournissent. Cependant, le contraire est observé dans les autres cas, ce qui indique que les processus dominants étaient soit de nouvelles forêts situées à côté de taches forestières déjà existantes qui

³⁸⁰ Les auteurs notent une corrélation faible mais significative entre le taux de couvert forestier des provinces et le taux de variation absolu de l'indice dEC .

étaient donc agrandies, soit de nouvelles taches forestières plus ou moins isolées des autres massifs dans le paysage.

L'analyse détecte aussi des cas de baisse de $dEC < -1\%$ alors que $dA > 0$ pour 10 régions pour une distance de dispersion des espèces $d=1$ km et pour deux régions pour $d=10$ km (Figure 115). Derrière les changements nets de surface forestière, peuvent se cacher des pertes et des gains d'habitats simultanés et des modifications favorables ou défavorables de la matrice paysagère. Enfin, l'analyse montre que les variations de quantité d'habitat atteignable sont plus fortes lorsque les deux sources de changements paysagers (configuration spatiale des nouvelles taches et perméabilité de la matrice) sont prises en compte que lorsque seule la configuration spatiale des taches est intégrée³⁸¹. En fonction de l'importance relative de ces deux sources dans un contexte donné, l'indice dEC peut donc plus ou moins s'écarter de dA [1001].

Ces travaux illustrent bien l'intérêt de considérer les variations de quantité d'habitat atteignable, mais ont surtout une valeur de démonstration et de référence, car ils ont plusieurs limites.

Tout d'abord, le laps de temps de 10 ans est une durée courte, pendant laquelle les changements d'usage du sol sont forcément assez limités. Une analyse sur une période plus longue reflétant des modifications plus prononcées des usages du sol peut documenter des tendances plus prononcées. Néanmoins, l'indice EC reste intéressant à proposer comme un nouvel indicateur de fragmentation forestière (cf. perspectives au § 5.4.1.4).

Ensuite, les données d'usage du sol utilisées sont les données CLC dont la MMU³⁸² est de 25 ha. La définition de cette couche ne permet pas de saisir les petits éléments tels que les arbres épars, les haies ou les petits bois qui peuvent assurer les flux écologiques des espèces forestières dans les paysages dominés par des milieux agricoles ou artificialisés [1668] (cf. § 5.4.5). Les cartes d'occupation du sol comme que la BD CARTO® et la BD CARTO® Etat-majour de l'IGN-Ifn peuvent fournir des fonds plus précis pour la France.

Enfin, la limite la plus importante de l'étude de Saura *et al.* [1001] réside dans la façon dont les connexions entre taches ont été modélisées. Un premier calcul de l'indice EC est basée sur une distance euclidienne de lisière à lisière et considère une matrice homogène ; le second calcul intègre en plus la résistance de la matrice dans l'estimation des probabilités de connexion entre taches (les valeurs de p_{ij}), mais pour des raisons liées au nombre de taches à analyser et au temps de calcul demandé, la distance entre taches n'a pas été identifiée pour chaque lien entre taches. Cette simplification est compréhensible étant donné l'objectif visé, mais il serait souhaitable de modéliser plus finement les liens entre les taches par les chemins de moindre coût ou les corridors de moindre coût [1427] (cf. § 4.4.2).

5.4.1.2 Objectifs et démarche

Poursuivant les travaux d'analyse des changements à long terme d'usage des sols [1123] et dans la lignée de travaux précédents [1001, 1669-1671], je propose d'aller plus loin que la simple évolution de la surface boisée en s'intéressant aux changements temporels à moyen et long terme de la connectivité fonctionnelle de la trame forestière [1498].

L'objectif général est de quantifier dans un contexte paysager de déboisement ou de reboisement depuis le 19^{ème} siècle les différences entre évolution de la forêt en surface (dA) et évolution de la quantité d'habitat forestier atteignable selon l'indice de connectivité équivalente EC (dEC). En effet, dans la mesure où les variations de A s'accompagnent d'une augmentation de la résistance de la matrice au déplacement des espèces forestières, je fais l'hypothèse générale que $dEC < dA$ en raison de l'augmentation des coûts de déplacements qui réduisent la probabilité de dispersion entre taches.

³⁸¹ $dEC = +0,43\%$ contre $+0,02\%$ pour une distance de dispersion $d=1$ km, et $dEC = +0,31\%$ contre $+0,24\%$ pour $d=25$ km.

³⁸² L'unité minimale de cartographie.

De plus, pour décortiquer les variations de quantité d'habitat atteignable, il est possible d'utiliser l'indice PC_{num} et ses trois composantes : PC_{intra} , PC_{direct} et PC_{step} ^[1005] (cf. § 3.5.3.6). Les hypothèses sur l'évolution des différents indices sont les suivantes :

- (1) la part PC_{intra} varie proportionnellement à la surface forestière ;
- (2) la part PC_{direct} diminue de façon variable, selon la configuration spatiale des changements d'usage du sol ; pour tenir compte de l'augmentation des pressions anthropiques, on fait l'hypothèse que les valeurs de résistance sont plus élevées pour les usages actuels que pour les usages passés, au moins en ce qui concerne les milieux agricoles et les zones urbanisées ;
- (3) la part PC_{step} diminue de façon variable pour les mêmes raisons ; de plus, pour les espèces à capacité de dispersion moyenne, la part PC_{step} diminue plus que la part PC_{direct} en raison de l'impact des changements de la matrice qui vont contraindre davantage la dispersion à longue distance ;
- (4) comme la part $PC_{direct} + PC_{step}$ diminue mais que la part PC_{intra} varie selon dA , ceci conduit à des valeurs de dEC imprévisibles. L'écart observé entre dA et dEC dépend de la capacité de dispersion des espèces forestières, du taux de boisement et du degré de fragmentation initial, de l'ampleur et de la configuration spatiale de cette reforestation, et de la nature et de l'intensité des changements dans la matrice paysagère ^[1001].

Avec l'appui du bureau de recherche *SemperEco* (Catherine Avon), nous avons commencé à appliquer cette analyse à l'ancienne région Nord Pas-de-Calais³⁸³. Cette région est une région peu boisée au début du 19^{ème} siècle. La carte d'État-major (CEM) a été réalisée sur ces deux départements entre 1824 et 1836 (date moyenne retenue : 1830). La BD Carto® actuelle date de 2016. La forêt couvrait 109865 ha selon la carte d'État-major et couvre aujourd'hui 92562 ha, soit une baisse de 15,7% de la surface boisée.

Une première analyse a analysé les changements de la connectivité des taches forestières entre 1830 et aujourd'hui. Nous avons considéré comme tache d'habitat les forêts situées à plus de 100 m de distance de tous les habitats à fort niveau d'anthropisation (coût >1000) et choisi de ne garder que les taches forestières de plus de 100 ha (possibilité d'héberger une population viable pour les mammifères forestiers de petite taille ou de taille moyenne). Cela a conduit à conserver 152 taches sur la CEM et 134 taches sur la carte actuelle, pour une superficie totale de 71595 ha en 1830 contre seulement 48582 ha aujourd'hui, soit une baisse de surface d'habitat de 32%.

Une seconde analyse s'est focalisée sur les changements de connectivité des taches de forêts anciennes, c'est-à-dire des zones forestières présentes aux deux dates. L'objectif de cette seconde analyse est de quantifier l'impact des changements de la matrice sur la connectivité forestière en conservant une surface forestière constante dans le temps. Les parties de forêts présentes sur la CEM et déboisées aujourd'hui basculent dans la matrice sur la CEM et les parties de forêts existant aujourd'hui mais pas sur la CEM basculent dans la matrice sur la carte actuelle. Nous avons gardé dans cette analyse toutes les taches issues de l'intersection des deux cartes de l'analyse précédente ($n=138$), y compris celles dont la surface est inférieure à 100 ha. Telle que définie, la forêt ancienne couvre 42313 ha (soit 59% de la surface forestière analysée en 1860 et 87% de la surface forestière analysée en 2016).

Pour les deux analyses, nous avons considéré que la résistance était moins élevée en 1830 car l'anthropisation des milieux était moindre : population moins élevée, pas de pesticides (plus d'insectes, de proies, couvert végétal plus important), jachères, pas de véhicules ou d'engins bruyants, mais sans doute davantage d'animaux de pâtures/domestiques dans le paysage et plus de paysans qui les accompagnent ou présents dans les champs. Pour tester la sensibilité du modèle, nous avons comparé trois scénarios de

³⁸³ Départements du Nord et du Pas-de-Calais.

changement de résistance au déplacement entre la CEM et aujourd'hui³⁸⁴ en partant de la gamme de coût utilisée pour une espèce forestière généraliste telle que l'écureuil roux ^[1427] :

- (1) un scénario "moyen" où le coût passé est inférieur de 25% au coût actuel pour tous les milieux³⁸⁵ ;
- (2) un scénario "fort" où le coût passé est inférieur de 50% au coût actuel pour tous les milieux ;
- (3) un scénario "faible" où le coût passé est équivalent au coût actuel pour les zones de cultures et où le coût passé est inférieur de 25% au coût actuel pour les autres usages agricoles³⁸⁶.

Enfin, les routes et voies ferrées ont fait l'objet d'un codage spécifique qui varie selon les scénarios³⁸⁷.

Une première étape a consisté à préparer les cartes d'occupation du sol aux deux dates, à faire correspondre du mieux possible les types d'usage du sol sur les deux cartes, puis à coder la résistance au déplacement des espèces sur chaque carte.

Pour modéliser la connectivité au sein du réseau de taches forestières, nous avons considéré une gamme de distance de dispersion allant de 200 m à 25 km (200, 700, 1000, 4000, 6000 m, puis 10, 15, 20 et 25 km), ce qui permet d'évaluer comment la connectivité varie selon la distance de dispersion. Les liens entre les taches d'habitat ont été modélisés par les corridors de moindre coût en appliquant un corridor de moindre coût de 700 m de large³⁸⁸ (converti en résistance) autour du chemin de moindre coût, en utilisant *ArcGis* et l'outil *Linkage Mapper* ^[949] et en suivant la même approche que celle proposée dans Avon et Bergès ^[1427]. L'analyse de connectivité a été réalisée au moyen de *Conefor version 2.6* ^[948].

5.4.1.3 Premiers résultats

5.4.1.3.1 Changements de connectivité des taches forestières

En 1830, la surface forestière connectée représente entre 18,5% et 24,2% de la surface forestière disponible selon les scénarios et les distances de dispersion. En 2016, la surface forestière connectée représente entre 16,5 et 23,8% de la surface forestière disponible. La variation de la quantité de forêt atteignable selon l'indice *dEC* est donc globalement peu différente de celle de *dA*. La baisse est d'autant plus importante que le scénario de changement est fort : de -33% à -42% contre -31% à -39% pour le scénario de changement moyen, et -30 à -37% pour le scénario de changement faible (Figure 116a). En valeur absolue, les écarts entre *dEC* et *dA* varient entre -10% et +2,1%. La baisse de connectivité équivalente est toujours supérieure à celle de la surface forestière, à l'exception de trois distances intermédiaires (4, 6 et 10 km) et pour les scénarios de changement faible et moyen uniquement (Figure 116a).

³⁸⁴ Quel que soit le scénario, les milieux équivalents (bâti notamment) gardent le même coût.

³⁸⁵ Cela a abouti par exemple à mettre les cultures et les prairies à 600 au lieu de 800, et les zones végétalisées avec arbres et ressources (bocagers, vignes, vergers) à 240 au lieu de 300.

³⁸⁶ Les habitats prairiaux, bocagers et arbustifs ont été codés avec un coût équivalent, avec l'hypothèse qu'il y a plus d'intrants aujourd'hui qu'hier et moins d'insectes, mais plus d'animaux pâturant hier, et que la vigne était souvent mélangée avec la fauche.

³⁸⁷ Toutes les routes et voies ferrées ont été codées à 600 pour le scénario 1, à 400 pour le scénario 2 et à 800 pour le scénario 3. Pour l'actuel, les types de routes et voies ferrées ont été distingués : les routes de type 4 ont été codées à 800, les routes de type 3 à 900, les routes de type 2 et les voies ferrées à 1000, les routes de type 1 (autoroutes et routes à 4 voies) et les lignes LGV à 10000.

³⁸⁸ Ou de 300 m de large dans le cas de l'analyse sur les forêts anciennes.

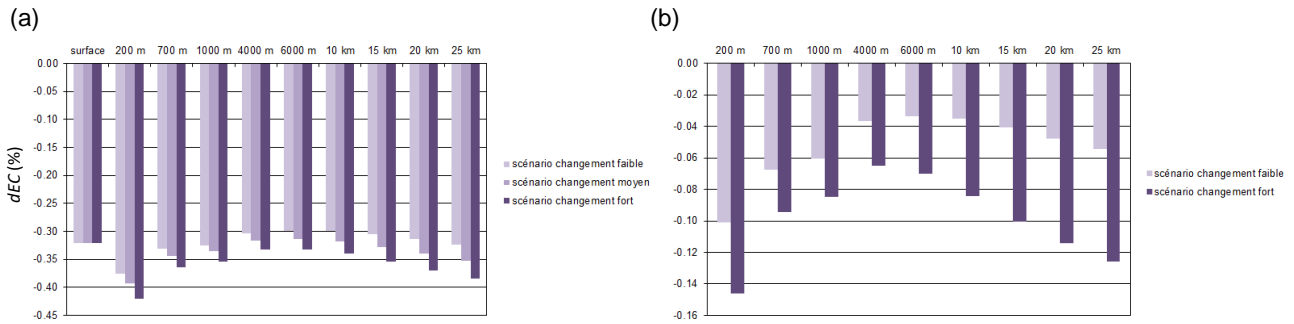


Figure 116. (a) Variation relative (en %) de la quantité d'habitat atteignable de forêts (a) ou de forêts anciennes (b) selon l'indice dEC entre 1830 et 2016 en fonction de la distance de dispersion des espèces (de 200 m à 25 km) et de trois scénarios de changement de la résistance de la matrice paysagère, à l'échelle de l'ancienne région Nord Pas-de-Calais. Les variations de dEC sont comparées à la variation de la surface forestière ($dA=-32\%$), définie selon les critères choisis pour notre analyse (tache forestière de plus de 100 ha et située à plus de 100 m d'une lisière). La forêt ancienne correspond aux zones forestières présentes au deux dates et issues de l'analyse précédente dans le but d'avoir $dA=0$. Le scénario moyen n'a pas été testé dans l'analyse sur les forêts anciennes.

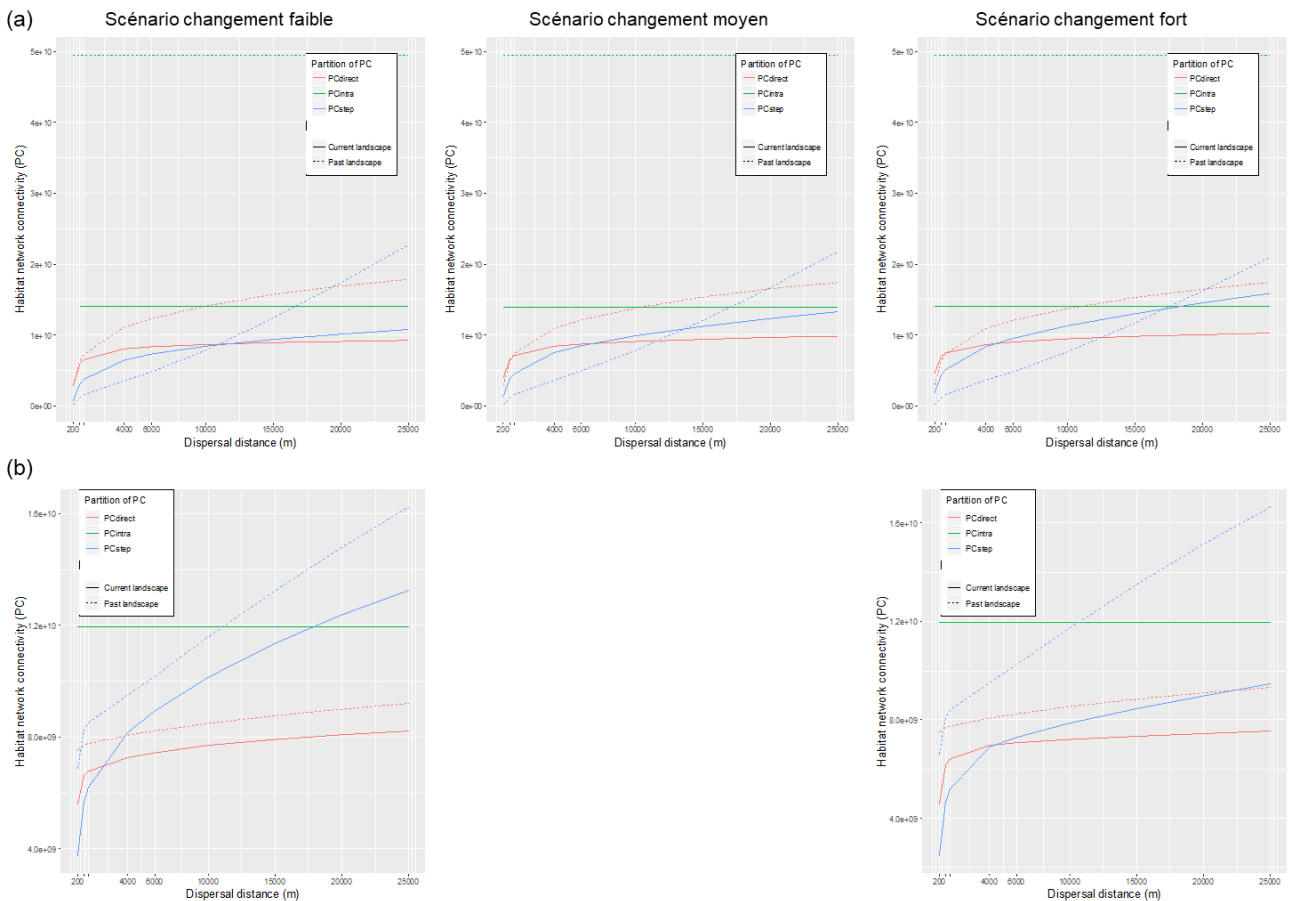


Figure 117. Variations de la quantité d'habitat atteignable de forêts (a) ou de forêts anciennes (b) selon les trois composantes de l'indice PC_{num} (PC_{intra} , PC_{direct} et PC_{step}) en fonction de la distance de dispersion des espèces forestières (de 200 m à 25 km) et selon les trois scénarios de changement de la résistance de la matrice paysagère. Le scénario moyen n'a pas été testé pour les forêts anciennes.

La décomposition de l'indice PC_{num} permet de détailler les changements opérés dans le réseau de taches forestières entre les deux dates (Figure 117a) : la part de connectivité intra-tache PC_{intra} a diminué fortement en lien avec la baisse de la surface forestière mais beaucoup plus fortement (-71%) que la surface forestière, en raison du lien entre PC_{num} et EC ($EC = \sqrt{PC_{num}}$). La part PC_{direct} a diminué elle aussi entre 1830 et 2016 (et d'autant plus que la distance de dispersion augmente), ce qui indique qu'il y a moins de liens directs entre

taches dans le paysage actuel, car la matrice est globalement plus résistante. En revanche, la part de connectivité liée aux liens indirects entre taches (PC_{step}) est supérieure en 2016 par rapport à 1830 pour les faibles distances de dispersion, mais inférieure pour les longues distances. Le croisement entre les deux courbes PC_{step} passé et actuel s'opère pour des distances de dispersion d'autant plus élevées que le scénario de changement est plus marqué. Cela traduit que la contribution des taches relais pour assurer les liaisons entre taches est plus importante en 2016 qu'en 1830, en raison de l'augmentation de la résistance du paysage.

En 2016, les taches et liens relais ont une importance plus grande que les liens directs entre 5000 m et 11 km selon les scénarios (comparer les courbes PC_{step} et PC_{direct} en 2016 pour les trois scénarios) parce que le paysage est résistant, ce qui traduit le fait qu'il est très difficile aujourd'hui de se disperser à longue distance sans les taches et lien relais. Au contraire, le paysage en 1830 était plus favorable, car la dispersion se faisait davantage directement jusqu'à 20 km, distance au-delà de laquelle le rôle des taches-relais devient davantage nécessaire (comparer les courbes PC_{step} et PC_{direct} en 1830 pour les trois scénarios). La pente de la courbe PC_{step} en 1830 indique d'ailleurs que le rôle des taches et liens intermédiaires prend de l'importance lorsque la distance de dispersion augmente, c'est-à-dire que les taches connectées par un lien direct long deviennent des relais pour atteindre beaucoup de taches dans le réseau (un nouveau lien direct permet d'établir un grand nombre de liens indirects encore plus longs). Dans le scénario le plus contraignant, on voit même que le rôle des taches-relais devient plus important que la connectivité intra-tache ($PC_{step} > PC_{intra}$ pour des distances de dispersion > 18 km), alors que ce n'est pas le cas du paysage passé où la connectivité intra-tache reste supérieure à PC_{step} et PC_{direct} quelle que soit la distance de dispersion.

5.4.1.3.1 Changements de connectivité des taches forestières anciennes

Lorsque l'analyse est restreinte au cas des forêts anciennes ($dA=0$), la surface de forêt ancienne connectée représente en 1830 entre 22 et 26,5% de la surface de forêt ancienne disponible selon les scénarios et les distances de dispersion. En 2016, la surface de forêt ancienne connectée représente entre 18,8 et 24,9% de la surface de forêt ancienne disponible. La quantité de forêt atteignable a diminué de -6,5% à -14,6% selon la distance de dispersion pour le scénario de changement fort et de -3,5 à -10,1% pour le scénario de changement faible (Figure 116b). Comme pour l'ensemble des forêts, la baisse de quantité atteignable est plus marquée pour le scénario de changement fort et pour les faibles et longues distances de dispersion.

De plus, les deux parts PC_{direct} et PC_{step} diminuent entre 1830 et 2016 quels que soient les distances de dispersion et les scénarios considérés (Figure 117b). L'écart entre PC_{direct} en 2016 et en 1830 reste à peu constante pour toutes les distances de dispersion et les deux scénarios, alors que l'écart entre PC_{step} augmente lorsque la distance de dispersion augmente, surtout pour le scénario de changement fort. En 1830, la contribution des taches et liens relais à la connectivité (PC_{step}) est la part dominante de la connectivité globale pour des distances de dispersion supérieures à 11 km dans les deux scénarios, alors qu'en 2016, PC_{step} reste toujours inférieure à PC_{intra} , sauf dans le cas du scénario de changement faible et pour les plus grandes distances (> 18 km).

5.4.1.4 *Conclusions et perspectives*

Cette première analyse appliquée au cas de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais correspond à un contexte de baisse importante de la surface forestière au cours des deux derniers siècles. En restreignant l'analyse aux forêts anciennes où le réseau de taches d'habitats est invariant, nous constatons une baisse de -3 à -14% de la quantité d'habitat atteignable (selon le scénario et la distance de dispersion), en accord avec nos hypothèses de travail. En revanche, les tendances observées lorsque l'analyse concerne l'ensemble des forêts ne confirment pas toutes nos hypothèses : malgré l'augmentation de la résistance du paysage, l'écart entre les variations de quantité d'habitat atteignable et de surface forestière varie entre -10% à +2,1%. En fin de compte, les écarts observés sont peu différents de la gamme des écarts observés au niveau européen en 10 ans par Saura *et al.* [1001] (cf. Figure 115), alors que notre hypothèse était que les impacts des changements d'usage du sol sont d'autant plus forts lorsqu'ils sont évalués sur une longue période [1123] et que nous avons modélisé les liens entre taches plus finement par les chemins de moindre coût. De façon surprenante, l'étalement urbain, le

développement des infrastructures de transport (routes et autoroutes), importantes dans cette région, censés impacter la résistance de la matrice et accroître considérablement la longueur des corridors, ne se répercutent pas de façon tangible sur la quantité d'habitat forestier atteignable.

La baisse de la connectivité est liée à la fois à la chute des connexions directes (PC_{direct}) et des connexions indirectes entre les taches (PC_{step}), avec une baisse plus importante du rôle des connexions indirectes. Nous observons bien une baisse de la quantité d'habitat atteignable et de la part liée aux connexions directes entre taches (PC_{direct}), mais contrairement à notre prédiction d'une baisse plus forte de PC_{step} pour les distances intermédiaires, la part liée aux connexions indirectes augmente par rapport à 1830 pour des distances faibles et diminue pour des distances élevées et ne change pas pour les distances intermédiaires (comparer les courbes bleues en trait plein et en pointillé sur les trois graphes de la Figure 117a). Cette réponse contraire à notre hypothèse de la part PC_{step} entre 1830 et 2016 (hausse puis baisse lorsque la distance de dispersion augmente) peut être liée aux caractéristiques du paysage étudié (étendue de la zone et degré de fragmentation des taches). Elle peut être liée à une gamme de distance de dispersion testée qui ne monte pas assez haut pour détecter un niveau maximal de la part PC_{step} , puisque celle-ci ne fait qu'augmenter. Mais il est possible aussi que la part PC_{step} ne se comporte pas exactement comme la part $\Sigma dPC_{connector, k}$ de l'indice dPC_k qui passe par un maximum pour les distances de dispersion intermédiaires (cf. § 4.4.1.2).

L'approche proposée basée sur l'indice EC permet d'interpréter la dynamique de la connectivité fonctionnelle en relation avec les différents types de changements de surface d'habitat, et d'évaluer dans quelle mesure les gains de surface d'habitat sont vraiment bénéfiques pour maintenir et améliorer les flux écologiques dans le paysage, ou à l'inverse, dans quelle mesure les pertes d'habitat sont amplifiées par la baisse de ces flux dans le paysage ^[1001]. Le travail entamé ici peut se poursuivre dans plusieurs directions :

- (1) appliquer cette démarche à d'autres régions en France et en Europe sur un panel de situations d'évolution de la surface des taches forestières (baisse, hausse, stabilité), de leur configuration et de la matrice paysagère, de manière à mieux documenter la gamme des écarts entre variation de surface et de connectivité sur le long terme ;
- (2) proposer l' EC comme nouvel indicateur de la fragmentation forestière au niveau national ou européen, à la suite de Saura *et al.* ^[1001, 1448, 1449]. En effet, les indicateurs actuels de l'ONB concernant la fragmentation des milieux naturels³⁸⁹ reposent aujourd'hui sur l'indice de taille de maille effective³⁹⁰ (*effective mesh size*, exprimée en km²). L'indice a été aussi affiné pour quantifier le degré de connectivité des zones protégées et évaluer si l'objectif d'Aichi n°11³⁹¹ était rempli à l'échelle mondiale et au niveau de chaque pays ^[1449]. L'indicateur peut être construit à partir des fonds cartographiques disponibles (CLC, couche OSO, BD Carto®) et calculé à différentes échelles (département, région, national). Il peut être actualisé au fur et à mesure des mises à jour de ces couches d'occupation du sol. Je propose de tester sa faisabilité sur une ou deux zones pilotes puis de contribuer à l'intégrer dans les indicateurs de gestion durable des forêts ^[1034] et dans les indicateurs de fragmentation des milieux de l'ONB ;
- (3) enrichir l'analyse de la fragmentation forestière basée sur l'indice de connectivité équivalente EC selon deux directions : (a) évaluer l'impact global des réseaux d'ILT sur la quantité d'habitat forestier atteignable, à la suite de Fu *et al.* ^[974] ; (b) proposer une planification territoriale pour optimiser l'atténuation des impacts des ILT, en identifiant et hiérarchisant les secteurs les plus intéressants

³⁸⁹ cf. <https://naturefrance.fr/indicateurs/fragmentation-des-milieux-naturels>.

³⁹⁰ L'indice est basé sur la probabilité que deux points du paysage soient situés dans la même tache ^[1672, 1673]. Il s'agit de la taille qu'auraient les fragments de milieux naturels s'ils avaient tous la même surface au sein du territoire étudié et tient compte du nombre de taches et de leur surface individuelle.

³⁹¹ Au moins 17% des zones terrestres et d'eaux intérieures [...] sont conservés au moyen de réseaux écologiquement représentatifs et bien reliés d'aires protégées [...], cf. <https://www.cbd.int/sp/>.

spatialement pour mettre en œuvre des mesures de réduction (*via* la localisation optimale de passages à faune), à la suite de différents travaux ^[978, 1674-1678] (voir le détail de la démarche au § 5.4.4) ;

- (4) caractériser les changements à long terme des connexions entre taches forestières (localisation et distance de coût). Au moyen d'une analyse détaillée de chaque connexion du graphe paysager, je fais l'hypothèse qu'une part importante des chemins optimaux reliant les taches forestières ont changé au cours du temps en raison des changements d'usage du sol : ces modifications sont liées à un allongement du chemin optimal qui emprunte un parcours peu résistant mais plus long, à une hausse de la distance de coût en raison de l'augmentation de la résistance de la plupart des éléments paysagers traversés, ou aux deux phénomènes à la fois ;
- (5) prendre en compte la temporalité dans la connectivité spatiale, c'est à dire la connectivité spatio-temporelle, en comparant l'information apportée par les graphes paysagers (et les indices de quantité d'habitat atteignable) pris indépendamment à plusieurs dates et celle apportée par un graphe spatio-temporel ^[1671, 1679].

5.4.2 Modéliser les flux de dispersion des plantes sous contrainte des changements climatiques

5.4.2.1 Contexte

Les scénarios de changements climatiques (CC) prévoient en 2100 un déplacement de la niche des espèces et des zones de végétation de plusieurs centaines de km au nord ou plusieurs centaines de mètres en altitude ^[1680, 1681]. Pour faire face aux CC, les espèces devront se déplacer vers de nouveaux habitats favorables, ou s'adapter à leur nouvel environnement ^[1682-1685]. Mais il est aussi constaté que la vitesse du CC va dépasser la capacité de migration de nombreuses plantes ^[1686]. La recherche de solutions pour les aider à s'adapter aux CC constitue donc un défi majeur pour la conservation de la biodiversité.

Dans la mesure où la persistance des espèces dépendra largement de la configuration spatiale future des habitats ^[1687] et de la capacité des espèces à suivre leur niche dans l'espace et le temps par le biais de la dispersion ^[1688, 1689], il est donc primordial pour la conservation de connaître la quantité d'habitats accessibles aux espèces dans un environnement changeant ^[1690]. A ce titre, les corridors écologiques reliant les habitats actuels et les habitats futurs ont un rôle important pour améliorer la résilience aux CC et la persistance des espèces ^[1005, 1691, 1692]. Alors que la connectivité des habitats est étudiée depuis plus de quatre décennies par les écologues du paysage et que l'écologie du paysage est la discipline qui permettrait de construire une base de connaissances pour adapter les paysages au changement climatique ^[1693], intégrer la connectivité dans le but spécifique de faciliter le mouvement des espèces en réponse au changement climatique reste un défi relativement nouveau ³⁹² ^[94, 1690, 1692, 1694]. Dans certains cas, la perte de quantité d'habitat favorable atteignable d'une espèce dépasse nettement la perte de surface d'habitat favorable ³⁹³ ^[1695]. Ainsi, les CC peuvent conduire à des populations plus petites et plus isolées et mener à leur extinction, si les populations ne peuvent s'adapter à leur nouvel environnement ^[1696]. Une modélisation des patrons de fragmentation des habitats naturels à l'échelle des USA démontre que 41% des zones terrestres naturelles du pays conserveraient suffisamment de connectivité pour permettre aux plantes et aux animaux de maintenir leur niche climatique lorsque le climat se réchauffe ^[1697]. Les simulations basées sur des corridors de moindre coût (*Linkage Mapper*) indiquent que

³⁹² Par exemple, une revue systématique des techniques de priorisation spatiale prenant en compte les CC menée par Jones *et al.* ^[1694] met en évidence que les approches les plus courantes (89%) utilisent des prévisions sur la répartition des espèces et visent à protéger les futurs habitats des espèces (52%) ou à identifier des zones refuges (37%). D'autres approches (37%) appliquent des principes établis de planification de la conservation basés sur l'accroissement de la connectivité (24%) ou de l'hétérogénéité des facteurs abiotiques pris en compte dans le processus de planification (17%), certaines approches pouvant combiner plusieurs objectifs.

³⁹³ Modélisation de l'impact des CC sur la surface d'habitat et la quantité d'habitat atteignable (indice *PC*) pour une espèce ligneeuse en Corée du Sud (*Kalopanax septemlobus*) : perte d'habitat de 51% et perte de quantité d'habitat atteignable passant à 78% sous contrainte du scénario de changement climatique *RCP 4.5*, et ce pour une large gamme de distances de dispersion : 100 m à 25 km.

l'introduction de corridors écologiques pour faciliter les déplacements des espèces dans les zones fortement anthropisées pourrait faire passer le pourcentage de zones naturelles climatiquement connectées à 65% ^[1697].

Parmi les différentes approches spatialement explicites d'adaptation aux changements climatiques pour la conservation de la biodiversité ^[1698], l'une d'elles consiste à maintenir des réseaux de zones protégées comprenant des corridors, des zones relais et des zones refuges où l'impact du changement climatique est plus modéré ^[1699, 1700] ; cette stratégie repose sur la conservation et la restauration de la connectivité, de façon à aider les espèces à s'adapter et à survivre à la rapidité des changements climatiques ^[1691]. Elle a pour but final d'élaborer ce qu'on peut appeler des "trames vertes et bleues résilientes aux CC" ^[1697, 1701-1703].

L'accent mis sur la connectivité a été critiquée en raison de l'incertitude autour de la connaissance de la connectivité et du fait que celle-ci peut être améliorée de façon indirecte en augmentant la quantité d'habitat ^[1337]. Avant de prendre des mesures de conservation pour la connectivité, Hodgson *et al.* ^[1337] conseillent plutôt aux gestionnaires de la conservation de peser les mesures et les investissements au regard de stratégies alternatives, à savoir maintenir et augmenter les habitats de qualité, prioriser les écosystèmes présentant une hétérogénéité importante ou contrôler les autres pressions anthropiques. D'autres auteurs ont remis en cause ce point de vue et justifié la conservation de la connectivité comme un objectif englobant qui vise à évaluer et améliorer les interactions entre la quantité d'habitat, la qualité et la connectivité ^[1704]. De plus, il est important de concevoir les différentes stratégies d'adaptation comme complémentaires et non comme contradictoires ou concurrentes ^[1698]. Ceci est d'autant plus vrai lorsqu'on évalue la connectivité par le biais des indices de quantité d'habitat atteignable, qui combinent surface des taches d'habitat et connections entre les taches au sein d'une métrique commune ^[970]. Hodgson *et al.* ^[1705] ont modulé par la suite leur point de vue critique de 2009 : après avoir simulé l'expansion de populations au sein d'un paysage réel très fragmenté par le biais de différentes stratégies de re-création d'habitat au sein du paysage, ils constatent que la meilleure stratégie pour favoriser l'expansion des populations est celle qui consiste à relier des zones denses en habitat par des corridors. Cette étude souligne aussi que la structure spatiale de création d'habitat la plus appropriée pour faciliter l'expansion de la distribution des espèces est différente de celle qui réduit les risques d'extinction des espèces, et qui consiste généralement à favoriser une distribution agrégée des taches, *e.g.* prioriser les grandes taches, minimiser la distance entre taches, réduire la longueur de lisière des taches ^[1706]. Néanmoins, et comme le soulignent les auteurs eux-mêmes, ces résultats restent délicats à exploiter, car tous les habitats actuels restent favorables dans leur approche³⁹⁴.

En forêt, les modèles de distribution d'espèces (SDM) ont été appliqués la plupart du temps aux arbres et moins souvent aux plantes du sous-bois ^[1707, 1708]. Or, ce compartiment de la biodiversité joue un rôle majeur dans la structure, le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes forestiers et ne doit pas être négligé ^[99, 100, 1709].

De plus, les méthodes de modélisation des distributions futures des plantes ont des limites méthodologiques qui réduisent la qualité des prédictions, dont deux méritent d'être approfondies :

- (1) les capacités de déplacement des plantes et les caractéristiques de la mosaïque paysagère, qui définissent la connectivité du paysage pour une espèce donnée, sont mal ou pas du tout intégrées dans les simulations ^[1708] ;
- (2) la localisation des flux de migration des espèces et des taches et corridors les plus importants pour assurer une connectivité spatio-temporelle entre les zones d'habitat actuelles, qui vont disparaître et celles qui apparaîtront à la suite des CC est encore relativement peu abordée ^[1697, 1710, 1711].

Certaines prévisions indiquent que les plantes de sous-bois devront migrer à une vitesse de 2,1 à 3,9 km par an pour suivre la vitesse du CC ^[1712], soit bien au-delà de la capacité de dispersion de nombreuses plantes forestières ^[1336]. Le faible taux de migration peut causer un déséquilibre entre la niche potentielle des espèces

³⁹⁴ En effet, les auteurs n'incluent pas de changement de la répartition spatiale des habitats dans leur analyse.

(climatiquement adaptée) et la niche réalisée (climatiquement adaptée et accessible) ^[1713], notamment pour les plantes de forêts anciennes – *i.e.* celles qui dépendent d'une continuité forestière temporelle – qui sont parmi les espèces les plus vulnérables aux CC, vu leur très faible capacité de dispersion ^[497]. De plus, la structure et la composition de la mosaïque paysagère joue un rôle important dans la migration des espèces ^[1714] : certains habitats non forestiers peuvent faciliter la dispersion de l'espèce (haies et petits bois, prairies permanentes...) tandis que d'autres peuvent fortement les entraver (zones urbaines, d'agriculture intensive...).

Les modèles biologiques simulant le déplacement des espèces liés aux CC utilisent souvent des automates cellulaires ^[1707, 1710, 1715] ou des modèles de migration plus sophistiqués lorsque la démographie des espèces et leur dispersion sont assez bien connues ^[1361, 1716, 1717]. Malgré tout, les automates cellulaires ne sont pas adaptés pour identifier les corridors potentiels de migration des espèces ou les zones critiques de taches connectées. D'autres approches basées sur le logiciel ZONATION ^[1718] identifient un ensemble de taches qui captent efficacement l'habitat de plusieurs espèces et donnent la priorité aux zones refuges hétérogènes au plan climatique et topographique et où les taches d'habitats actuelles et futures des espèces à dispersion limitée sont situées à proximité ^[1719].

Les recherches sur la connectivité pour faire face au CC peuvent être classées en 4 approches qui utilisent (1) les futures aires de répartition projetées des espèces, (2) les trajectoires et les analogues climatiques (c'est-à-dire les lieux qui, à l'avenir, correspondront aux conditions climatiques actuelles), (3) les gradients environnementaux et climatiques existants et (4) les caractéristiques géophysiques durables, telles que les formations géologiques, les chaînes de montagnes et autres formes de relief ^[1690]. Brost et Beier ^[1720] proposent d'élaborer des corridors qui tiennent compte des changements de distribution des espèces en intégrant des modèles climatiques dans leur conception au travers de la notion de "*land facet*" (notion qui est équivalente au type de station forestière ^[1721]).

La théorie du circuit ^[954, 1722] est capable d'identifier les principaux couloirs de flux d'espèces entre taches d'habitat et de prioriser les éléments du paysage permettant de maintenir ou d'améliorer la connectivité des réseaux d'habitats ^[1447, 1697]. Nunez *et al.* ^[1723] ont procédé en appliquant la distance de coût pour délimiter les corridors de déplacement entre zones de faible impact humain le long des gradients de température afin de déterminer comment le mouvement des organismes était affecté par les changements climatiques. En complément, la théorie des graphes peut être utilisée pour analyser l'impact des CC sur la connectivité de certains habitats et déterminer comment la dispersion des espèces cibles est affectée par les modifications climatiques à une échelle régionale ou continentale ^[1724]. Kang *et al.* ^[1725] comparent les changements de connectivité de l'habitat d'un arbre asiatique induits par les CC au moyen des graphes et de l'indice *PC* et apportent des résultats intéressants, mais l'approche contient des limites, car les liens entre les taches d'habitats ont été modélisés sur la base d'une distance euclidienne. Dilts *et al.* ^[1726] ont combiné plusieurs outils pour tenir compte des CC et de trois scénarios d'implantation d'énergies renouvelables pour aborder la connectivité du réseau d'habitat d'un petit mammifère en Californie. La théorie des graphes associée aux chemins de moindre coût a été appliquée pour analyser les changements de connectivité à l'échelle globale et à l'échelle de chaque portion du paysage (pixels de 25 km²) et identifier quel scénario avait le moins d'impact sur le réseau d'habitat. La théorie du circuit a été ensuite utilisée pour identifier les corridors de dispersion entre les taches d'habitat actuelles et une seule tache future. Mais l'étendue spatiale de cette dernière étude reste assez limitée au regard de l'ampleur du déplacement des distributions potentielles des espèces induit par les CC. Enfin, la démarche appliquée par Zhang *et al.* ^[1727] à une espèce de singe protégée en RPC est proche de celle que nous développons ci-dessous, mais cette étude traite d'un cas où l'aire de l'espèce se rétracte fortement et sans expansion significative et où les deux types de taches (actuelles et futures) sont contiguës. Or, il existe d'autres cas de distribution spatiale entre aire actuelle et future de l'espèce (*cf.* 5.4.2.3.2).

5.4.2.2 Objectifs

Nous souhaitons dépasser les limites méthodologiques des prévisions des distributions futures des plantes en analysant comment les contraintes imposées par le climat, le sol, la configuration spatiale des habitats

forestiers, les caractéristiques de la mosaïque paysagère non forestière et les capacités de dispersion des plantes de sous-bois vont influencer leur migration effective face au changement climatique, au travers d'une modélisation de la connectivité par la théorie du circuit à l'échelle nationale³⁹⁵ [1499].

5.4.2.3 Démarche

5.4.2.3.1 Modélisation de la distribution des espèces selon les scénarios de changements climatiques

La zone d'étude choisie inclut la France continentale et une zone tampon de 150 km, qui peut jouer un rôle déterminant au Nord, au Nord-est et vers les Pyrénées³⁹⁶. Comme dans plusieurs des travaux précédents, notre démarche s'appuie sur les grosses bases de données éco-floristiques nationales gérées par nos partenaires : relevés IGN-Ifn, BD *Ecoplant* et BD *Sophy*.

Nous avons tout d'abord modélisé la distribution de 120 plantes forestières de sous-bois³⁹⁷ (y compris des ligneux) selon trois scénarios de changement climatique: RCP 2.6, 4.5 et 8.5³⁹⁸. Les plantes choisies ont des profils écologiques (forme biologique, habitat optimal, vecteur de dispersion, préférence vis-à-vis du pH et de la température moyenne) et des répartitions actuelles les plus variées possibles. Nous avons fait l'hypothèse que les contraintes à la dispersion des espèces identifiées pèsent sur le diagnostic de connectivité et l'identification des corridors majeurs de dispersion.

5.4.2.3.2 Analyse de la connectivité entre taches d'habitat actuelles et taches d'habitat futures

L'objectif consiste à analyser la connectivité entre les taches d'habitats actuelles et futures (en 2080) pour quelques plantes forestières à l'échelle nationale. Notre approche repose sur le constat que la question la plus cruciale n'est pas de savoir si la plante est capable d'atteindre les zones d'habitat futur favorable, mais plutôt de savoir où la plante (et son vecteur de dispersion biotique) rencontrera le moins de contraintes à sa survie et à son déplacement. L'enjeu est donc de localiser les espaces qui vont jouer le rôle d'habitat refuge, même temporaire, et de corridor de déplacement afin d'en assurer la préservation afin de garantir au mieux la survie de l'espèce dans l'avenir.

La démarche proposée suit le cadre d'analyse de la connectivité fonctionnelle du paysage basé sur la théorie du circuit (*cf.* § 4.4.2). La théorie du circuit peut être paramétrée de manière à représenter le flux d'individus (ou de gènes) en tout point du paysage (pixel) comme résultant de l'émission par un ensemble de taches d'habitat sources (les taches d'habitat vouées à disparaître) vers des taches d'habitat cibles (les taches favorables dans le futur), en tenant compte de la résistance de la mosaïque paysagère aux mouvements de l'espèce [1427, 1697].

³⁹⁵ Les travaux présentés ici sont issus du projet *Vélocité* financé par le MTES-DEB 2016-2018 et ont été réalisés en partenariat avec le bureau de recherche *SemperEco*, mais n'ont pas encore été publiés.

³⁹⁶ Dans la mesure où un grand nombre de plantes forestières (eurasiatiques, atlantiques ou sub-montagnardes) pourraient se déplacer soit en latitude (migrer dans un premier temps vers la Belgique et les Pays bas, puis vers la Scandinavie ensuite), soit en altitude vers les massifs montagneux, comme cela a été mis en évidence par Kuhn *et al.* [1728].

³⁹⁷ Parmi les 886 plantes ayant au moins 100 occurrences sur la période [1997-2012] dans l'ensemble des trois bases de données floristique *SOPHY*, *Ecoplant* et *IGN-Ifn* (113 868 relevés).

³⁹⁸ Les projections climatiques futures ont été extraites du modèle de circulation mondiale *HadGEM2-ES* pour la période [2061-2080] et trois scénarios formalisés par le 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. Des modèles additifs généralisés (*GAM*) ont été utilisés pour modéliser la distribution de ces 120 espèces à la résolution de 1 km². Trois prédicteurs ont été utilisés : la température moyenne annuelle, la somme des précipitations de juin à août et le pH du sol. Les modèles ont été étalonnés pour chaque espèce en utilisant des données de la période de référence (1950-1987). Les prévisions futures ont été générées en utilisant les valeurs climatiques issues des trois scénarios RCP. Le pH du sol a été considéré comme stable au cours du temps. Un examen détaillé de la qualité des modèles (ajustement statistique et pertinence de la forme de la réponse aux 3 gradients environnementaux) a conduit à ne retenir que 31 espèces.

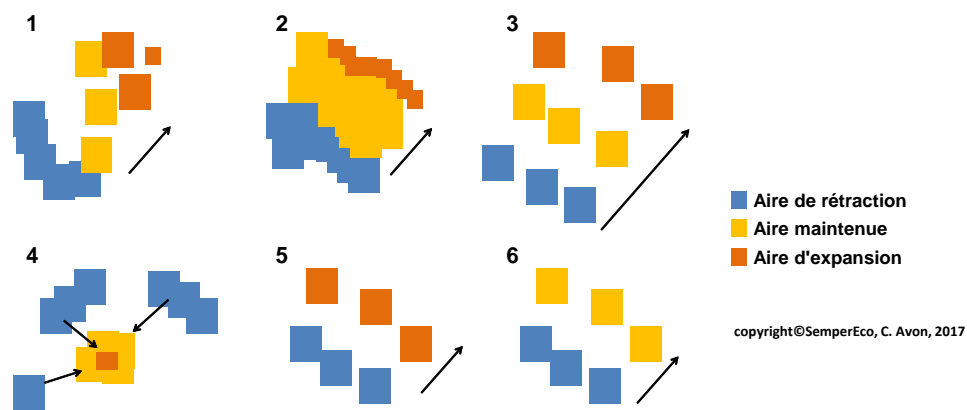


Figure 118. Différentes configurations spatiales de l'espèce sous contrainte des CC. La question du rôle des corridors de dispersion à large échelle est plus ou moins pertinente selon les configurations des trois parties de l'aire : aire de rétraction, de maintien et d'expansion. Les flèches indiquent les directions préférentielles du déplacement.

Le déplacement de l'aire de distribution de l'espèce sous contrainte des CC crée trois zones distinctes [1729] : (a) l'aire de rétraction vouée à disparaître, car non favorable dans le futur à cause des CC, (b) l'aire maintenue, car restant favorable dans le futur et (c) l'aire d'expansion, zone devenant favorable dans le futur (Figure 118).

La modélisation de la connectivité fonctionnelle tient compte des différentes configurations de ces trois zones (Figure 118). Lorsque la distribution de l'espèce est continue (les carrés d'habitat favorable se touchent), cela constitue une seule tache d'habitat de laquelle sont émis ou vers laquelle sont dirigés les flux de dispersion. Lorsque la distribution est fragmentée, cela constitue différentes taches d'habitat desquelles seront émis/reçus les flux.

Les cas 1 et 3 représentent les situations pour lesquelles il est certainement plus pertinent d'identifier des corridors de dispersion à large échelle, alors que dans le cas 2, les aires éliminées, maintenues, et créées sont en continuité spatiale et la question de la connectivité entre taches devient prégnante, mais à une échelle plus locale [1727].

Le cas 4 peut se produire notamment si les seuls habitats favorables restants sont très concentrés (cas des massifs montagneux) : bien qu'une partie de la distribution (aire maintenue) soit connectée à l'aire d'expansion, la majorité de l'aire de rétraction sera déconnectée de l'aire future, créant un risque majeur d'effondrement des populations résultant du peu d'individus ayant réussi à migrer dans les zones favorables dans le futur.

Les cas 5 et 6 correspondent à un autre type de réduction importante de la distribution, où le maintien de l'espèce dépendra des corridors de dispersion pour migrer jusqu'aux nouvelles taches d'habitat (cas 5, aire maintenue nulle) ou renforcer les populations dans les taches d'habitat maintenues (cas 6, aire d'expansion nulle).

Deux types de modèles de déplacement peuvent être appliqués avec la théorie du circuit : le premier modélise les mouvements des espèces entre les zones de rétraction (définies comme sources) et les zones de maintien (définies comme cibles) ; le second modélise les mouvements entre les zones actuelles (sources) et les zones d'expansion (cibles).

La résistance de la mosaïque paysagère a été paramétrée pour tenir compte des différentes contraintes (survie, installation et déplacement) : (a) la contrainte de la plante à survivre dans le milieu obtenu par conversion du modèle de distribution d'espèce élaboré à l'étape précédente (cf. § 5.4.2.3.1), (b) la contrainte de la plante à s'installer dans le milieu selon le type d'occupation du sol, reflet de la gestion et de l'anthropisation, (c) la contrainte de la plante à se déplacer par son vecteur biotique selon l'indice d'influence humaine *HII* de Sanderson *et al.* [190] et (d) la contrainte de la plante à se déplacer par son vecteur biotique selon le type d'occupation du sol.

Cette démarche a été appliquée à trois plantes qui répondent de manière contrastée aux changements climatiques (voir § 5.4.2.3.1) : (a) une espèce qui se maintient assez bien mais présente un déplacement important de sa distribution vers l'Est (*Holcus mollis*), une espèce en régression (*Ribes uva-crispa*) et une espèce en progression (*Sorbus domestica*).

Pour chaque espèce, plusieurs filtres ont été appliqués pour déterminer les trois types de taches d'habitat (régression, maintien, expansion) et ne conserver que les zones hautement concentrées en habitat [1499]. La résistance de la mosaïque paysagère a été paramétrée avec une résolution de 1 km² en tenant compte des quatre contraintes énoncées précédemment et en l'adaptant à chaque espèce (voir la Figure 120 pour *Ribes uva-crispa*).

5.4.2.4 Résultats

5.4.2.4.1 Distribution spatiale des espèces

L'analyse des changements potentiels de distribution spatiale des espèces selon les trois scénarios climatiques permet d'identifier quatre profils de réponse³⁹⁹ :

- (a) 21 espèces verraient leur aire de distribution future régresser d'autant plus que le changement climatique est important, comme pour *Ribes uva-crispa*, avec 87% de régression par rapport à l'aire actuelle selon le scénario bas RCP 2.6 et 98% selon le scénario haut RCP 8.5 (Figure 119) ;
- (b) trois espèces (*Carex flacca* L., *Humulus lupulus* L. et *Robinia pseudo-acacia* L.) verraient leur aire future assez bien maintenue quel que soit le scénario testé : 99% de l'aire maintenue pour *C. flacca* selon le RCP 2.6 et 91% selon le RCP 8.5 ;
- (c) six espèces thermophiles profiteraient du changement climatique et s'étendraient sans perdre d'habitat, comme pour *Arum italicum* L. : 243% de progression par rapport à l'aire actuelle selon le RCP 2.6 et 278% selon le RCP 8.5 ;
- (d) une espèce (*Holcus mollis*) a un profil atypique prononcé, puisque la surface totale occupée diminuerait faiblement, mais sa distribution spatiale se déplacerait progressivement d'Ouest en Est avec l'ampleur du changement (du RCP 2.6 au RCP 4.5).

Même si nous ne pouvons pas tirer de conclusions statistiques précises, la modélisation de la distribution des habitats futurs des plantes forestières sous contraintes climatiques met en évidence une régression importante de l'aire potentielle d'un grand nombre d'espèces, ceci dès le scénario le plus bas (RCP 2.6), ce qui confirme les résultats obtenus à l'échelle européenne [1728].

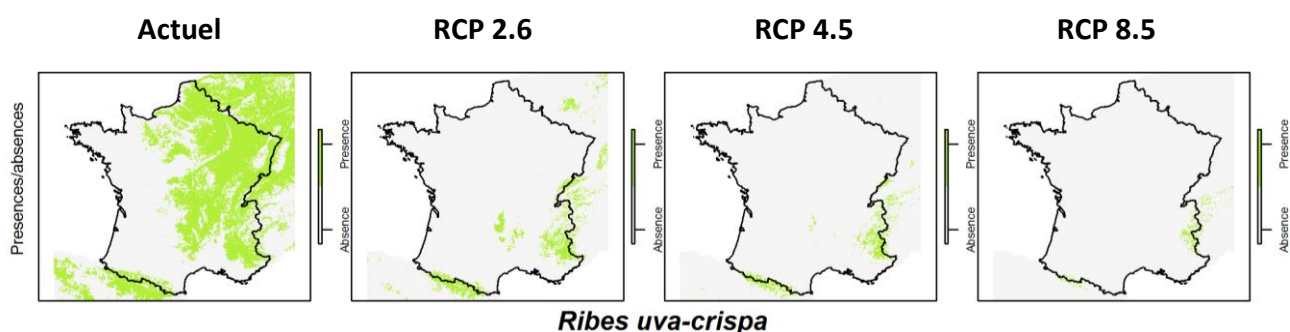
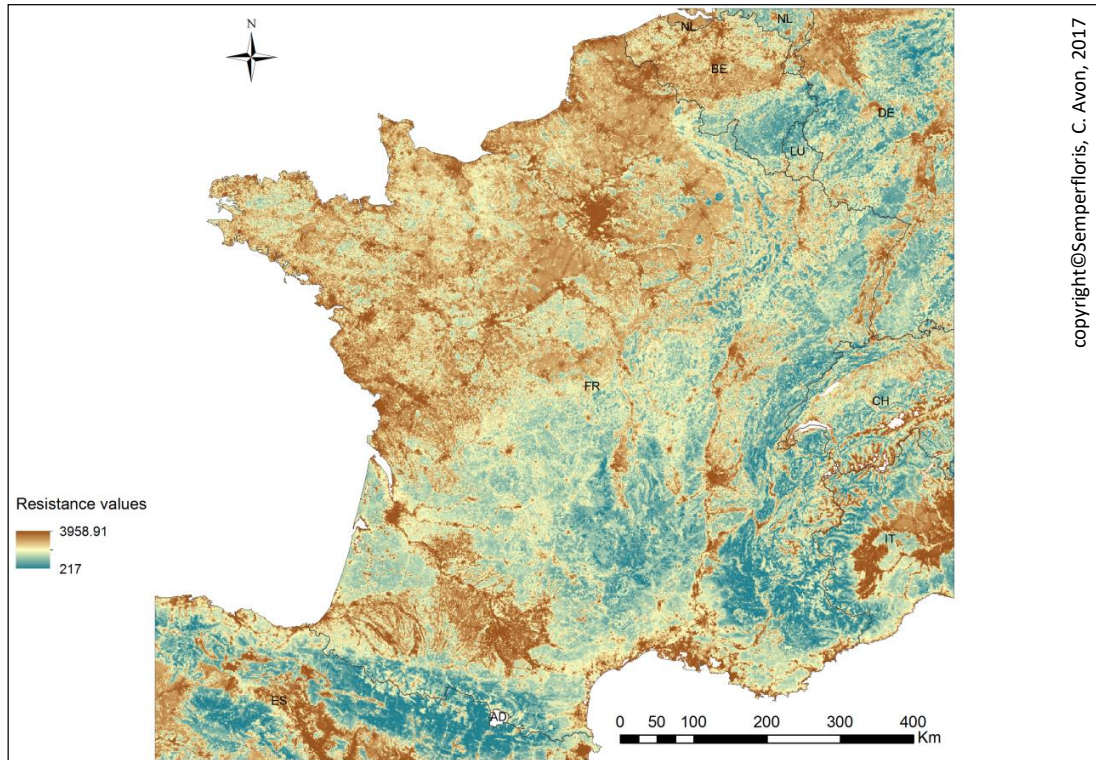


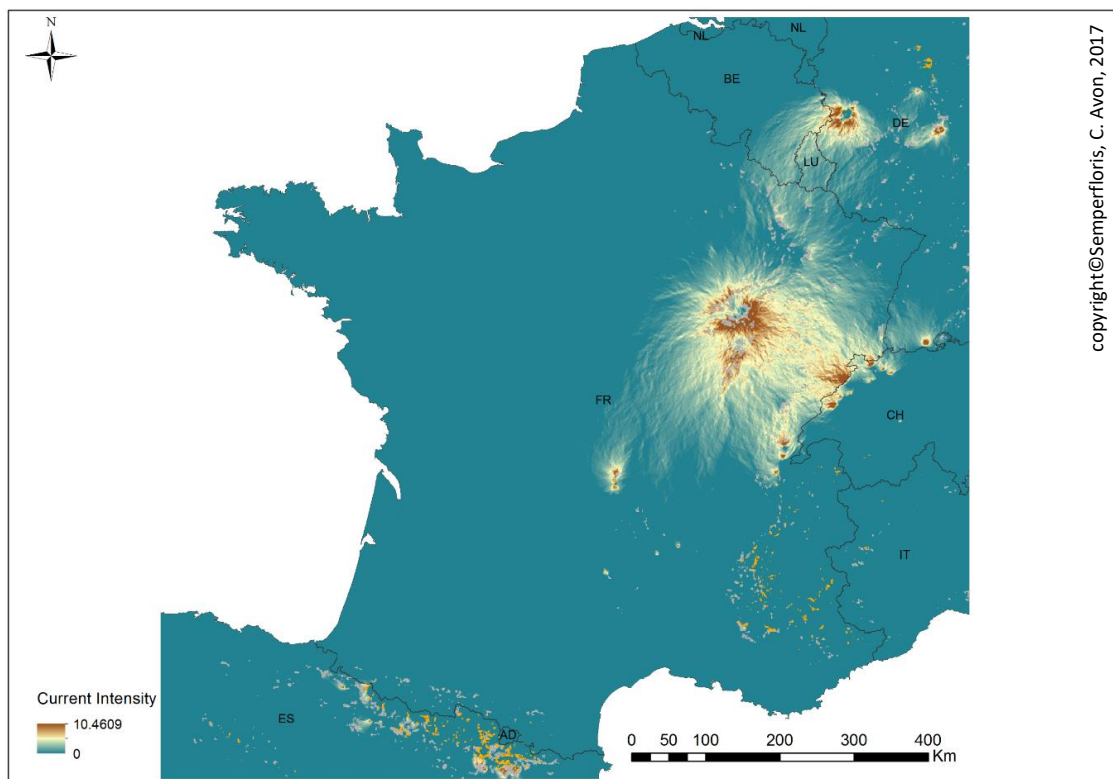
Figure 119. Cartes de distribution actuelle et future prédite pour *Ribes uva-crispa* par modélisation statistique selon les 3 scénarios RCP 2.6, 4.5 et 8.5.

³⁹⁹ Le nombre d'espèces par profil n'a pas de valeur statistique car les 31 espèces ne forment pas un échantillon représentatif de la flore forestière française.



copyright©Semperfloris, C. Avon, 2017

Figure 120. Carte de l'ensemble des contraintes (résolution = 1 km²) s'exerçant sur la dispersion de *Ribes uva-crispa* selon le scénario RCP 2.6. Les zones très résistantes au déplacement sont en marron, les zones moyennement résistantes en jaune et les zones peu résistantes en bleu.



copyright©Semperfloris, C. Avon, 2017

Figure 121. Modélisation à l'échelle de la zone d'étude (résolution = 1 km²) des principaux corridors de dispersion de *Ribes uva-crispa* depuis les taches qui vont disparaître (gris) vers les taches maintenues (orange) selon le scénario de changement climatique RCP 2.6. La modélisation tient compte des contraintes paysagères à la dispersion. Les flux importants d'individus sont en marron, les flux intermédiaires en jaune et les flux faibles ou inexistantes en bleu.

Néanmoins, la prédiction fournie par le modèle reste incertaine et une part très importante des modèles statistiques ont été rejetés (75%), et pas seulement pour des espèces ayant un faible nombre d'occurrence dans les BD floristiques. Malgré la prise en compte dans notre modèle d'une variable essentielle pour expliquer la niche des espèces (le pH du sol), il serait nécessaire d'améliorer le modèle de distribution d'espèce en intégrant d'autres variables climatiques, notamment pour mieux prédire la distribution actuelle des espèces méridionales en expansion. Une autre difficulté, plus compliquée à résoudre, est la prédiction de l'effet de la température dans le futur dès lors que l'on sort du domaine strict de validité du modèle, en particulier pour les espèces dont la probabilité de présence augmente avec la température moyenne, sans présenter de signe d'un optimum.

5.4.2.4.1 Analyse de connectivité

Les cartes de flux de dispersion des individus identifient des corridors de dispersion majeurs à l'échelle nationale (résolution : 1 km²) lorsque les flux sont massifs ou contraints dans le paysage (*cf.* Figure 121 pour *Ribes uva-crispa*). Même lorsque les zones sources et cibles sont à faible distance géographique (zone de montagne en particulier), il est important d'améliorer la perméabilité et la qualité des habitats de manière qu'au moins une partie des taches d'habitat futur puissent être suffisamment colonisées pour espérer maintenir des populations suffisantes, et ceci même dans le cas d'espèces qui pourraient être favorisées par les CC, comme *Sorbus domestica*. L'analyse des flux de dispersion a aussi montré que de multiples contraintes pouvaient s'additionner pour bloquer les flux d'individus, y compris dans des zones qui ne semblaient pas défavorables *a priori*.

5.4.2.5 *Conclusions*

Examiner la connectivité sans prendre en compte les changements de répartition des futurs habitats fait l'impasse sur les zones qui sont cruciales pour les déplacements d'espèces entre les habitats actuels et les habitats futurs [1005, 1679, 1727]. Si certains réseaux d'aires protégées semblent suffisamment connectés pour faciliter le maintien et le déplacement des espèces [1730], d'autres ne le sont pas [1697, 1727, 1731, 1732]. Dans ces cas, les analyses montrent que les itinéraires de déplacement nécessaires pour suivre l'évolution des conditions climatiques peuvent être différents de ceux qui relient les taches dans les paysages actuels.

Nous proposons une démarche méthodologique basée sur des modèles de distribution au niveau espèce et utilisant la théorie du circuit à une échelle plus fine que les travaux précédents [1727] : les simulations effectuées permettent de modéliser les flux de dispersion des plantes sous contraintes climatiques en tenant compte du sens de la dispersion depuis les taches sources vers les taches d'habitat qui existeront potentiellement dans le futur, tout en intégrant l'ensemble des contraintes au déplacement des espèces végétales. Ces simulations indiquent que la mosaïque paysagère joue un rôle capital dans le maintien des plantes sous l'effet des CC : elles d'identifient les zones où les espèces vont pouvoir se déplacer et se maintenir (de manière temporaire) et où des mesures de protection et de restauration devraient être prises en priorité [1701, 1732].

La conservation des plantes forestières sous contrainte des changements climatiques est loin d'être assurée, y compris pour les espèces potentiellement en expansion à l'échelle nationale (car elles sont probablement en déclin au sud de leur aire de distribution). Des mesures de protection des habitats sont à prendre dès aujourd'hui afin d'anticiper les futurs besoins de corridors que les espèces devront suivre pour atteindre les habitats favorables dans le futur [1005, 1697, 1727, 1732]. Ceci est d'autant plus important que nous n'avons que peu d'options viables pour de nombreuses espèces, notamment le recours à la migration assistée des espèces dans des habitats plus favorables⁴⁰⁰. Des mesures urgentes doivent être prises pour contrôler et fortement ralentir la consommation d'espaces par les activités humaines et éviter l'implantation de nouvelles barrières potentielles à la dispersion des espèces [1600].

⁴⁰⁰ Etant donné nos résultats, la migration assistée nous semble une mesure utile pour assurer leur maintien à moyen terme [1733], même si la pertinence de la migration assistée des espèces fait l'objet de nombreux débats [1734-1737].

5.4.2.6 Perspectives

Malgré ces avancées, ce type de modélisation devra être appliqué à d'autres espèces en étendant la gamme de leurs préférences écologiques et de leurs traits biologiques (habitat préférentiel forestier ou péri-forestier, exigence par rapport au pH du sol, vecteur de dispersion). Ceci nous permettra de compléter notre vision sur la manière dont la migration des plantes du sous-bois en réponse aux CC est contrainte par le climat, le sol, la mosaïque paysagère et les capacités de dispersion des plantes, même si la sensibilité des plantes aux seuls changements climatiques est en partie déterminée par les propriétés de niche des espèces ^[1729].

Dans notre approche, nous avons considéré que l'aire de présence future des espèces forestières était limitée à la présence de forêt sur la carte actuelle, mais nous n'avons pas modélisé l'évolution de la forêt elle-même, ni les changements d'occupation du sol liés aux activités humaines (qu'ils soient indépendants ou liés aux CC). A la suite d'Albert *et al.* ^[1437], il serait intéressant de complexifier l'analyse en croisant les scénarios de CC avec des scénarios de changements d'usage du sol, notamment pour affiner le potentiel d'habitat relais de la mosaïque paysagère.

Utiliser l'analyse de connectivité entre taches actuelles et futures en appliquant plusieurs pas de temps et non pas un seul pas assez long ^[1679, 1732] permettrait d'éviter de passer à côté d'importantes zones de mouvement, en particulier sur de courtes périodes et pour des espèces à dispersion limitée pour lesquelles des zones-relais intermédiaires seront importantes ^[1738]. Par exemple, Huang *et al.* ^[1679] constatent que la connectivité spatio-temporelle pourrait renforcer l'effet de tremplin pour les espèces dont on prévoit qu'elles connaîtront une contraction de leur aire de répartition, et que l'importance relative de la connectivité spatio-temporelle augmente avec la réduction de la quantité et de la qualité des habitats. À l'inverse, pour les espèces susceptibles d'étendre leur aire de répartition, la connectivité spatio-temporelle ne contribue pas à améliorer la quantité d'habitat atteignable. Ces auteurs observent par ailleurs que les changements de quantité d'habitats (quantité et qualité) ont plus d'influence que les changements de configuration des habitats pour déterminer l'importance relative de la connectivité spatio-temporelle.

5.4.3 Démêler les effets directs et indirects des changements climatiques sur la quantité d'habitat atteignable pour les espèces forestières

5.4.3.1 Contexte

Les changements climatiques influencent la répartition des espèces par des impacts directs liés aux réponses des espèces aux variations climatiques qui limitent les processus de fitness et de métapopulation ^[1739, 1740]. La réponse des espèces dépend de leur sensibilité aux conditions climatiques, plus fortes aux limites de leur aire de répartition ^[1741-1743]. Par exemple, de fortes diminutions de populations ont été observées pour des espèces ayant une affinité pour les températures froides ^[1744, 1745]. Les conséquences des changements climatiques sur une espèce sont souvent abordées sous l'angle des déplacements de l'aire de répartition de l'espèce (par exemple Barbet-Massin *et al.* ^[1746]). Cependant, la distribution des espèces à l'échelle régionale peut être affectée même lorsque les conditions climatiques restent favorables à l'espèce, car les changements climatiques peuvent aussi modifier la distribution des écosystèmes et ainsi altérer la disponibilité et la connectivité des habitats pour ces espèces ^[1740, 1747]. L'interaction entre les changements climatiques et la dynamique des métapopulations a été soulignée depuis longtemps mais reste encore mal connue ^[1748, 1749]. Pour comprendre ces mécanismes, il faut tenir compte des changements d'usage et de couvert du sol, comprendre comment le climat modifie indirectement la distribution de la végétation dominante et saisir clairement les effets en cascade des changements climatiques sur la dynamique des espèces ^[1750, 1751]. Par exemple, le climat futur va entraîner en forêt des changements de la distribution biogéographique des arbres, des conditions environnementales locales et de la gestion forestière, et ces processus vont entraîner à leur tour des changements de la connectivité des habitats pour les espèces forestières associées ^[1740, 1752].

Étudier la disponibilité et la connectivité des habitats tout en tenant compte des changements climatiques et des changements de végétation dominante devrait nous permettre de comprendre les conséquences des changements climatiques sur les métapopulations *via* leurs effets directs, à travers la relation occurrence des espèces-climat, et leurs effets indirects induits sur les changements de végétation dominante.

Les prévisions indiquent un déplacement de la distribution des essences forestières sous contrainte des changements climatiques [1753]. Pour les essences européennes, des espèces "gagnantes" et "perdantes" ont été identifiées par projection de leur enveloppe climatique [1754]. À l'échelle européenne, les espèces exotiques, comme le douglas, et les espèces dryades, comme le sapin pectiné ou le hêtre, sont susceptibles d'étendre leur distribution (mais pas partout), contrairement aux espèces pionnières [1754]. Cependant, ces prédictions de distribution faites au niveau espèce ne permettent pas de prédire finement la réorganisation spatiale des essences lorsque les conditions climatiques conviennent à plusieurs essences au même endroit. Certaines études prévoient des changements de végétation ou de biome dominant [1753, 1755]. En effet, la composition en essences dépend à la fois des conditions environnementales et des choix de gestion, en partie liés à des drivers socio-économiques (par exemple, Houballah *et al.* [1756]). Si les options pour le secteur forestier sont relativement limitées face aux changements climatiques dans les régions continentales tempérées [1757], plusieurs trajectoires restent possibles, comme conserver les systèmes forestiers actuels, étendre les essences les plus performantes, qui pourraient temporairement bénéficier d'un effet positif de la hausse des températures sur la croissance, ou favoriser les essences les plus adaptées, principalement les espèces à feuilles caduques en climat tempéré [1754, 1757, 1758].

Des recherches s'avèrent donc nécessaires pour comprendre comment les changements induits par le climat se traduiront en termes de composition future des peuplements forestiers. Etudier une combinaison de scénarios de changements climatiques et d'usage/couverture du sol liés à des trajectoires contrastées de gestion forestière peut combler ce manque de connaissances.

Les changements d'usage et de couverture du sol induits par l'évolution du climat pourraient indirectement influencer la distribution des espèces forestières au travers des changements de composition et de structure des peuplements forestiers [1157, 1740, 1759, 1760]. Dans le contexte des changements globaux, les tendances des populations d'oiseaux sont fortement corrélées à l'utilisation de l'habitat, en particulier pour les espèces spécialistes, qui peuvent décliner très rapidement lorsque l'habitat se dégrade [1744, 1761, 1762]. Les modifications de l'habitat (par exemple, les changements de composition en essences) modifient l'hétérogénéité et la connectivité des paysages [1763]. En effet, les paysages présentant une forte hétérogénéité de composition peuvent être défavorables pour les espèces spécialistes et au contraire favorables pour les espèces généralistes [68, 1764]. Ensuite, l'hétérogénéité de configuration impacte la connectivité des taches d'habitat dans le paysage [1760, 1763, 1765]. Or, la réponse des espèces aux changements de connectivité des habitats dépend de leur capacité de dispersion au sein de la matrice paysagère [1742]. Les études qui visent à prédire la distribution future des oiseaux reconnaissent l'importance de tenir compte de la dispersion, mais négligent en général la configuration spatiale de l'habitat, souvent parce que l'échelle spatiale d'analyse est très grande [1742, 1746, 1766]. En effet, les modèles de distribution d'espèces n'intègrent pas le rôle de la surface, de la qualité et de la configuration spatiale des habitats, de la résistance de la matrice et de la capacité de dispersion des espèces.

Pour combler cette lacune, nous avons besoin de nouveaux cadres méthodologiques qui intègrent les changements climatiques dans les approches de connectivité des paysages, comme le soulignent plusieurs revues récentes [1690, 1692, 1740, 1767]. Combiner modèles de distribution d'espèces, graphes paysagers et indices de quantité d'habitat atteignable peut aider à combler ce besoin [1428, 1488].

5.4.3.2 Objectifs et démarche

Dans cette étude ^[1496] 401, nous avons évalué comment les changements climatiques combinés à des trajectoires différenciées de gestion forestière pouvait influencer à l'horizon 2050 la quantité d'habitat atteignable pour les oiseaux forestiers, en isolant le rôle spécifique des changements de composition en essences des massifs forestiers induits par le climat dans les effets globaux des changements climatiques.

Plus précisément, nous avons combiné deux scénarios contrastés de changements climatiques (RCP 2.6 et 8.5) et deux scénarios d'évolution de la gestion forestière (augmentation des conifères, scénario CON ; ou augmentation des feuillus, scénario DEC), dans une région forestière caractérisée par une grande hétérogénéité de composition paysagère (secteur des Monts de la Madeleine et des Bois Noirs, Loire et Allier). Nous avons sélectionné cinq espèces d'oiseaux ayant des préférences écologiques variées vis-vis de la composition en essences des peuplements : le Grimpereau des jardins (*Certhia brachydactyla*), le Pic épeiche (*Dendrocopos major*), le Pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*), le Roitelet huppé (*Regulus regulus*) et la Sittelle d'Europe (*Sitta europaea*).

Tout d'abord, nous avons ajusté des modèles de distribution d'espèces (modèles additifs généralisés *GAM*) pour relier les occurrences actuelles des cinq espèces d'oiseaux et des principaux types de forêts présentes (chênaies sessiliflores/pédonculées, hêtraies, sapinières, douglasaies et forêt mixtes feuillus-résineux) aux variables climatiques à l'échelle nationale (France), dans le but d'éviter toute extrapolation abusive lors de l'évaluation des conditions climatiques futures à l'échelle régionale.

Ensuite, à partir d'autres bases de données sur les oiseaux et les essences forestières disponibles à l'échelle régionale, nous avons ajusté (à cette échelle régionale) des modèles de distribution d'espèces pour les mêmes espèces d'oiseaux et d'arbres afin de tenir compte des caractéristiques topographiques et pédologiques pour les arbres et des facteurs paysagers pour les oiseaux (y compris la composition en essences).

Enfin, pour les arbres, nous avons combiné les modèles de distribution obtenus à l'échelle nationale et à l'échelle régionale pour élaborer des scénarios futurs de la composition en essences pour l'ensemble des peuplements forestiers présents sur la zone d'étude. Pour les oiseaux, nous avons combiné les modèles ajustés aux deux échelles (nationale et régionale) afin de quantifier la quantité d'habitat accessible pour les oiseaux en utilisant les graphes paysagers et l'indice de connectivité équivalente *EC* ^[1001]. Pour chacun des quatre scénarios (DEC 2.6, DEC 8.5, CON 2.6, CON 8.5), nous avons calculé les valeurs d'*EC* obtenues : (1) à partir d'un graphe paysager prenant en compte le changement climatique complet, c'est-à-dire incluant à la fois l'effet direct des paramètres climatiques sur la distribution spatiale des oiseaux et l'effet indirect qui passe par les changements de répartition des essences dans le paysage et (2) à partir d'un graphe paysager incluant uniquement les changements induits par le climat sur la composition en essences. Pour chaque scénario, les valeurs d'*EC* ont été comparées à la valeur d'*EC* obtenu à partir du graphe paysager actuel.

Le cadre de modélisation adopté est présenté sur la Figure 122 et des exemples de graphes paysagers obtenus selon les scénarios sont illustrés pour deux oiseaux sur la Figure 123. En utilisant ce cadre de modélisation, nos objectifs sont les suivants :

- (1) évaluer les effets directs, indirects et globaux des changements climatiques sur les oiseaux en utilisant les variations de quantité d'habitat atteignable, et mettre en relation ces effets avec le maximum thermique des oiseaux ;
- (2) identifier si des scénarios alternatifs de gestion forestière peuvent atténuer l'impact des changements climatiques sur les oiseaux et ainsi atteindre les objectifs de conservation des oiseaux ;
- (3) évaluer comment les variations de surface, de qualité et de configuration spatiale de l'habitat et de résistance de la matrice peuvent expliquer les changements de quantité d'habitat atteignable pour les différentes espèces d'oiseaux.

⁴⁰¹ Menée dans le cadre du projet FEDER Trame verte forestière.

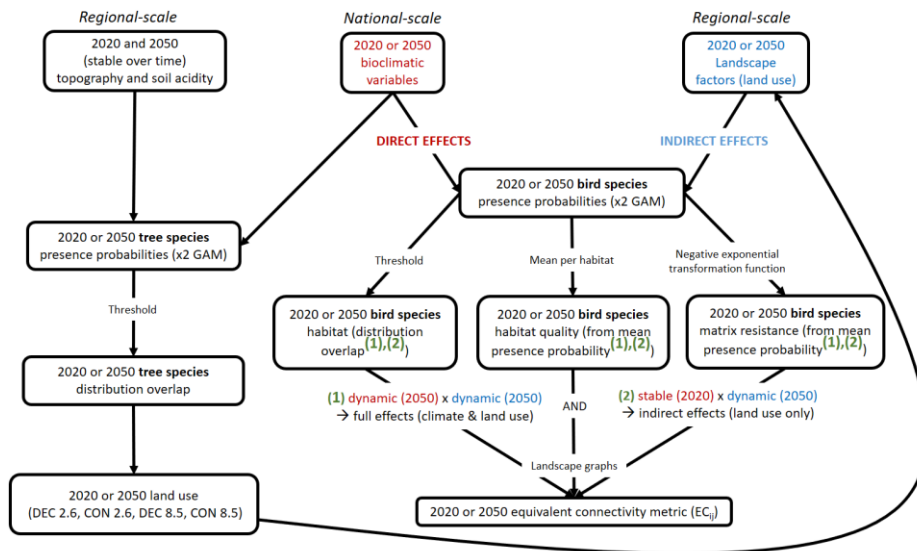


Figure 122. Cadre de la modélisation reliant les modèles de distribution et de connectivité des espèces aux changements climatiques et d'usage des sols. Les modèles de distribution d'espèces, qui prédisent la présence des espèces en fonction des conditions climatiques, ont été construits à l'échelle nationale afin d'éviter toute extrapolation erronée lors de l'évaluation des conditions climatiques futures (2050) à l'échelle régionale, tandis que les modèles de connectivité ont été construits à l'échelle régionale. Les modèles à l'échelle régionale ont affiné les modèles climatiques à l'échelle nationale en tenant compte de la topographie et de l'acidité du sol pour les essences forestières, et des facteurs paysagers pour les oiseaux. Les modèles à l'échelle nationale et régionale ont été combinés en fonction de la superposition des distributions (intersection spatiale) et des probabilités d'occurrence qui ont été moyennées. Nous avons comparé un modèle complet, comprenant les effets directs et indirects des changements climatiques, à un modèle d'usage du sol qui ne comprend que les changements d'usage induits par le climat (composition en essences des peuplements forestiers), l'enveloppe climatique des oiseaux étant considérée comme constante entre 2020 et 2050. Les modèles de 2020 à l'échelle régionale pour les espèces d'arbres n'ont été utilisés qu'à des fins de calibration, étant donné qu'une carte (BD Forêt® V2) fournit déjà la distribution actuelle des essences. Les quatre scénarios modélisés croisent deux scénarios contrastés de changement climatique (RCP 2.6 et 8.5) avec deux scénarios de gestion forestière (augmentation des conifères ou augmentation des feuillus) : *DEC 2.6* : feuillus RCP 2.6 ; *CON 2.6* : conifères RCP 2.6 ; *DEC 8.5* : feuillus RCP 8.5 ; *CON 8.5* : conifères RCP 8.5. Tiré de Lalechère et Bergès [1496].

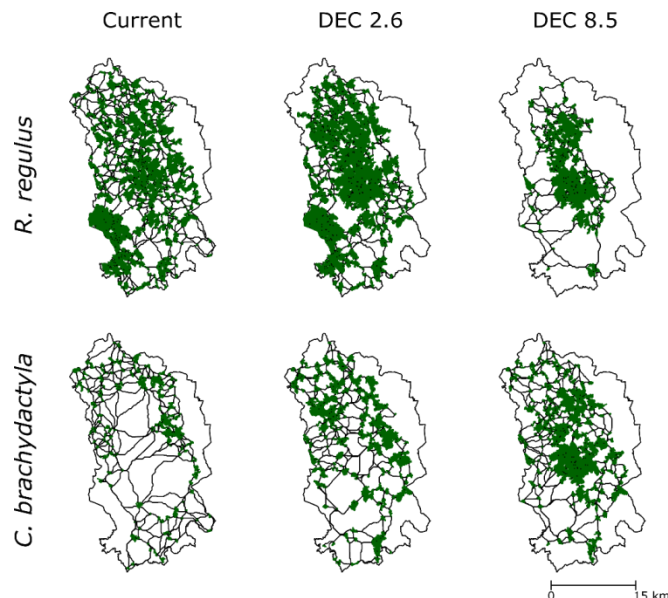


Figure 123. Exemple de graphes paysagers planaires pour deux espèces d'oiseaux (*R. regulus* et *C. brachydactyla*) montrant les taches d'habitat actuelles (*Current*) et futures (*DEC 2.6* et *DEC 8.5*) (en vert) et les chemins de moindre coût correspondants entre les paires de taches d'habitat (en noir). Les graphes paysagers des scénarios "feuillus" et "conifères" sont proches pour ces espèces ; seul le scénario "feuillus" est représenté ici (c'est-à-dire DEC). *DEC 2.6* : feuillus RCP 2.6, *DEC 8.5* : feuillus RCP 8.5. Tiré de Lalechère et Bergès [1496].

5.4.3.3 Principaux résultats

Pour les espèces d'oiseaux, les indices d'AUC sont compris entre 0,75 et 0,83 pour les modèles GAM qui tiennent compte des conditions climatiques à l'échelle nationale. À l'échelle régionale, les AUC varient de 0,61 à 0,76. Les AUC sont un peu plus faibles pour *P. collybita* et *C. brachydactyla* (0,63 et 0,61, respectivement). Pour *R. regulus*, les ΔEC_{ij} montrent que les effets indirects des changements climatiques sont plus souvent prépondérants, avec des effets positifs ou négatifs selon les scénarios (Figure 124). Les effets directs sont toujours légèrement négatifs en raison du rétrécissement de l'enveloppe climatique dans les projections futures, tandis que les effets indirects et les effets complets sont positifs ou négatifs selon le scénario (Figure 123 et Figure 124). Pour *P. collybita* et *S. europaea*, l'enveloppe climatique est entièrement favorable et stable dans le temps, ce qui indique que les effets des changements climatiques sont entièrement expliqués par les effets indirects dus aux changements de composition en essences des peuplements forestiers (Figure 124). Pour *D. major* et *C. brachydactyla*, les effets directs sont prépondérants et positifs : l'enveloppe climatique s'étend dans les projections futures (Figure 124). Ces effets directs sont particulièrement forts pour *C. brachydactyla* car les zones de forêts mixtes diminuent (Figure 123). Pour *C. brachydactyla*, les variations d'EC observées indiquent que les effets directs et indirects des changements climatiques sont opposés selon le scénario (Figure 124). On peut noter que l'importance des effets directs des changements climatiques est positivement corrélée au maximum thermique des espèces (Figure 124).

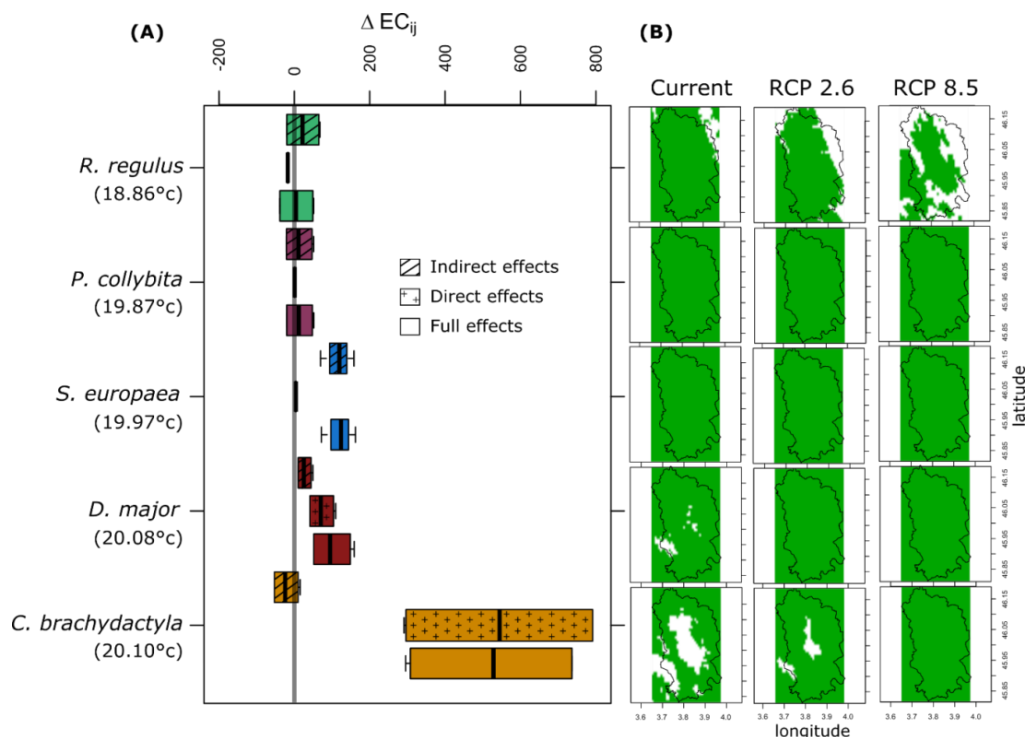


Figure 124. **(A)** Effets indirects, directs et complets des changements climatiques sur la variation de connectivité équivalente calculée sur les graphes paysagers des cinq espèces d'oiseaux. Pour chaque espèce, les maxima thermiques (ou la température au bord chaud de l'enveloppe climatique européenne) sont indiqués entre parenthèses [174]. Les effets indirects sont liés aux changements de composition en essences des peuplements forestiers induits par le climat. Les effets directs sont liés aux variations de l'enveloppe climatique uniquement. La métrique ΔEC_{ij} est exprimée en pourcentage et compare la connectivité équivalente d'une espèce *i* et d'un scénario *j* à la connectivité équivalente actuelle (2050 vs 2020). Les valeurs minimale, 1^{er} quartile, médiane, 3^{ème} quartile et maximale de ΔEC_{ij} sont représentées par des boîtes à moustaches. **(B)** Mise en correspondance de ces variations avec celles de l'enveloppe climatique des cinq espèces d'oiseaux entre 2020 et 2050 selon les deux scénarios RCP 2.6 et RCP 8.5 (la limite de la zone d'étude est représenté en noir et l'enveloppe climatique de l'espèce en vert). L'importance relative des effets directs et indirects des changements climatiques (A) dépend des changements temporels de l'enveloppe climatique (B). Par exemple, une enveloppe climatique stable n'implique que des effets indirects du climat *via* des changements de la composition en essences des peuplements forestiers (*P. collybita* et *S. europaea*). Cependant, la métrique ΔEC_{ij} ne dépend pas que de l'enveloppe climatique, mais aussi du scénario de gestion ("feuillus" ou "conifères"), de la superficie, de la qualité et de la résistance de la matrice de l'habitat, non représentés ici. Tiré de Lalechère et Bergès [1496].

En résumé, pour les oiseaux ayant des maxima thermiques faibles ou intermédiaires, nos résultats indiquent que les distributions basées sur le climat sont presque stables dans le temps et que le changement de connectivité équivalente est expliqué par les changements induits par le climat sur la composition en essences des peuplements forestiers (Figure 124). Pour les autres espèces d'oiseaux (ayant un maximum thermique élevé), l'évolution de la connectivité équivalente est principalement liée à des conditions climatiques plus favorables et moins à des changements de végétation dominante (Figure 124).

De plus, nous mettons en évidence le risque d'une diminution de l'hétérogénéité du paysage et d'une augmentation de la dégradation des forêts. Nos simulations mettent en exergue que la décision des gestionnaires forestiers de promouvoir les arbres à feuilles caduques pourrait maximiser la connectivité du paysage pour plusieurs oiseaux forestiers. Nous montrons que les changements globaux influenceraient la réponse des oiseaux plus par le changement de la surface totale de l'habitat que par le changement de la qualité moyenne de l'habitat, tandis que le changement de la résistance de la matrice réduirait les mouvements des oiseaux entre les taches d'habitat favorables dans le futur ^[1496].

5.4.3.4 Conclusions

La modélisation de la distribution des espèces a permis d'améliorer notre connaissance des relations entre le climat et les changements d'usage/couverture du sol, alors que l'intégration des changements climatiques dans les modèles de connectivité des paysages n'en est qu'à ses débuts ^[1690, 1692, 1740, 1767]. Nous pensons que le cadre innovant fourni ici, qui relie les modèles de distribution d'espèces et de connectivité des paysages aux changements climatiques et d'usage/couverture des sols, constitue une approche prometteuse pour affiner l'évaluation des effets complexes des changements globaux sur la biodiversité. Dans cette étude, nous avons mis en évidence (1) que les changements de composition en essences induits par le climat peuvent jouer un rôle important sur la connectivité des habitats pour les espèces d'oiseaux forestiers communs, et (2) que l'importance de ces effets indirects varie selon le maximum thermique des oiseaux.

Certes intéressante, notre démarche renferme encore plusieurs limites ^[1496], et d'autres études sont nécessaires pour affiner les effets complexes des changements climatiques et d'usage/couverture du sol sur les espèces forestières à l'échelle régionale, en particulier dans les paysages forestiers moins hétérogènes ou dans les paysages agricoles ou urbanisés.

5.4.4 Intégrer la connectivité paysagère dans la séquence ERC

5.4.4.1 Contexte

En Europe, selon *Corine Land Cover*, l'artificialisation des sols a progressé de 10,7% entre 1990 et 2012 ^[1768, 1769] ⁴⁰². En France métropolitaine, les zones urbaines, qui représentaient 7% du territoire en 1936, recouvrent aujourd'hui 22% du pays, soit 119000 km² ⁴⁰³. Les périodes d'urbanisation les plus fortes sont intervenues entre les années 1955 et 1970, mais la dynamique se poursuit : entre 1999 et 2010, selon l'INSEE, 1368 communes considérées comme rurales sont devenues urbaines, la plupart ayant été absorbées par des agglomérations existantes ⁴⁰³. La croissance des surfaces urbaines ne s'explique pas que par l'augmentation de la population. En effet, la surface urbanisée par habitant a fortement augmenté et a été multipliée par 2,2 environ entre 1936 et 2007 et la surface urbanisée par habitant en ville a elle aussi augmenté sur la période : les villes françaises sont donc moins denses qu'elles ne l'ont été, tandis que le nombre d'habitants au km² reste stable en zone rurale ⁴⁰³. Les données des enquêtes Teruti et Teruti-Lucas montrent une augmentation continue des surfaces considérées comme artificialisées au cours de la période allant de 1984 et 2014 : le rythme moyen

⁴⁰² La France est, du fait de sa vaste superficie, le deuxième plus gros contributeur en valeur absolue (13 200 ha/an), derrière l'Espagne (25 400 ha/an). En valeur relative cependant, la croissance des surfaces artificialisées se situe dans la moyenne européenne, autour de 0,5%/an, à un rythme semblable à celui de l'Italie, environ 5 fois moins rapide qu'en Espagne et deux fois plus rapide qu'en Allemagne (où la population diminue).

⁴⁰³ Source : <http://www.senat.fr/rap/r20-584/r20-5841.html>.

d'artificialisation des sols se situe aux alentours de 60 000 ha/an (et varie entre 50 000 à 80 000 ha/an). Cependant, d'après les fichiers fonciers, disponibles depuis 2006, l'augmentation des terres artificialisées serait nettement plus faible, de l'ordre de 23 000 hectares en moyenne sur 2006-2016. Toujours selon l'enquête Teruti et Teruti-Lucas, ce flux annuel s'oppose aux flux inverses de pertes de terres agricoles qui oscillent selon les années entre -40 000 ha et -100 000 ha/an, les sols naturels se plaçant en position intermédiaire, perdant ou gagnant des surfaces au gré des années ^[1769] 404.

A la suite de la Convention sur la Diversité Biologique de Rio (1992), un grand nombre de pays ont adopté la séquence Eviter, Réduire, Compenser (ERC) pour ralentir l'érosion de la biodiversité ^[1770]. La doctrine relative à la séquence ERC comprend trois étapes pour tenter de neutraliser les impacts des projets d'aménagement sur la biodiversité : (1) éviter les impacts en modifiant l'emprise du projet ou en recherchant d'autres sites d'implantation où les impacts seront moins importants, (2) réduire les impacts sur le site choisi pour implanter le projet et (3) compenser les dommages résiduels inévitables sur la biodiversité en dehors de l'emprise du projet ^[1770, 1771]. L'objectif "de maintenir, voire le cas échéant d'améliorer la qualité environnementale des milieux naturels concernés à l'échelle territoriale pertinente" nécessite des mesures compensatoires au moins équivalentes qualitativement et quantitativement en termes écologiques, afin de conduire à l'absence de "perte nette de biodiversité" ^[1772]. Cette doctrine insiste également sur le caractère pérenne des effets, sur l'additionnalité des mesures aux autres actions publiques, et sur l'obligation de mesurer la compensation engagée par un suivi ^[1772]. A l'heure actuelle, des politiques visant l'absence de perte nette de biodiversité ont été mises en place dans plus de 80 pays ^[1773] et portent sur différentes composantes de la biodiversité ^[1774, 1775]. En France, la séquence ERC s'applique en théorie à l'ensemble de la biodiversité, mais n'est mise en place en pratique que lorsque des réglementations spécifiques existent ^[1776] : espèces et habitats protégés (zones Natura 2000), zones humides et boisées [Loi pour la Reconquête de la Biodiversité, de la Nature et des Paysages, Loi n°2016-1087 du 8 août 2016, et Loi sur l'eau (L 214-1 et suiv.)].

Jusqu'à présent, les évaluations environnementales ont assez mal pris en compte les impacts des projets de développement à l'échelle du paysage ^[1777] ou ne sont pas planifiées assez tôt à l'avance pour inclure l'ensemble de la séquence ERC, notamment la phase d'évitement ^[1778-1780]. Pourtant, les travaux de la Commission Européenne⁴⁰⁵ soulignent l'importance de considérer la connectivité des sites impactés à l'échelle du paysage et plusieurs pays ont intégré la prise en compte des processus écologiques à l'échelle du paysage dans l'application de la séquence ERC (voir l'exemple des Pays-Bas dans l'ouvrage de Wende *et al.* ^[1781]). La Loi sur la Reconquête de la Biodiversité, de la Nature et des Paysages oblige en théorie les aménageurs à évaluer l'impact de leur projet au-delà de son emprise directe, notamment sur le volet compensation (article 69) : "*Les mesures de compensation sont mises en œuvre en priorité sur le site endommagé ou, en tout état de cause, à proximité de celui-ci afin de garantir ses fonctionnalités de manière pérenne*". Le cadre méthodologique de l'évaluation environnementale a donc récemment évolué, mais ne précise pas bien comment procéder pour respecter l'objectif de conservation de la connectivité. À l'inverse, les études qui abordent la conservation de la connectivité proposent des actions de protection et de restauration pour compenser les effets négatifs de la perte et de la fragmentation de l'habitat, mais sans faire référence explicitement à la stratégie pas de perte nette (PPN) (voir néanmoins Bruggeman *et al.* ^[1777], Kujala *et al.* ^[1780] et plus récemment Tarabon *et al.* ^[1429, 1677, 1782]).

L'application actuelle de l'objectif PPN a en effet plusieurs limites. Tout d'abord, n'importe quel projet de développement peut avoir un impact sur la biodiversité dès lors qu'on considère le contexte paysager dans lequel il est implanté, puisqu'un projet peut détériorer, voire supprimer les connexions et donc les flux d'espèces entre les taches d'habitat ^[1494]. Ce type d'impact n'est pas quantifié lorsqu'on restreint l'évaluation

⁴⁰⁴ A noter toutefois que les chiffres des enquêtes Teruti et Teruti-Lucas, qui concernent les sols naturels (sols forestiers et autres sols), ne s'accordent pas du tout avec les données de suivis de l'IGN : L'IGN annonce une hausse de la superficie forestière d'environ 90 000 ha par an depuis 1985, et un maintien de cette hausse de 2005 à 2016 ^[321], là où l'enquête Teruti-Lucas voit une légère baisse des surfaces boisées au cours de la même période ^[1769].

⁴⁰⁵ Cf. https://ec.europa.eu/environment/nature/biodiversity/nnl/index_en.htm

environnementale à l'emprise du projet d'aménagement. Par ailleurs, les zones de compensation sont souvent envisagées à proximité du site impacté sans tenir compte de la connectivité. Le premier critère d'un site de compensation est la qualité potentielle espérée de la zone après restauration ou aménagement, mais sa localisation spatiale n'est pas analysée au regard du gain potentiel de connectivité qu'il peut procurer ^[1494]. Or, une tache d'habitat créée en compensation peut être isolée d'autres taches de même nature, alors qu'un placement optimisé dans le réseau de taches peut la rendre bien plus fonctionnelle en augmentant la possibilité de colonisation d'individus et d'espèces depuis et – à terme – vers les taches voisines ^[1765, 1783]. Enfin, la politique de compensation écologique actuelle sous-estime les impacts cumulés de plusieurs petits projets de développement au sein d'un territoire ^[1784-1786]. Mieux prendre en compte la conservation de la connectivité dans la stratégie de PPN représente donc un défi pour aborder les impacts des projets d'aménagement sur la biodiversité et les solutions pour les éviter, les réduire ou les compenser à l'échelle du paysage ^[1780, 1787, 1788].

5.4.4.2 Objectifs

Nous proposons donc d'améliorer la stratégie PPN en adoptant une méthode d'évaluation des impacts environnementaux à l'échelle du paysage ^[1494, 1789]. Nous illustrons l'apport de cette démarche en l'appliquant à un réseau d'habitat virtuel. Dans ces deux articles ^[1494, 1789], nous discutons des avantages de l'approche proposée, présentons ses limites et ses possibles améliorations avant d'insister sur le besoin de convergence d'objectifs et de moyens entre les trois grandes politiques publiques de conservation de la biodiversité. Les points-clés de ces articles sont exposés ci-dessous.

5.4.4.3 Démarche

5.4.4.3.1 Intégrer la notion de quantité d'habitat atteignable dans la stratégie PPN

L'approche proposée repose sur la modélisation de la quantité d'habitat atteignable par l'indice *EC* (cf. § 4.4.1) en intégrant une enveloppe paysagère autour du projet d'aménagement (les règles préconisées sont présentées ci-dessous au § 5.4.4.4.1). Pour intégrer la connectivité paysagère dans la stratégie PPN, nous posons les trois questions séquentielles suivantes :

- (1) Où installer un projet de développement dans le paysage pour avoir un impact minimal sur la quantité d'habitat atteignable selon *EC* ?
- (2) Une fois l'emprise du projet de développement choisie, où et comment réduire les impacts sur la quantité d'habitat atteignable ?
- (3) Étant donné le projet et ses mesures de réduction, où et comment améliorer le réseau d'habitats en dehors de l'emprise du projet afin de maximiser les gains de quantité d'habitat atteignable et atteindre l'absence de perte nette de quantité d'habitat atteignable ?

Pour répondre à ces trois questions, différents scénarios sont successivement testés et comparés afin de déterminer les meilleures solutions selon leur efficacité à éviter, réduire et compenser la perte d'habitat atteignable résultant de la construction du projet.

5.4.4.3.2 Application à un graphe virtuel : évitement, réduction et compensation des impacts

Nous illustrons notre démarche à partir d'un graphe fictif construit de manière à refléter le réseau d'habitat d'une espèce virtuelle⁴⁰⁶ (Figure 125a).

Évitement des impacts : nous avons simulé l'impact de la construction d'une infrastructure linéaire de transport (ILT) qui traverse le paysage du nord au sud et supprime certains liens de dispersion dans le réseau. L'analyse indique que le tracé A a le moins d'impact, alors que les tracés H et I ont un impact jusqu'à 7,5 fois plus élevé (Figure 125b-c).

⁴⁰⁶ Comme il s'agit d'un cas fictif, nous ne détaillons pas la construction du graphe pour une espèce cible et renvoyons au § 4.4.1. Les analyses ont été réalisées avec *Conefor*, mais peuvent aussi être réalisées avec *Graphab*.

Réduction des impacts : nous avons choisi de retenir le tracé H pour la démonstration, mais dans la réalité nous chercherions sans doute un tracé qui offre un compromis entre éviter les impacts et tenir compte des contraintes techniques, financières ou d'enjeux d'ordre politique. Une fois le tracé choisi, différents scénarios de réduction d'impact sont comparés entre eux et avec l'état initial (Figure 126). Ici, nous avons supposé que l'impact peut être réduit en installant des écoponts le long de l'ILT. Les quatre scénarios de réduction ont été classés en fonction de leur capacité à restaurer la quantité d'habitat atteignable (Figure 126e).

Compensation des impacts : une fois l'implantation de l'ILT choisie, des raisons techniques ou financières peuvent empêcher de construire autant d'écoponts que de liaisons interrompues. Dans notre exemple, nous avons supposé que seul l'écopont qui reconnecte les taches 8 et 10 a pu être construit. L'impact résiduel du projet après l'opération de réduction doit donc être compensé. Différentes mesures de compensation peuvent être proposées : (1) augmenter la surface de taches existantes, (2) créer ou restaurer des liens entre les taches et (3) créer de nouvelles taches et leurs liens associés. Nous avons proposé cinq scénarios à partir du tracé H avec réduction des impacts par restauration du lien 8-10 afin d'illustrer cette étape (Figure 127).

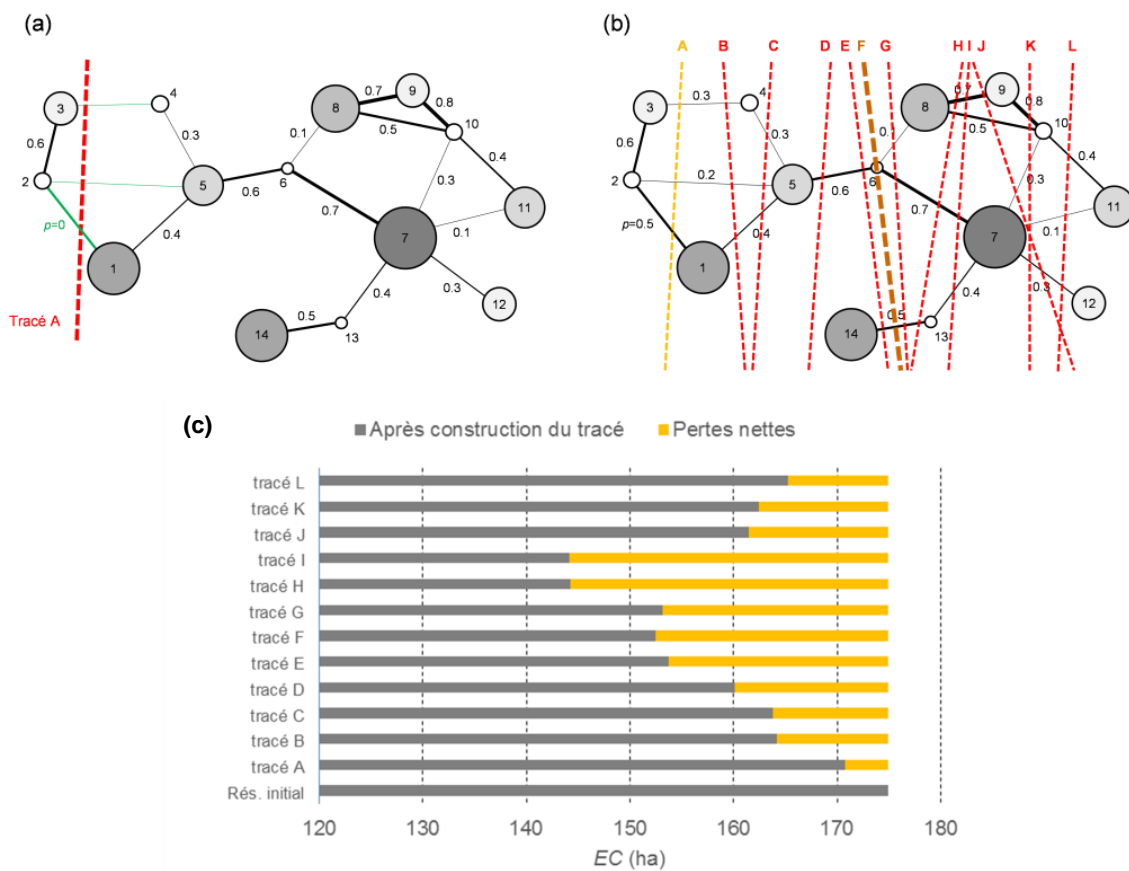


Figure 125. Évitement des impacts : (a) modification du réseau d'habitat après mise en place de l'infrastructure de transport linéaire (tracé A en rouge) supprimant trois liaisons du graphe (indiquées en vert) ; (b) test successif des douze itinéraires potentiels pour identifier l'itinéraire à impact minimal ; à noter que le tracé F est le seul tracé qui détruit une tache d'habitat (tache 6) ; (c) Pertes nettes en quantité d'habitat atteignable (EC) après construction du tracé : le tracé A est le moins impactant, les tracés H et I sont les plus impactants. Tiré de Bergès *et al.* [1789].

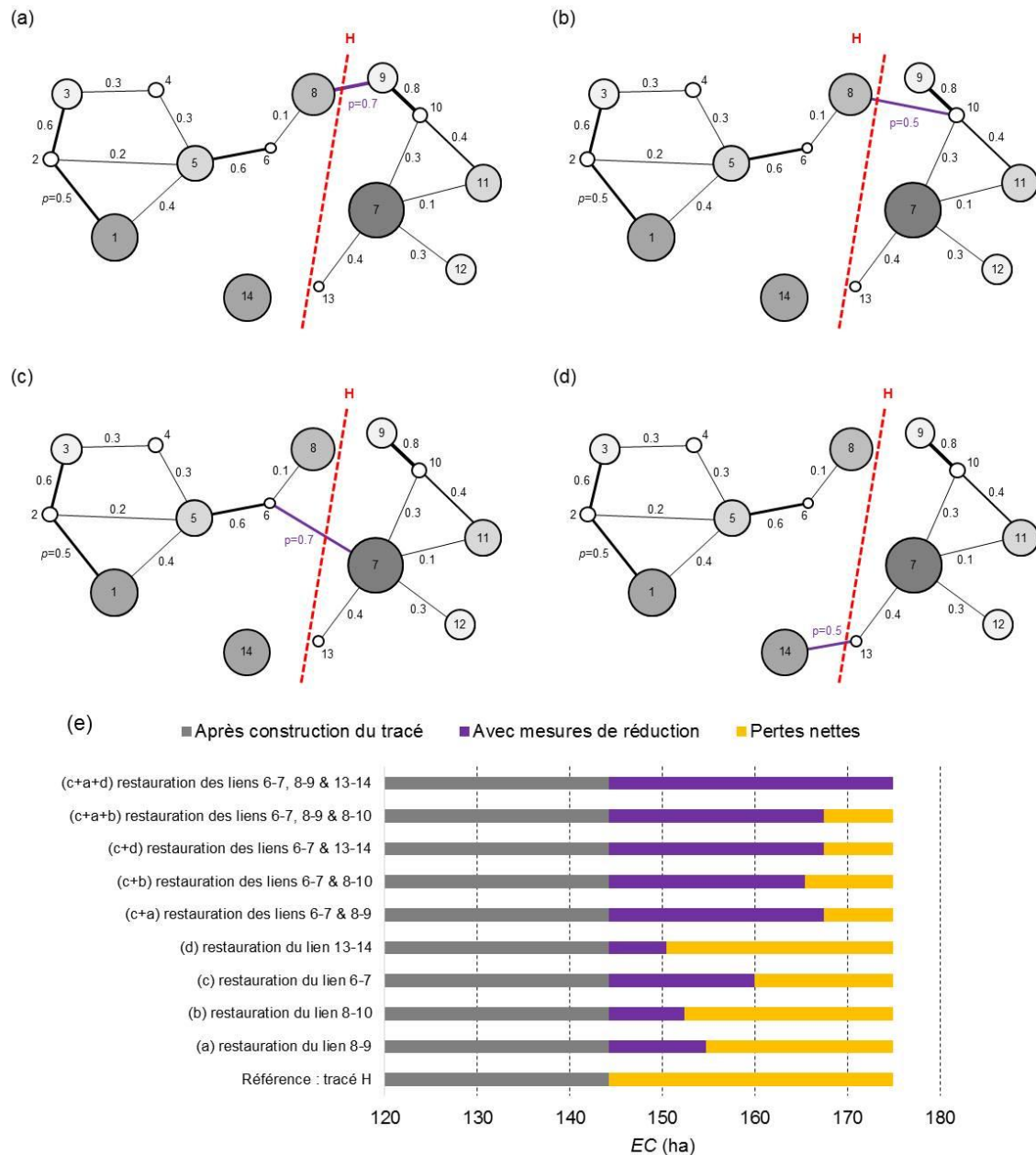


Figure 126. Réduction des impacts calculée après mise en œuvre du tracé H pour différents emplacements possibles d'écoponts qui conduisent au rétablissement des liens 8-9, 8-10, 6-7 ou 13-14 (a-d). Les changements du graphe liés aux mesures de réduction apparaissent en violet. (e) Bilan des gains apportés par les scénarios de réduction et pertes nettes en quantité d'habitat atteignable (EC) : s'ajoutent aux 4 scénarios de restauration des liens 5 scénarios montrant comment optimiser la réduction des impacts par plusieurs écoponts en suivant une procédure d'ajout pas-à-pas des écoponts. A la première étape, on garde le lien 6-7 (c), à la seconde le lien 8-9 (c+a), puis à la troisième le lien 13-14 (c+a+d). Sur cet exemple, après mise en place de ces trois écoponts, EC indique que l'ILT n'a théoriquement plus d'impact. Tiré de Bergès *et al.* [1789].

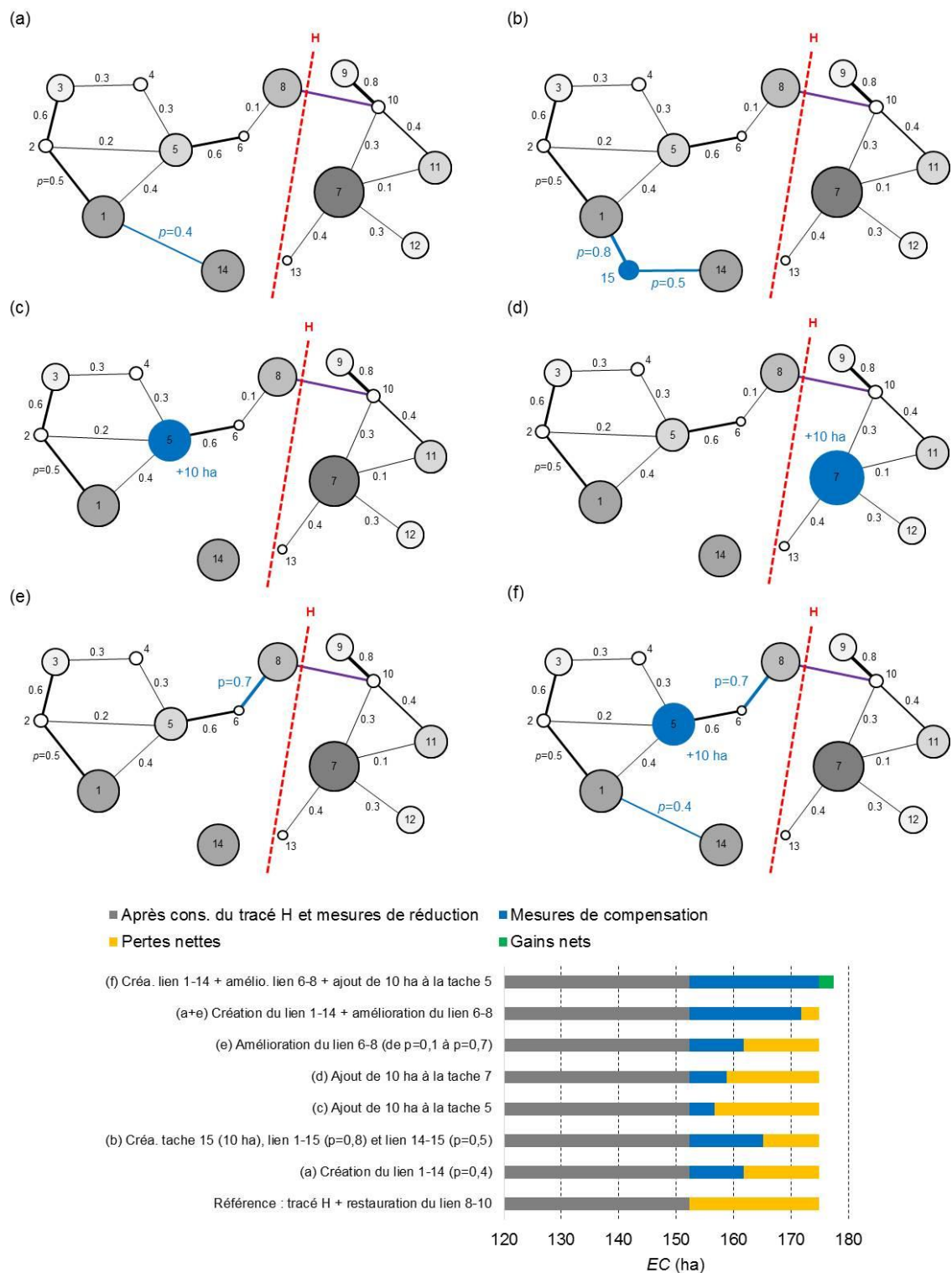


Figure 127. Compensation des impacts après mise en œuvre du tracé H et application des mesures de réduction (écopont restaurant le lien 8-10, en violet). Six mesures de compensation sont représentées : **(a)** création d'un corridor entre les taches 1 et 14 ; **(b)** création d'une nouvelle tache 15 entre les taches 1 et 14 et des liens associés (1-15 et 14-15) ; **(c)** ajout de 10 ha à la tache 5 ; **(d)** ajout de 10 ha à la tache 7 ; **(e)** amélioration du lien 6-8 ; **(f)** cumul de ces trois mesures. Les changements du graphe liés aux mesures de compensation apparaissent en bleu. **(g)** Bilan des gains apportés par les mesures de compensation et pertes nettes en quantité d'habitat atteignable (EC). Seul le cumul des trois mesures (création du lien 1-14, amélioration du lien 6-8 et ajout de 10 ha à la tache 5) permet d'obtenir un gain net de quantité d'habitat atteignable par rapport au réseau initial. Tiré de Bergès *et al.* [1789].

5.4.4.4 Discussion

5.4.4.4.1 Quelle échelle d'analyse ?

Un point important préalable à la modélisation est la définition de l'étendue spatiale du réseau d'habitat, au-delà de l'emprise du projet. La taille de la zone d'influence du projet va dépendre de l'emprise spatiale du projet de développement, de la capacité de dispersion des espèces étudiées, ainsi que de la disponibilité de données d'observations de ces espèces, et de géodonnées environnementales (dont l'occupation du sol). Nous recommandons d'adapter l'étendue de la zone d'étude à la capacité de dispersion des espèces étudiées en appliquant une zone tampon autour de l'emprise du projet, dont la taille sera au moins égale à la distance de dispersion maximale des espèces étudiées. Pour évaluer les impacts cumulés de plusieurs projets, nous recommandons d'abord de définir le polygone incluant toutes les emprises de projets, puis d'appliquer la zone tampon autour de ce polygone. Par exemple, dans le cas de l'aménagement du Grand Stade à Lyon dont l'emprise était de 161 ha, une zone d'étude de 144 km² a été définie autour du projet en cohérence avec la distance maximale de dispersion de 5000 m et 2000 m des deux mammifères étudiés : écureuil roux et blaireau européen ^[1429].

5.4.4.4.2 Exemples d'application "grandeur nature" de la démarche

Le Tableau 20 synthétise les études de connectivité qui ont porté sur une, deux ou trois étapes de la séquence ERC (en général sans référence explicite à la stratégie PPN), mais aucune ne concerne l'intégralité de la séquence ERC, à savoir une phase d'évitement (où plusieurs localisations d'implantation du projet auraient été comparées, comme dans notre exemple virtuel), une phase de réduction puis une phase de compensation.

La question de l'évitement des impacts a été abordée dans des exemples de projets de construction d'autoroutes ou de lignes ferroviaires à grande vitesse, avec la comparaison de plusieurs scénarios de tracé d'infrastructure ^[1790, 1791]. Dans ces travaux, l'analyse a indiqué qu'un des tracés possibles présentait une perte minimale de connectivité à l'échelle régionale.

La réduction des impacts a été appliquée à la diminution de l'effet barrière des infrastructures de transport en hiérarchisant l'emplacement de passages à faune le long de réseaux autoroutiers, soit pour le réseau des zones forestières Natura 2000 au Pays Basque ^[978], pour le réseau d'habitats de huit guildes d'espèces en Isère ^[1675] ou celui de 13 mammifères carnivores de la péninsule ibérique ^[1678]. A ce titre, il est intéressant de souligner la similitude entre la notion de "quantité d'habitat atteignable" selon Saura *et al.* ^[1001] et la notion de "quantité d'habitat accessible" proposée dans le domaine de l'écologie des routes, qui correspond à la quantité d'habitat accessible depuis le réseau d'habitat sans croiser aucune route ^[1792]. Mais contrairement au concept d'Eigenbrod *et al.* ^[1792], qui se focalise sur l'effet des routes, la définition de Saura *et al.* ^[1001] étend la notion de "quantité d'habitat accessible" à l'effet de toute la matrice paysagère.

Les questions d'évitement et de réduction ont été analysées conjointement dans le projet de construction du Grand Stade de Lyon ; une analyse de connectivité couplée à un modèle de distribution d'espèce a évalué l'impact de cet aménagement sur la quantité d'habitat atteignable de trois mammifères communs et menacés par les activités humaines : écureuil roux, blaireau d'Eurasie et hérisson européen ^[1677] ; elle a permis de proposer les meilleurs emplacements de mesures d'évitement et de réduction dans l'emprise du site (création de prairies, haies et bosquets et aménagement de passage à faune aériens ou souterrains, selon les possibilités techniques offertes par le site). Les simulations identifient un scénario d'implantation optimisée de ces mesures qui apporte un gain significatif par rapport aux mesures effectivement réalisées lors du projet, et aurait permis d'atteindre l'objectif de PPN selon l'EC pour les trois mammifères ^[1677].

Tableau 20. Synthèse des articles utilisant des graphes paysagers et/ou des indices de connectivité pour évaluer l'impact environnemental de projets d'aménagement. Le tableau indique les étapes de la séquence ERC abordées : évitement (E), réduction (R) ou compensation (C). ILT : infrastructure linéaire de transport. Nous renvoyons aux publications pour les détails sur les indices de connectivité utilisés.

Publication	Pays	Type de projet	Espèce cible	Indices de connectivité	Étape de la séq. ERC	Réf. à la strat. PPN
Vasas <i>et al.</i> [1791]	Hongrie, Ukraine	ILT	Coléoptères carabiques	core index, reachability index	E	Non
Girardet [1790]	France	ILT	Esp. virtuelles (gamme de domaine vital and de distance de dispersion)	PC	E, R	Non
Gurrutxaga <i>et al.</i> [978]	Espagne	ILT	Esp. forestières (gamme de distance de dispersion)	PC	R	Non
Mimet <i>et al.</i> [1675]	France	ILT	8 espèces virtuelles basées sur 14 espèces réelles ⁴⁰⁷	PC	R	Non
Tarabon <i>et al.</i> [1677]	France	Stade	Écureuil roux (<i>Sciurus vulgaris</i>), Hérisson européen (<i>Erinaceus europaeus</i>) et Blaireau d'Eurasie (<i>Meles meles</i>)	EC	E, R	Oui
Ascensão <i>et al.</i> [1678]	Espagne	ILT	13 mammifères carnivores	IIC, AWM	R	Oui
Tarabon <i>et al.</i> [1782]	France	Urbanisation	20 espèces regroupées par type d'habitat	EC	C	Oui

La question de la planification de la compensation en prévision de l'urbanisation future de la métropole de Toulouse a été abordée par Tarabon *et al.* [\[1782\]](#). La méthodologie basée sur les graphes paysagers et l'indice de connectivité équivalente *EC* a été appliquée à des données empiriques sur l'expansion urbaine future de cette métropole à l'horizon 2040 selon deux scénarios de développement réalistes discutés par les décideurs politiques, et sur 20 espèces regroupées par type d'habitat. L'étude localise les zones les plus intéressantes pour mettre en place de sites de compensation en vue de corriger les effets négatifs de l'urbanisation sur la surface d'habitat, en fonction des gains attendus en termes de quantité d'habitat atteignable [\[1782\]](#).

5.4.4.4.3 Quelle vision pour demain ?

Nous soutenons pleinement un changement de politique environnementale qui aille au-delà d'une vision d'évaluation locale des impacts [\[1793\]](#). Nous pensons que cette politique environnementale serait plus efficace si elle s'appuyait sur une stratégie d'évaluation des impacts environnementaux cumulés de différents projets à l'échelle territoriale [\[1784-1786, 1794\]](#).

Mais nous sommes convaincus qu'il faut aller plus loin et rechercher une convergence d'objectifs et de moyens entre les grands instruments publics pour préserver la biodiversité : l'évaluation environnementale, la trame verte et bleue, Natura 2000 et la stratégie de création des aires protégées [\[1789\]](#). Les politiques publiques dédiées à la conservation des espèces et des milieux doivent être mieux articulées pour ralentir l'érosion de la biodiversité [\[1788\]](#). Étant donné que notre planète est finie, que la population humaine ne cesse de croître et que le mode de vie dans les pays industrialisés est très consommateur d'espace, il se crée une concurrence croissante au niveau de l'espace entre les besoins agricoles, l'urbanisation et les écosystèmes naturels. Dans ce contexte, le "développement humain durable" apparaît comme un objectif impossible à tenir et nous devons désormais revoir nos priorités et fixer des limites. Au lieu de tenter d'élaborer des mécanismes très alambiqués pour remédier aux dégâts causés par le développement économique, il conviendrait avant tout d'adopter une politique de conservation ambitieuse qui anticipe les évolutions futures des changements d'usage des sols à plus large échelle spatiale. Rappelons que l'objectif n°11 d'Aichi visait à atteindre en 2020 pour chaque pays

⁴⁰⁷ Les critères concernent les préférences d'habitat, les distances de déplacement journaliers et de dispersion et la surface d'habitat minimale pour héberger une population viable.

"au moins 17% des zones terrestres et d'eaux intérieures... conservées au moyen de réseaux écologiquement représentatifs et bien reliés d'aires protégées... et d'autres mesures de conservation efficaces par zone" [87], et que l'objectif pour 2030 est désormais de passer à 30% dans la nouvelle stratégie (cf. § 2). Cet objectif doit se traduire opérationnellement par l'identification des secteurs du territoire qui ne doivent absolument pas être perdus au profit des besoins humains, car ces secteurs assurent les flux biologiques au sein de nos paysages de plus en plus anthropisés [1789]. Pour mettre un terme à l'érosion de la biodiversité – ou du moins la ralentir de manière significative –, il nous apparaît urgent d'identifier les corridors écologiques les plus importants qui relient de manière fonctionnelle le réseau des aires protégées et de consacrer la majeure partie des efforts de protection et de restauration sur ces liaisons vitales, en s'inspirant du travail de planification des corridors écologiques réalisé en Espagne au niveau des zones forestières Natura 2000 [1795].

5.4.4.5 Conclusions et perspectives

Le point de départ de notre réflexion est que les impacts des projets d'aménagement sur la biodiversité doivent être évalués en considérant le paysage et l'ensemble des habitats naturels et semi-naturels présents autour de la zone concernée par le projet d'aménagement, en tenant compte de la distance de dispersion maximale des espèces potentiellement impactées. De cette réflexion, nous tirons trois propositions essentielles.

En premier lieu, s'appuyant sur des tentatives précédentes [1429, 1677, 1780, 1796, 1797], nous proposons que la conservation de la connectivité soit incluse dans l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité et traduite par un nouvel indicateur "d'absence de perte nette de quantité d'habitat atteignable" [1789].

Ensuite, et sans attendre une révision réglementaire, nous conseillons aux services instructeurs en charge de l'application de l'évaluation environnementale d'inclure cet indicateur dans leur demande et aux bureaux d'étude d'intégrer notre approche basée sur les graphes paysagers et l'indice *EC*. Nous pensons en particulier au cas où le projet concerne un corridor écologique identifié dans le schéma régional d'aménagement, de développement durable et d'égalité des territoires (SRADDET) et le schéma de cohérence territoriale (SCoT).

Enfin, sur le plan de la gouvernance, à la suite de Chaurand *et al.* [1788], nous préconisons une meilleure intégration des politiques de conservation de la biodiversité en France afin de mettre en cohérence spatiale l'ensemble des enjeux de conservation de la biodiversité : la Loi pour la Reconquête de la Biodiversité, de la Nature et des Paysages, le SRADDET, Natura 2000 et la Stratégie de Création des Aires Protégées.

Je poursuivrai donc l'application de ces approches dans le cadre des continuités écologiques et de l'identification des sites naturels de compensation (SNC) à l'échelle territoriale. Un article technique sur l'apport de la modélisation des réseaux écologiques à la mise en œuvre des SNC vient de paraître dans la revue *Sciences Eaux et Territoires* dans un numéro thématique consacré aux SNC [1798]. Je participe également à un groupe de travail TVB-ERC⁴⁰⁸ animé par INRAE, dont le but est de rédiger un guide de mise en œuvre d'un outil opérationnel pour prendre en compte les continuités écologiques dans le cadre de la séquence ERC (travail en cours, démarré en 2021). J'essaie autant que possible de convaincre d'adopter la logique d'identification des secteurs du territoire qui ne doivent absolument pas être aménagés.

5.4.5 Rôle des haies et des petits bois pour maintenir et améliorer la connectivité forestière dans les paysages agricoles et urbanisés

5.4.5.1 Contexte

L'intensification de l'agriculture et l'urbanisation ont entraîné dans de nombreuses régions du monde la perte et la fragmentation des milieux forestiers tempérés, les réduisant à de petits fragments dispersés dans une matrice paysagère dominée par l'homme [1799]. Dans ces zones d'agriculture intensive, la majeure partie de la

⁴⁰⁸ Intégrer les continuités écologiques dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser des plans, programmes et projets.

biodiversité restante se trouve dans les éléments semi-naturels, c'est-à-dire les haies et les petits bois, mais aussi les talus de fossés, les bords de routes et les bordures enherbées de champ qui ne sont pas utilisés pour la production agricole [\[1800-1802\]](#).

Pour atténuer les effets négatifs de la perte et de la fragmentation des habitats, les biologistes de la conservation conseillent généralement des mesures de gestion et d'aménagement du paysage qui permettent de rétablir la connectivité entre les parcelles isolées, par le biais des veines vertes ou *green-veining* [\[1803\]](#) ou de la restauration des réseaux de haies [\[1804\]](#) (cf. aussi § 3.5.3.1). Ces éléments linéaires constituent des corridors qui facilitent le mouvement des individus entre les parcelles isolées des habitats résiduels, stimulant le flux génétique, diminuant les fluctuations de niveau de populations et réduisant ainsi le risque d'extinction [\[1417, 1804, 1805\]](#).

Parmi ces éléments, les haies⁴⁰⁹ et les fragments boisés ou petits bois⁴¹⁰ jouent un rôle crucial pour la conservation, notamment le maintien à long terme des espèces forestières [\[66, 1645, 1806, 1808-1810\]](#). Une importante littérature a souligné depuis une quarantaine d'années leur fonction de conduit et d'habitat pour de nombreuses espèces [\[817, 1005, 1803, 1811-1819, 1820, 1821\]](#), à contre-courant de la perception que les petits fragments boisés sont des puits écologiques incapables de maintenir des populations viables [\[1808\]](#). Des travaux récents menés à l'échelle mondiale soulignent que les petits fragments boisés résiduels isolés dans des paysages très fragmentés jouent un rôle disproportionné par rapport à la surface occupée pour la conservation de la biodiversité [\[1822\]](#)⁴¹¹.

Les haies ont fortement décliné dans les paysages agricoles européens au cours des 50 dernières années [\[1823-1828\]](#). Les statistiques de l'enquête nationale TERUTI indiquent une diminution de la surface totale des haies et bosquets⁴¹² de 632000 ha entre 1982 et 2018 (-28%, soit 0,9% par an) [\[1829\]](#). Cette suppression a été réalisée par les agriculteurs eux-mêmes au niveau de leur parcelle ou par des programmes de réaffectation des parcelles au niveau des communes. En France, la disparition des haies est liée en grande partie au remembrement, qui a débuté après la 1^{ère} Guerre Mondiale et s'est intensifié dans les années 1960 et 1980 [\[1824\]](#)⁴¹³.

Les haies et petits bois constituent une cible idéale pour les actions de planification du paysage visant à améliorer la connectivité des espèces dans les paysages fragmentés. La préservation des haies et des petits bois, la plantation de nouvelles haies et leur gestion sont largement encouragées par la politique agricole commune (PAC) dans les paysages agricoles de l'Union Européenne. Ces mesures font partie des mesures agri-environnementales conçues pour encourager les agriculteurs à protéger et à améliorer l'environnement sur leurs terres agricoles, en les rémunérant pour la fourniture de services environnementaux⁴¹⁴ [\[1830\]](#).

La protection et la restauration de ces petits éléments boisés est cruciale pour la conservation de la biodiversité dans les paysages agricoles. Des projets de conservation et de restauration sont ainsi mis en œuvre pour répondre à cet objectif, mais la dimension spatiale du projet est en général omise, ou se base sur des principes de restauration de la connectivité très basiques (voir par exemple [\[1831\]](#)). Or, comme d'autres enjeux de conservation de la connectivité (cf. § 5.4.1 et 5.4.6), les graphes paysagers et les indices de quantité

⁴⁰⁹ Définies comme les lignes continues ou rapprochées d'arbustes et d'arbres.

⁴¹⁰ La surface maximale des petits bois n'est pas bien définie : entre 1 et 50 ha selon Decocq *et al.* [\[1806\]](#) ; moins d'1 ha selon Cadavid-Florez *et al.* [\[1807\]](#).

⁴¹¹ Les auteurs ont testé l'hypothèse selon laquelle les petites taches d'habitat relativement isolées et de forme très complexe dans des paysages fragmentés ont tendance à avoir une valeur de conservation plus élevée, selon un critère de complémentarité et de représentativité, qu'une zone d'habitat de taille similaire dans des taches contiguës de végétation intacte et de forme moins complexe.

⁴¹² A noter que ce qui est considéré comme haies et bosquets n'est pas défini précisément dans l'enquête TERUTI. La surface des haies et bosquets en France métropolitaine est évaluée à 1,6 M ha en 2018.

⁴¹³ Environ 15 M d'ha ont été remembrés à ce jour en France. Les remembrements successifs ont affecté avant tout les paysages d'openfield et, dans un second temps, les paysages de bocages, supprimant près de 750 000 km de haies vives. Les régions sur lesquelles le remembrement s'est exercé à grande échelle étaient les régions les moins accidentées comme le nord de la France ou la Bretagne. Sur ces territoires, la suppression des obstacles physiques (haies, fossés, chemins) permettait de tirer le meilleur parti de la mécanisation des exploitations. Source : Wikipedia.

⁴¹⁴ PSE : Paiement pour services environnementaux.

d'habitat atteignable permettent aux aménagistes et gestionnaires d'optimiser l'intérêt écologique des plans de conservation et de restauration [1425, 1668, 1765, 1779, 1783]. La procédure consiste à simuler la suppression ou l'ajout de nœuds ou de liens dans le graphe et à quantifier l'impact de ces modifications sur une métrique de connectivité, afin d'identifier les principaux nœuds ou liens à conserver ou à restaurer (cf. § 4.4.1.2). Dans le cas des haies, l'analyse consiste à conserver ou à restaurer les chemins de résistance minimale existant entre les taches d'habitat [1668, 1779, 1832, 1833].

Toutefois, dans le cas de la suppression de taches ou liens, Foltête [1834] souligne que la méthode n'est pas réaliste, car un nœud ou un lien ne peut pas être simplement supprimé. Dans des situations réelles, un nœud ou un lien supprimé est en fait remplacé par une autre utilisation du sol. Si la résistance de la matrice ou la topologie locale du graphe est touchée, cet impact est différent des changements résultant de la seule suppression. Même si la hiérarchisation des éléments n'est pas profondément bouleversée, la suppression a tendance à surévaluer la perte d'un nœud ou d'un lien sur la connectivité globale [1834]. Dans notre cas, lorsqu'une haie ou un petit bois est supprimé, l'élément est forcément remplacé par une autre occupation du sol et l'impact de ce changement sur la connectivité doit donc être correctement évalué.

Dondina *et al.* [1668] ont abordé la question de la restauration des haies par une analyse de connectivité basée sur les graphes paysagers. Leur question centrale était la suivante : est-il plus efficace en termes d'actions de restauration de se concentrer sur les corridors existants ou de planifier la plantation de haies dans d'autres secteurs stratégiques qui peuvent créer de nouvelles voies de déplacement pour améliorer la connectivité ? L'étude conclut qu'à effort de restauration donné (+0,7% de surface de nouvelles haies), installer de nouveaux corridors prioritaires permettrait un gain de connectivité plus élevé que concentrer les efforts de restauration à l'amélioration des corridors existants (+38% *versus* +11%). Néanmoins, ce résultat est obtenu sur un seul paysage dont les caractéristiques de composition et de structure sont uniques et il est important de modéliser l'impact de ces deux stratégies dans un autre contexte, voire d'analyser les différences d'impact de ces deux stratégies selon les caractéristiques des paysages et de réseau écologique (quantité d'habitat, configuration des taches, nature de la matrice...). De plus, opposer les deux stratégies n'est pas forcément pertinent d'un point de vue opérationnel, car l'on peut trouver des liens très bénéfiques à la connectivité à la fois parmi les liens à restaurer et parmi les nouveaux liens à installer.

5.4.5.2 Objectifs

A la suite de Dondina *et al.* [1668], nous proposons une méthodologie légèrement différente pour évaluer le rôle des haies et des petits bois comme corridors entre les fragments boisés résiduels pour une guildes d'espèces forestières et pour identifier à quel endroit restaurer ou améliorer les corridors écologiques afin d'améliorer le plus possible la connectivité des habitats forestiers. Plus précisément, nous posons les trois questions suivantes :

- (1) Quel est le rôle global des haies et des petits bois sur la connectivité des paysages pour les espèces forestières ?
- (2) Où se trouvent les haies et petits bois les plus importants pour la conservation de la connectivité actuelle du paysage pour les espèces forestières ?
- (3) Où se trouvent les zones où la restauration de haies ou l'amélioration des corridors écologiques améliorerait le plus la connectivité du paysage pour les espèces forestières ?

Nous appliquons notre méthodologie à un paysage fragmenté dominé par l'agriculture intensive, où la couverture forestière est inférieure à 25% et où le réseau de haies a été en partie détruit (et continue de l'être) par le développement d'une agriculture intensive depuis des décennies. Afin de remplir des objectifs de planification du territoire à but de conservation, nous suivons une "approche générique" basée sur l'habitat 'milieux boisés' associé à la guildes des espèces forestières en utilisant une gamme de distance de dispersion [1425, 1835, 1836]. Ce choix peut être justifié par les ressources limitées disponibles pour inventorier la présence et le mouvement des espèces dans ces paysages.

5.4.5.3 Démarche

5.4.5.3.1 Définition et identification de l'habitat 'haies et petits bois'

Une étape préliminaire consiste à séparer proprement sur la couche d'occupation du sol d'origine⁴¹⁵ ce qui constitue l'habitat et ce qui constitue la mosaïque paysagère. Dans la carte fournie, les haies ont été cartographiées par le CEN de l'Ain comme une catégorie à part mais il reste des similarités entre les haies et d'autres éléments boisés tels que définis et cartographiés par l'IGN-Ifn⁴¹⁶. Plusieurs analyses spatiales et une analyse des motifs morphologiques avec le logiciel *Guidos*^[940] ont été appliquées sur les zones boisées de la couche d'origine afin de les répartir en trois catégories (Figure 128) :

- (1) les taches d'habitat des espèces, qui sont les zones forestières situées à 20 m minimum de la lisière et ayant une surface minimale de 10 ha (couche "taches habitat"). Elles sont au nombre de 191 et représente 13450 ha, soit 16,7% de la zone analysée ;
- (2) l'élément focus de l'étude, qui est constitué par les haies, les peupleraies et les forêts de moins de 40 m de large ou dont la zone cœur est au maximum de 2 ha, dénommé ci-après "haies et petits bois", et qui fait partie de la mosaïque paysagère. Cet élément focus recouvre environ 5600 ha, soit 7% de la zone d'étude ;
- (3) les éléments boisés restants, qui font de plus de 40 m de large et dont la surface est comprise entre 2 et 10 ha, et les lisières des taches d'habitat, tous faisant partie de la mosaïque paysagère. Ils représentent 8,2% de la zone d'étude.

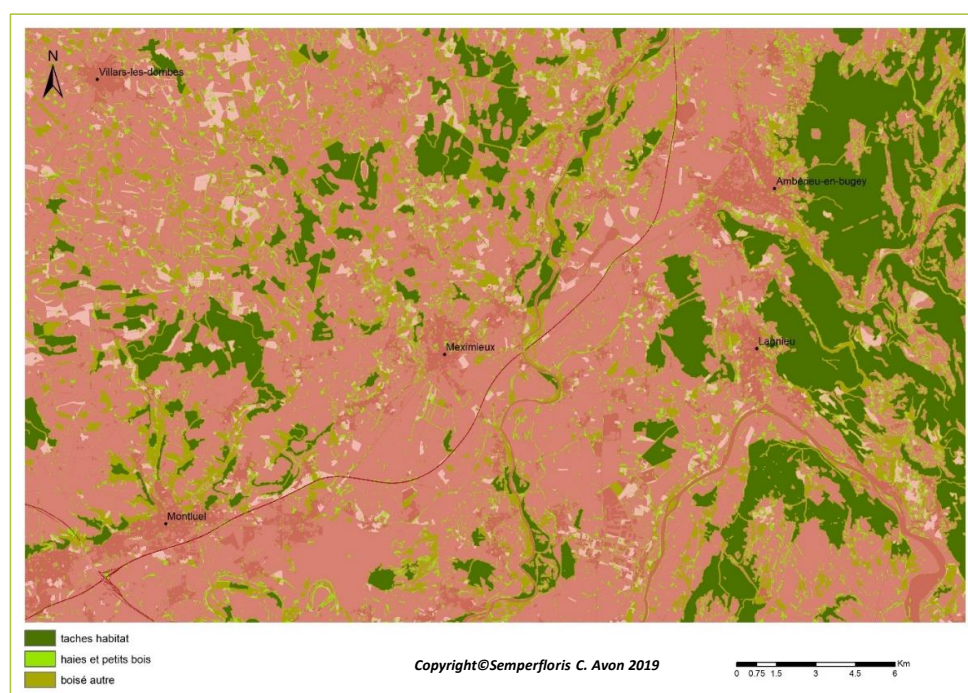


Figure 128. Zone d'étude avec classification préalable des différents éléments boisés (gradient de vert : taches d'habitat, haies et petits bois et autres éléments boisés). Le fond en dégradé figure les coûts à la dispersion (en rose foncé les habitats les plus coûteux, villes et routes principales notamment). On notera le grand ensemble de taches forestières à l'est, alors que les taches forestières sont plus petites et plus isolées à l'ouest de l'autoroute A42. Au centre (vallée de l'Ain), de longues haies et petits bois (ripisylves) apparaissent au sein de grandes zones non forestières.

⁴¹⁵ La carte d'occupation du sol (UMC=5 m) a été préparée et fournie par le CEN de l'Ain dans le projet FEDER Trame verte forestière.

⁴¹⁶ Il est apparu nécessaire d'adjoindre aux haies les petits bois pour deux raisons : (1) ces haies se trouvent régulièrement juxtaposées ou en continuité avec des zones forestières/boisées telles que définies par l'IGN-Ifn, car les haies du CEN Ain peuvent être parfois assez larges et longues, ce qui n'a pas vraiment de sens d'un point de vue cartographique ; (2) les petits bois sont des éléments qui peuvent faciliter la dispersion sans être suffisamment grands pour héberger les espèces, et sont tout autant susceptibles de disparaître que les haies en raison de leur petite taille. Les écarter n'a donc pas de sens non plus d'un point de vue écologique.

5.4.5.3.2 Elaboration du graphe et de la résistance de la matrice

A partir des taches d'habitat, des valeurs de résistance ont été attribuées aux différentes occupations du sol en appliquant les mêmes valeurs pour les carabes et l'écureuil roux. Nous avons choisi une gamme de distance de dispersion s'étendant de 200 m à 15 km ^[1452] : 200 m correspond à la distance de dispersion maximale pour les carabes ; 700, 4000 et 6000 m sont respectivement la distance médiane, maximale, et maximale pour les individus à forte capacité pour l'écureuil ; 10 km et 15 km représentant des distances de dispersion pour de plus gros mammifères ^[1427, 1837]. Néanmoins, pour satisfaire les besoins spatiaux des plus gros mammifères, il faudra envisager des actions de gestion plus ambitieuses pour simuler la mise en œuvre de nouveaux chemins, car ces animaux ont besoin de corridors plus larges que de simples haies ^[1838]. Les analyses de connectivité reposent sur l'utilisation des indices PC_{num} et EC et leurs décompositions (cf. § 4.4.1).

5.4.5.3.3 Quantification du rôle global des haies et petits bois pour la connectivité

Pour quantifier le rôle global des éléments focus dans la connectivité globale du réseau d'habitat, nous avons utilisé l'indice global dPC_{num} ⁴¹⁷ (cf. Équation 12 au § 4.4.1.2). L'élément focus est considéré comme un élément de la mosaïque paysagère facilitant la dispersion. Nous avons réalisé une manipulation de la carte des coûts et calculé l'indice dPC_{num} de manière à ce que le *paysage intact* soit représenté par la cartographie complète sans modification et que le *paysage modifié* soit représenté par la même cartographie mais ne contenant plus aucune haie ou petit bois. Pour modéliser la suppression des haies et petits bois, nous avons considéré le type d'interface adjoint à la haie ^[1834]. Par le biais d'une succession de traitements SIG, le coût de l'élément focus a été remplacé proportionnellement aux coûts attenants dans la mosaïque paysagère pour former le *paysage modifié*. Ainsi, l'algorithme LCP a été exécuté deux fois : la première fois entre les 191 taches d'habitat définies en tenant compte des coûts à la dispersion du *paysage intact*, puis une deuxième fois en tenant compte des mêmes taches d'habitat mais avec les coûts à la dispersion du *paysage modifié*.

Nous avons ensuite comparé la décomposition de l'indice PC_{num} , avant et après suppression des haies et petits bois, selon les trois composantes calculées au niveau de l'ensemble du réseau (PC_{intra} , PC_{direct} et PC_{step} , cf. § 3.5.3.6 et Saura *et al.* ^[1005]).

5.4.5.3.4 Hiérarchisation des secteurs prioritaires (taches et liens) pour conserver la connectivité

L'approche suivie repose cette fois-ci sur l'utilisation de l'indice dPC_k et sa décomposition, telle que décrite au § 4.4.1.2. La manipulation s'opère sur les taches (*patch removal*) et sur les liens existants (*link removal*) puisque l'objectif est de définir la contribution de chaque tache ou lien à la connectivité globale. Contrairement à l'analyse précédente, les éléments supprimés ne sont pas remplacés par un autre habitat dans le graphe, dans la mesure où la hiérarchie de l'importance des éléments reste valable selon Foltête ^[1834].

5.4.5.3.5 Amélioration de la connectivité par la restauration des liens existants

Pour l'instant, nous avons recherché les principaux liens dont l'amélioration contribuerait le plus à augmenter la connectivité sur la base du tracé des chemins de moindre coût existants, et non en tenant compte de toutes les possibilités dans la matrice, comme proposé par Dondina *et al.* ^[1668].

L'amélioration des liens de dispersion n'est pas possible dans tous les types d'occupation du sol. Nous avons ainsi considéré que des haies ne pouvaient être plantées que dans les habitats non imperméabilisés et non aquatiques : les espaces agricoles, y compris les vignes et vergers où la densification du couvert arboré sur un linéaire peut être profitable aux espèces, les prairies et pelouses, les milieux embroussaillés et hétérogènes. Ces nouveaux éléments implantés ont reçu un coût supérieur à celui de l'élément focus, c'est à dire qu'ils sont moins favorables à la dispersion des carabes, de l'écureuil et des autres espèces forestières que les haies et petits bois existants ⁴¹⁸. Afin que les nouvelles haies ne soient pas installées dans des endroits trop

⁴¹⁷ Une valeur négative de dPC_{num} indique ainsi une perte de connectivité, et une valeur positive un gain de connectivité.

⁴¹⁸ En effet, il faut du temps pour les caractéristiques écologiques favorables aux espèces (hauteur, canopée) se développent et que les espèces s'habituent à ces nouveaux éléments ^[1677].

perturbés, dans l'objectif d'optimiser l'effort nécessaire à leur implantation, tous les pixels modifiables situés à moins de 20 m des habitats anthropiques (urbain diffus, dense, carrières, autoroutes, routes et voies ferrées) ont reçu un coût encore supérieur.

Tous les pixels modifiables ont été modifiés sous le *LCP* identifié dans le graphe initial, avec pour effet de réduire la distance de coût des liens. Pour évaluer l'apport de la restauration du lien k , le graphe est recalculé avec sa valeur de distance de coût modifiée, et la différence dPC_k quantifie l'augmentation de connectivité due à l'amélioration du lien k considérant son rôle dans la dispersion à longue distance au sein du réseau d'habitat⁴¹⁹.

En complément, nous avons réitéré le calcul du PC_{num} global et sa décomposition avec tous les liens modifiés afin d'évaluer le cumul des changements apportés à la connectivité globale du réseau d'habitat. Bien qu'il ne soit pas réaliste que tous les liens du réseau soient complétés avec de nouvelles haies, ce calcul permet d'évaluer (1) ce que pourrait être la connectivité dans un paysage où le réseau de haies aurait été mieux préservé et (2) sur quelle composante de la connectivité du réseau agit l'implantation de ces nouvelles haies.

5.4.5.4 Principaux résultats

5.4.5.4.1 Quantification du rôle global des haies et petits bois pour la connectivité

A partir du graphe paysager basé sur les zones forestières de plus de 10 ha et distantes de plus de 20 m de la lisière, l'algorithme du chemin de moindre coût (*LCP*) identifie 324 chemins de moindre coût reliant directement entre elles les 191 taches d'habitat pour le *paysage intact*, alors que 310 liens sont identifiés lorsque les haies et petits bois ont disparu de la mosaïque paysagère au profit des habitats adjacents dans le *paysage modifié*. Sans l'élément focus, la moyenne des distances de coût cumulée est multipliée par 8,2 et la médiane est multipliée par 9,3 fois, reflétant l'augmentation considérable du coût de déplacement pour les espèces si ces éléments étaient perdus. La perte de connectivité évaluée par l'indice PC_{num} est de 10,6% à 200 m, de 26% à 4000 m et de près de 30% au-delà de 6000 m. Cette baisse serait encore plus forte si les haies et petits bois avaient été intégrés comme habitat dans l'analyse.

Cette forte baisse de connectivité est en grande majorité due à la perte des connexions au-delà des liaisons directes, tel que l'indique la très forte chute de l'indice PC_{step} , en particulier après 4000 m (Figure 129). L'écart devient notable dès 700 m, qui correspond à la médiane de dispersion de l'écureuil et s'accroît après 4000 m, distance de dispersion maximale pour les individus à comportement de dispersion moyen ^[1837]. Les liaisons à longue distance deviennent très difficiles, limitant l'échange d'individus et de gènes entre les populations. Dans une proportion moindre, les flux directs (PC_{direct}) sont affectés pour les espèces de faible à moyenne capacité de dispersion, notamment de 700 à 4000 m, car pour ces espèces la probabilité de dispersion a chuté plus fortement que pour les espèces à forte capacité de dispersion.

⁴¹⁹ Les valeurs les plus élevées de dPC_k indiquent les liens de dispersion dont l'amélioration est la plus profitable à la connectivité pour les différentes espèces forestières.

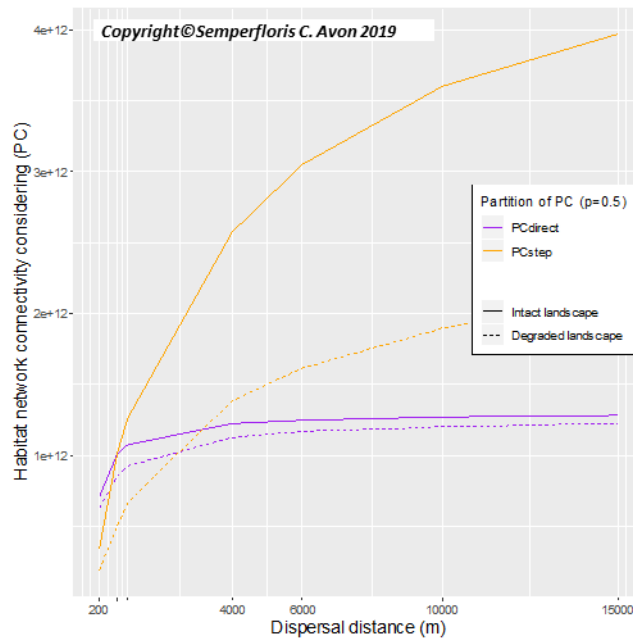


Figure 129. Décomposition de l'indice PC_{total} reflétant la connectivité globale du réseau d'habitat pour les espèces forestières, en fonction de différentes distances de dispersion. PC_{direct} représente les flux de dispersion entre les taches et PC_{step} représente le rôle des éléments connecteurs à longue distance (cf. § 3.5.3.6), dans le paysage intact (ligne pleine), et dans le paysage où les haies et petits bois auraient disparu (ligne pointillée).

5.4.5.4.2 Hiérarchisation du rôle de chaque élément du réseau existant

Concernant les liens majeurs pour le maintien de la connectivité, 11 liens sur 16 sont identifiés en commun pour les espèces ayant des distances de dispersion de 700 à 15 km, ce qui permet de dire que préserver ces 11 liens de dispersion peut grandement contribuer à conserver la connectivité du réseau d'habitats pour un ensemble d'espèces forestières aux caractéristiques proches de celles étudiées. Mais comme nous l'avons vu avant, la distance de 4000 m est une distance critique pour la connectivité du réseau en particulier pour le rôle de stepping-stones. Considérant les distances de dispersion faible, sept liens communs sont identifiés de 200 à 1000 m, et cette proportion pourrait être plus importante en excluant 200 m qui est une distance très faible et établit un réseau très différent des autres. En considérant seulement les distances moyennes à grandes (4000 m à 15 km), 14 liens sur 16 sont communs, montrant ainsi que ce sont quasiment toujours les mêmes liens qui servent à établir des connections entre des populations éloignées (Figure 130).

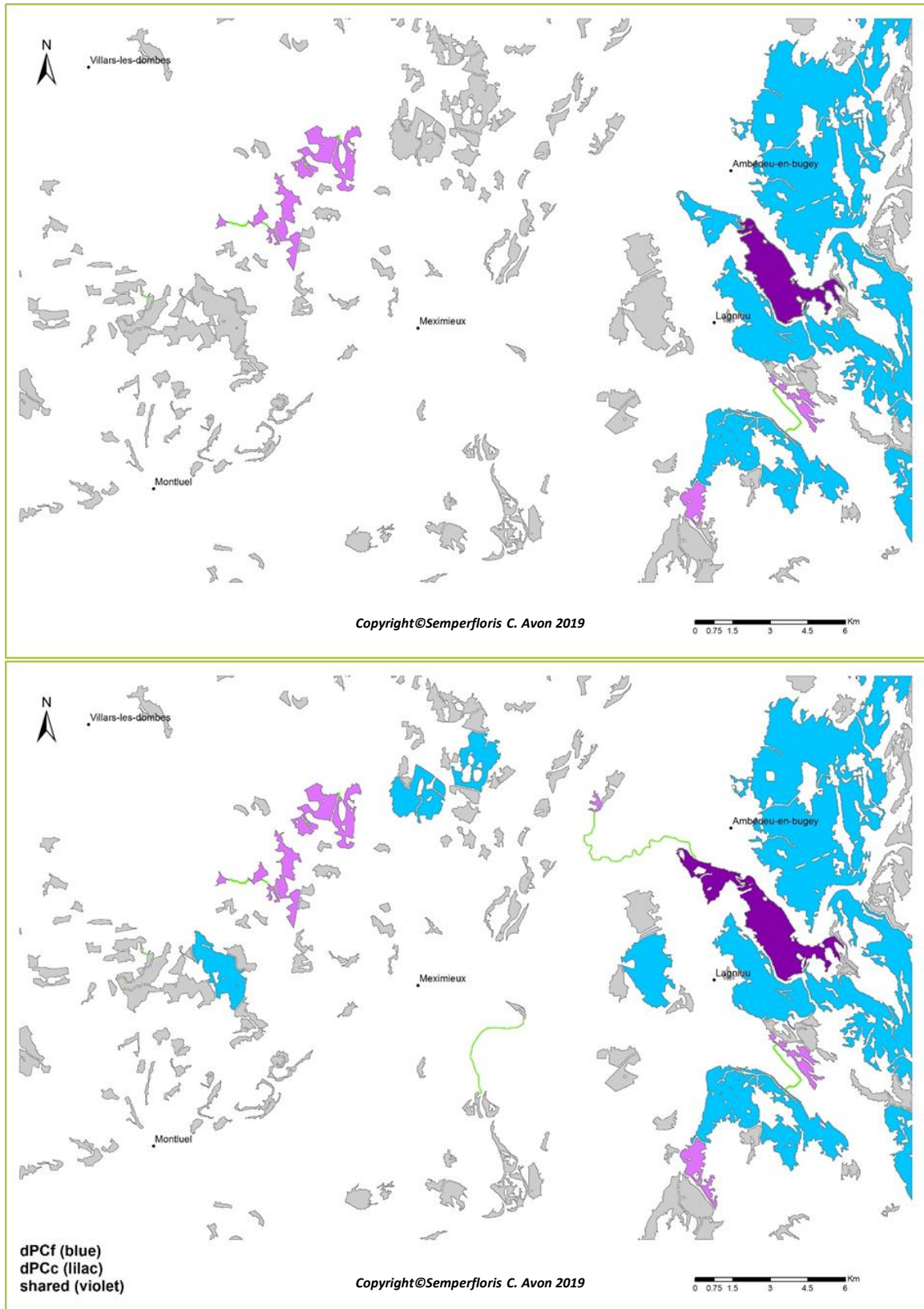


Figure 130. Carte synthétique des secteurs à préserver en priorité pour la connectivité globale du réseau. Éléments les plus importants pour la dispersion à longue distance – taches ($dPCc = dPC_{connectivité}$) et liens – et la contribution aux flux ($dPCf = dPC_{flux}$) pour les espèces ayant une distance de dispersion de 700 m à 15 km (en haut), et de 4000 à 15 km (en bas) : taches communes à toutes ces distances pour la part $dPCf$ (bleu), $dPCc$ (lilas) et pour les deux indices (violet). Les autres taches du réseau sont en gris.

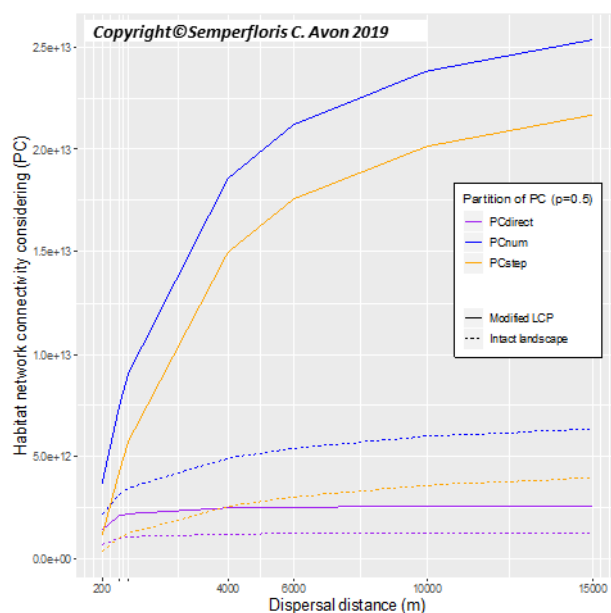


Figure 131. Décomposition de l'indice PC_{num} reflétant la connectivité globale du réseau d'habitat pour les espèces forestières à différentes distances de dispersion. PC_{direct} représente les flux de dispersion entre les taches alors que PC_{step} représente le rôle des éléments connecteurs à longue distance, dans le paysage d'origine (ligne pointillé), et dans le paysage où les chemins de dispersion seraient améliorés par l'implantation de haies (ligne pleine). A noter que la part PC_{intra} de l'indice PC_{num} n'est pas représentée car invariante.

5.4.5.4.1 Amélioration de la connectivité par la restauration des liens existants

L'augmentation de la connectivité globale du réseau par l'implantation de nouvelles haies (ou de portions de haies) est très nette quelle que soit la distance de dispersion considérée. La valeur globale de PC_{num} augmente de 71% à 200 m, de 280% à 4000 m et de 300% à 10 km (Figure 131). En termes de connectivité équivalente (EC) et pour une distance médiane de 4000 m, l'augmentation de la quantité d'habitat atteignable est de 5300 ha, ce qui équivaut à quasiment doubler la surface d'habitat atteignable pour les espèces avant modification du graphe ($EC=5550$ ha). Cette très forte augmentation est due principalement à l'augmentation du rôle des stepping-stones dans le réseau : la part PC_{direct} double, signifiant que des liens moins coûteux à parcourir permettent une augmentation significative des flux d'individus entre les taches, mais c'est la part PC_{step} qui subit une très forte augmentation (Figure 131). A 200 m, PC_{step} augmente ainsi de près de 230%, et à 4000 m, distance clé du réseau, l'augmentation est la plus forte, atteignant presque 500%. A 200 m, l'augmentation est modérée du fait que ce sont en grande majorité les liaisons directes qui s'établissent et jouent donc un rôle faible des relais à la dispersion. Au-delà, le rôle des stepping-stones devient prépondérant, établissant des liaisons robustes à longue distance avec l'ensemble du réseau sans que pour autant toutes les liaisons ne soient établies, l'augmentation n'ayant pas atteint de plafond (ce qui est attendu car ce sont les LCP d'origine qui ont été modifiés, sans recherche de nouveaux liens possibles).

Pareillement à la démarche utilisée pour identifier les secteurs à préserver, nous avons regardé si des liens de dispersion majeurs pouvaient être identifiés en commun pour plusieurs capacités de dispersion des espèces. La distance de 200 m est à l'écart par rapport aux autres car elle ne permet que sporadiquement une dispersion à longue distance, et seuls sept liens sont partagés avec les autres distances moyennes de 700 et 1000 m. Pour les distances allant de 700 m à 15 km, 12 liens sur 16 sont identifiés en commun, ce qui signifie que des actions de plantation le long de ces itinéraires peuvent bénéficier à un ensemble d'espèces forestières aux caractéristiques écologiques interférant avec la connectivité paysagère proche (Figure 132). A partir de 4000 m, 15 liens sur 16 d'importance majeure sont communs à toutes les distances : restaurer ces liens conduirait à une augmentation significative de la connectivité globale du réseau d'habitat.

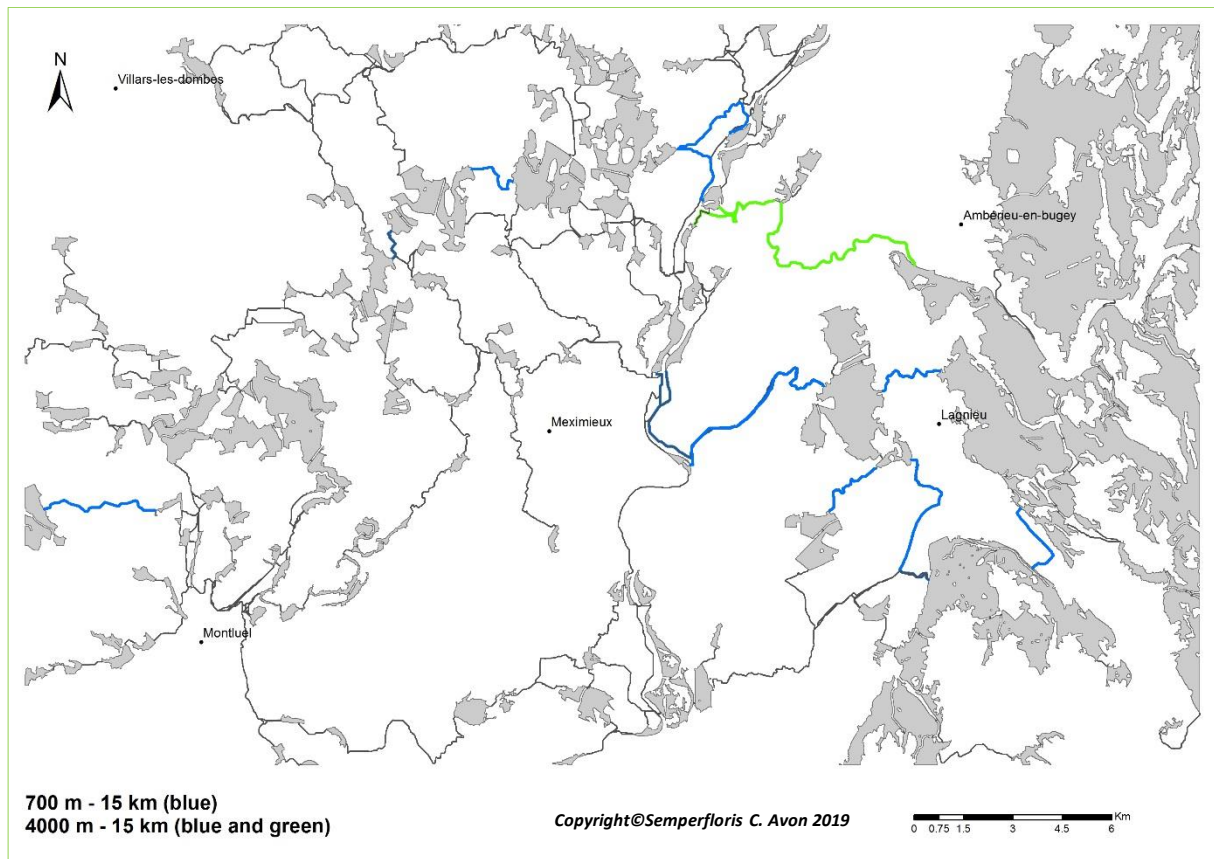


Figure 132. Synthèse des meilleurs liens à améliorer pour augmenter la connectivité et qui sont communs aux distances de dispersion de 700 à 15 km (n=12, en bleu), et aux distances de 4000 à 15 km (n=15, en bleu et vert) selon dPC_k . Les taches d'habitat apparaissent en gris.

L'analyse de connectivité indique que la plantation de haies pour combler les vides existants entre haies et petits bois sur quelques chemins de dispersion permet d'améliorer de manière significative la connectivité paysagère pour les espèces forestières. C'est le cas pour les liens permettant de traverser la plaine de l'Ain, qui ressortent comme les plus bénéfiques à la connectivité paysagère globale du réseau : l'amélioration de ces liens-là permettrait d'établir des connexions robustes entre les massifs de l'Est et les habitats forestiers fragmentés de l'Ouest (Figure 132).

5.4.5.5 Conclusions et perspectives

La démarche construite pour analyser le rôle des haies et petits bois dans la connectivité pour différentes espèces forestières met en exergue l'importance de ces éléments de faible emprise spatiale, diffus et souvent négligés par les différents acteurs du territoire et dans les études sur la conservation [1645, 1839-1842]. Les haies et petits bois participent à la perméabilité de la mosaïque d'habitats, facilitent les flux de dispersion entre les taches d'habitat et sont des éléments indispensables pour assurer une dispersion à longue distance permettant l'échange entre populations fragmentées.

Nous mettons en évidence que leur perte a des conséquences importantes sur la connectivité du réseau pour les espèces à faible capacité de dispersion, et encore plus sur les espèces à capacité de dispersion moyenne à forte, en isolant des parts entières du réseau d'habitat, mettant en jeu l'avenir des populations soumises à de nombreuses perturbations (anthropisation toujours croissante, autres changements d'usage du sol, changements climatiques). La perte totale des haies et petits bois correspond à une chute de la quantité d'habitat forestier atteignable sur la zone d'étude qui varie entre 11 et 30% selon les capacités de dispersion des espèces. Nos résultats sont néanmoins moins alarmants que ceux obtenus dans un paysage plus fragmenté

(12,2% de forêt) où la contribution des arbres isolés et des petits bois (<1 ha) à la connectivité forestière globale pour des oiseaux forestiers tropicaux représente 26 à 59% ^[1807].

Néanmoins, dans notre modèle, la perte de quantité d'habitat forestier atteignable est peut-être surestimée par le fait que nous avons adopté un modèle de connectivité qui ne tient pas compte des effets relais des taches intermédiaires dans la dispersion pour plusieurs générations [G_{step} vs S_{step} , cf. Saura *et al.* ^[1005] et § 3.5.3.6]. Vu les différences observées entre les deux types de modèles, modéliser la connectivité pour plusieurs générations d'individus permettrait de poser un diagnostic plus précis.

L'étude des liens et des taches importantes à conserver identifie 16 liens et 14 taches de première importance pour maintenir la connectivité. Les éléments identifiés montrent le rôle prépondérant comme source et émetteur de flux d'individus des grands massifs forestiers de l'Est de la zone d'étude, en particulier pour les espèces à faible capacité de dispersion, mais aussi le rôle indispensable de certains liens et taches pour assurer la liaison entre l'Est et l'Ouest de la zone d'étude à travers la plaine de l'Ain. De plus, l'analyse met en évidence que de nombreux liens majeurs pour conserver la connectivité sont communs aux espèces ayant des capacités de dispersion différentes, soulignant le fait que des mesures de conservation seraient bénéfiques pour plusieurs espèces forestières généralistes en plus des carabes (*Carabes violaces*, *C. némorales*) et de l'Écureuil roux (*S. vulgaris*).

Le travail en cours présenté ici est proche de celui de Dondina *et al.* ^[1668], mais s'en distingue par trois aspects qui ont un poids variable dans les résultats de l'analyse.

Tout d'abord, nous ne considérons pas les haies et petits bois comme un habitat dans le graphe, mais comme un élément facilitateur de la dispersion. Cela implique que nous évaluons leur contribution à la connectivité des forêts en termes de liens et non en pas d'habitat. Par rapport à la construction des indices de quantité d'habitat atteignable, le réseau de haies et petits bois n'est donc pas comptabilisé dans la surface d'habitat disponible (= connectivité intra-taches, part *intra*) mais uniquement dans la connectivité inter-taches (parts *direct* et *step*). La perte des haies et petits bois n'a donc d'impact qu'au travers de leur rôle dans la connectivité des taches forestières de plus grande taille. L'impact observé est donc forcément moins fort que dans le cas où l'élément focus joue à la fois le rôle d'habitat et d'élément facilitant la dispersion ^[1668].

Ensuite, nous évaluons la contribution des haies et petits bois à la connectivité forestière en simulant leur perte totale du paysage et leur remplacement par une autre occupation du sol, étape qui n'est pas abordée par Dondina *et al.* ^[1668].

Enfin, nous avons limité pour l'instant l'amélioration des meilleurs liens existants dans le graphe mais nous n'avons pas cherché à implanter de nouveaux liens dans le graphe. Dondina *et al.* ^[1668] proposent une recherche des meilleurs nouveaux liens à installer dans le paysage qui se déroule en deux temps. La première étape consiste à recourir à la version de l'indice de connectivité intégrale *IIC* basé sur des liens de connexion binaire. Les auteurs justifient ce choix par le fait qu'ils souhaitent identifier les nœuds actuellement non connectés qui augmenteraient le plus la connectivité du paysage s'ils étaient connectés, quels que soient le tracé et la distance effective des corridors existants qui les relient. Le calcul de l'*IIC* oblige à choisir une distance seuil entre taches de 200 m pour le graphe initial, puis à rechercher les nouveaux liens et évaluer leur impact sur l'indice *IIC* final pour une distance maximale de 2000 m entre paires de taches. Une fois les 30 meilleurs liens identifiés par l'indice *IIC*, la procédure consiste ensuite à ré-identifier les *LCP* entre les taches d'habitat en affectant la valeur de 1 à tous les pixels correspondant aux 30 corridors et haies nouvellement perméables du graphe (et donc à recalculer la *LCD* pour tous les nouveaux liens). Cette étape de recalcul du *LCD* est nécessaire pour pouvoir comparer les deux stratégies de restauration entre elles. Elle permet notamment de vérifier que la surface totale d'habitat à restaurer est semblable dans les deux stratégies ^[1668].

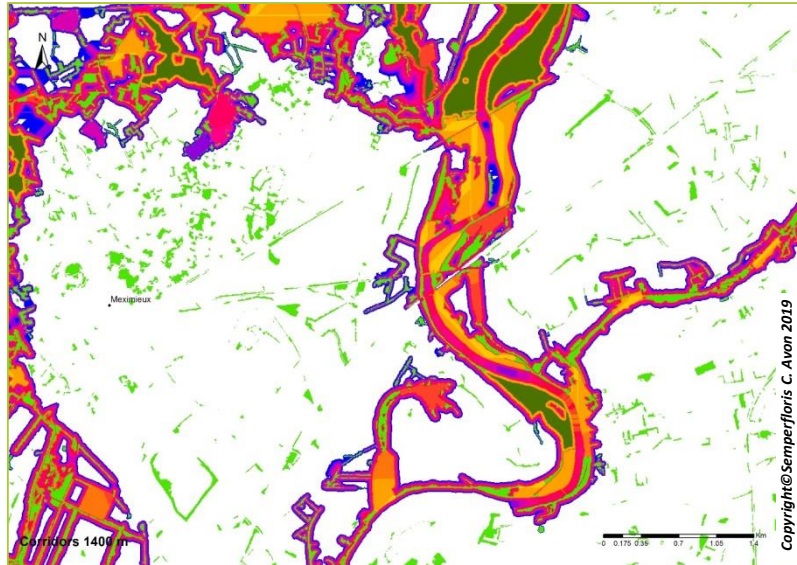


Figure 133. Carte des corridors de moindre coût reliant les taches d'habitat. La présence des différentes haies et petits bois disséminés au sein du corridor offre plusieurs possibilités d'amélioration des chemins de dispersion : taches d'habitat (vert foncé), haies et petits bois (vert fluo), habitats du corridor de coût croissant (du jaune au bleu).

Nous proposons de rechercher les nouveaux liens à restaurer en suivant une méthode en une seule étape et non pas en deux étapes comme proposé par Dondina *et al.* [1668]. De plus, nous envisageons trois méthodes de recherche différentes :

- (1) la première consiste à rechercher les nouveaux liens sur une carte de résistance modifiée dans laquelle tous les pixels modifiables sont modifiés⁴²⁰. L'analyse consiste à comparer le graphe initial composé des taches existantes et des liens existants avec un graphe modifié composé des mêmes taches et de l'ensemble des liens obtenus à partir de la carte de résistance modifiée (et nettement moins résistante à peu près partout, sauf pour les milieux non modifiables). Une comparaison lien par lien des valeurs de LCD associées permet d'identifier (a) les liens existants dont le coût est amélioré et (b) les nouveaux liens, *i.e.* ceux dont le coût devient inférieur à la valeur seuil choisie pour construire le graphe initial⁴²¹. Une fois identifiés les deux lots de liens, il est possible de comparer leur contribution respective à la connectivité (à la manière de Dondina *et al.* [1668]), mais il est aussi possible de suivre une autre démarche en recherchant par exemple les 30 meilleurs liens parmi l'ensemble des liens existants et des nouveaux liens. Cette démarche est plus simple que celle proposée par Dondina *et al.* [1668], car il n'y a pas lieu de mettre en compétition les deux stratégies. Nous pouvons aussi rechercher dans quel ordre ajouter les liens du graphe en utilisant une procédure itérative d'ajout d'éléments, proche de celle proposée dans *Graphab* pour l'ajout de nœuds [981], ce qui permettrait de proposer une liste de priorités qui s'ajusteront en fonction du budget alloué à la restauration des haies ;
- (2) la seconde méthode correspond à une recherche des chemins alternatifs aux corridors existants sans viser d'emblée la restauration intégrale du lien entre deux taches, mais en modifiant le paysage existant par pixel ou groupe de pixels et en testant l'impact de ces changements sur la connectivité, toujours au moyen d'une procédure itérative et cumulative d'ajout des éléments. La priorisation des secteurs à restaurer pourrait être en fin de compte assez différente des deux autres scénarios, car ce scénario laisse la possibilité de ne restaurer qu'une partie du corridor, et non plus d'emblée sa totalité. Sur le principe, cette approche ressemble à celle mise en œuvre dans le cas de la restauration de mares pour les batraciens en Franche-Comté [1843] mais l'étend au cas des connexions. Il est attendu que la

⁴²⁰ Voir les restrictions indiquées précédemment.

⁴²¹ Même si cela reste discutable, lors de la construction du graphe, on applique en général une valeur seuil de distance au-delà de laquelle un lien direct entre deux taches i et j n'est plus considéré ($p_{ij}=0$).

recherche des secteurs à restaurer en priorité par pixel ou groupe de pixels hiérarchise d'abord les secteurs les plus résistants des corridors existants mais de faible emprise spatiale (ILT, cours d'eau) avant d'autres secteurs comme les cultures, et relègue plus loin dans la hiérarchie les changements des secteurs peu ou moyennement résistants. Il serait intéressant de tester une gamme de taille de pixel ou de groupes de pixel adjacent (par exemple par lot de 50 m de haies) en prenant comme taille minimale l'UMC de la carte (5 m dans notre étude). Comme cela implique de tester un grand nombre de scénarios possibles, il faudra réduire le nombre de scénarios en se confrontant aux pratiques de terrain et en s'ajustant aux modalités d'aide à la restauration de haies.

- (3) la troisième méthode revient à rechercher les chemins alternatifs aux corridors existants en traçant des corridors de moindre coût autour des LCP existants puis à modifier le paysage au sein de ces LCC pour trouver les nouveaux chemins alternatifs. Une carte des corridors de moindre coût construits autour du tracé du LCP permet de s'affranchir de l'itinéraire *sensu stricto* identifié par l'algorithme [1427] : le corridor est ainsi positionné dans des zones les moins coûteuses au déplacement des espèces, et il est d'autant plus large que le paysage est perméable (Figure 133). Plusieurs itinéraires sont envisageables en s'appuyant sur les haies et petits bois existants.

Cette méthode d'identification des haies et petits bois à conserver en priorité et ceux à restaurer à l'échelle du paysage pourrait être appliquée généralisée dans d'autres contextes, voire à l'ensemble du territoire, puisqu'une couche nationale de référence des haies est désormais disponible. Celle-ci est produite à partir d'un processus automatique agrégeant les données issues de la BD TOPO® et du RPG⁴²² dans le cadre du Dispositif National de suivi des Bocages [1844] (Figure 134a). Notre méthode améliorerait l'approche développée par l'IGN-Ifn pour cartographier la connectivité des réseaux de haies (Figure 134b).

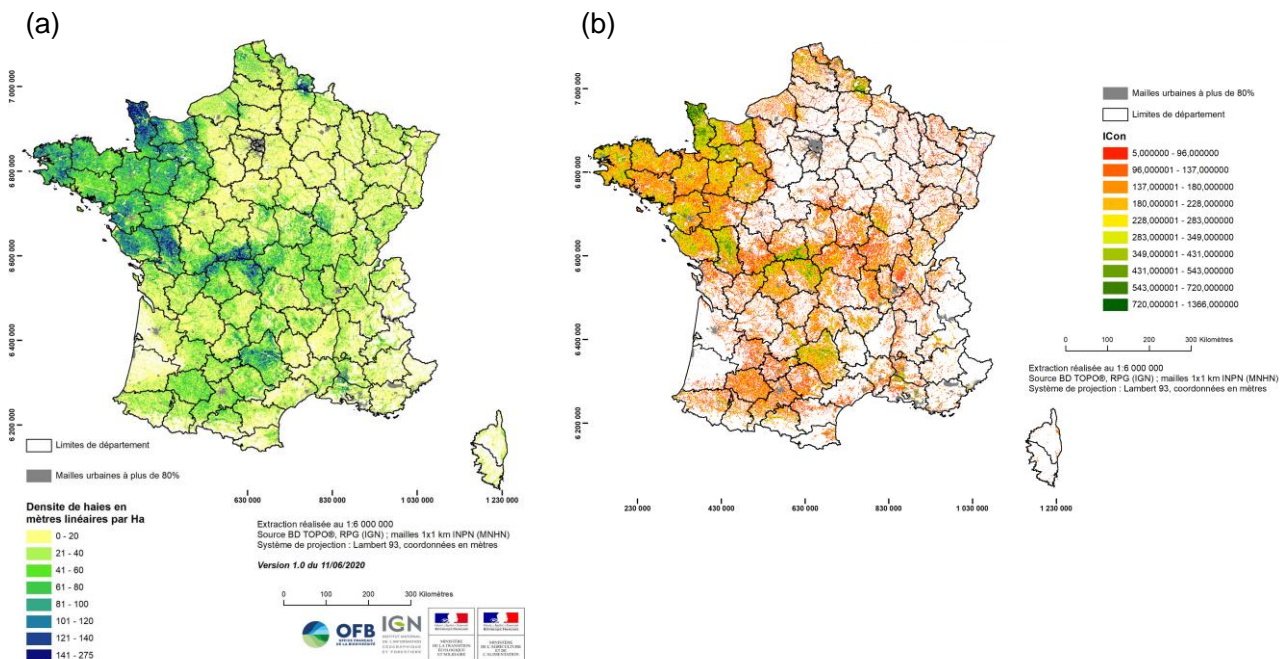


Figure 134. (a) Carte nationale de la densité de haies (en mètres linéaires par ha) selon le dispositif national de suivi des bocages. Les données ont été calculées sur des mailles de 1 km². Source : OBF, IGN (2020). (b) Carte nationale de l'indice de connectivité *ICon* des haies à partir d'une analyse par maille de 1 km². L'indice de connectivité *ICon* est construit de la façon suivante : $ICon = -E + 2L + 6T + 12X + 20X^-$, avec *E* : nombre d'extrémités libres ; *L* : haies présentant un virage avec un angle inférieur à 120° ; *T* : haies avec connexions à 3 branches ; *X* = haies avec connexions à 4 branches ; *X*⁻ : haies avec connexions à 5 branches. Les cinq types de connexions ont été convertis en points et le nombre de points de chaque type de connexions a été sommé dans chaque maille.

⁴²² Registre Parcellaire Graphique (RPG) : support cartographique des déclarations PAC.

En plus des critères d'ordre écologique, les gestionnaires et aménageurs du territoire doivent aussi tenir compte des coûts financiers de la plantation – longueur à planter, importance de l'aménagement à réaliser selon la topographie et l'occupation initiale du sol – et des autres contraintes comme le type de propriétaire (état, collectivités, particuliers, entreprises), voire du coût d'acquisition du terrain si cela est envisageable. Quelle que soit la méthode adoptée, elle pourrait donc incorporer un critère de coût de restauration de l'habitat ^[1845], en cherchant non plus à maximiser le gain de quantité d'habitat atteignable, mais le ratio entre gain de quantité d'habitat atteignable et coût de la restauration.

Au-delà d'une approche purement technique, la mise en œuvre opérationnelle de cette trame verte impliquant la conservation et la restauration de haies sur des propriétés agricoles – très largement privées dans ce type de territoire – comporte des difficultés majeures, qui sont liés à la manière dont les acteurs perçoivent les bénéfices et les contraintes de ces mesures environnementales ^[1846]. Un effort de concertation et de sensibilisation auprès des acteurs du territoire et une réflexion pour spatialiser intelligemment les incitations financières (PSE) doivent être menés pour garantir l'application (au moins partielle) des résultats du diagnostic de connectivité, sans quoi l'efficacité de ces mesures agri-environnementales sera moindre (bénéfices pour la biodiversité rapportés au coût de la restauration des haies).

En complément de la restauration des éléments semi-naturels, d'autres leviers émergent pour restaurer la biodiversité dans les milieux agricoles, car reconverter des terres cultivées en milieux semi-naturels reste souvent difficile dans de nombreux territoires ^[1847]. Augmenter la complexité de la mosaïque des cultures pourrait s'avérer aussi bénéfique pour la biodiversité qu'augmenter la proportion de milieux semi-naturels ^[780, 1420, 1848-1851]. Par exemple, une étude menée à l'échelle européenne montre qu'une diminution de la taille moyenne des parcelles de 5 à 2,8 hectares génère une augmentation de la biodiversité comparable à celle observée lorsque la proportion de milieux semi-naturels augmente de 0,5 à 11% ^[1419]. La diversité des cultures a un effet positif sur la biodiversité parce que différents types de cultures hébergent souvent différentes espèces, mais aussi parce que différentes cultures fournissent des ressources complémentaires et nécessaires au maintien de certaines espèces dans les paysages agricoles ^[68]. Néanmoins, Sirami *et al.* ^[1419] montrent que la diversification des cultures est surtout bénéfique dans les paysages agricoles contenant une proportion de milieux semi-naturels supérieure à 11%, qui ne représentent que la moitié des paysages agricoles échantillonnés dans l'étude européenne. Ce levier d'action est donc intéressant car il est peut-être un peu plus facile à mettre en œuvre, mais si son effet reste conditionné dans les paysages pauvres en milieux semi-naturels à la restauration préalable de ces éléments.

5.4.6 Construire une trame de forêts matures connectées

5.4.6.1 Contexte

L'ambition affichée par la CBD⁴²³ est d'accroître la part des aires protégées (marines et terrestres) à 30% d'ici 2030, dont 10% seraient en protection forte (cœur de parc national, réserves nationales, réserves intégrales, arrêtés de protection de biotope), alors que celles-ci ne couvrent aujourd'hui que 1,5% du territoire. Cet objectif devrait faciliter la création sur l'ensemble du territoire de nouvelles zones forestières interdisant la plupart des activités humaines, et permettre une augmentation sensible de la surface de forêts matures protégées.

Les réserves biologiques intégrales (RBI), les îlots de vieux bois (îlots de vieillissement et de sénescence⁴²⁴), les peuplements matures et les zones en libre évolution, laissées sans intervention⁴²⁵

⁴²³ Au niveau national, des engagements ont été pris par le Président de la République en mai 2019 à la suite de la publication du rapport alarmant de l'IBPES sur l'état de la biodiversité ^[134].

⁴²⁴ Depuis 2009, l'ONF définit les îlots de sénescence comme un "petit peuplement laissé en évolution libre sans intervention culturelle et conservé jusqu'à son terme physique [...]". L'îlot de vieillissement correspond à une évolution libre, mais pour une durée provisoire.

⁴²⁵ Définies dans le réseau FRENE AURA (FoRêts en Evolution Naturelle) comme des zones hors sylviculture naturelles en libre évolution (HSNLE).

constituent un réseau d'habitats particuliers de "forêts matures" où les enjeux de conservation de la biodiversité sont les plus forts, car une part importante de la biodiversité forestière est inféodée à ces stades avancés de la dynamique forestière ^[18, 329, 1852].

Le terme "forêt mature" rassemble les stades tardifs de la dynamique forestière, de la fin de la phase de croissance à la phase d'écroulement ^[536]. Il correspond donc à des forêts qui ne sont plus exploitées ou, plus rarement, à des forêts soumises à une sylviculture spécifique dite de rétention qui maintient les attributs de maturité dans l'espace et dans le temps ^[1853].

De nombreuses études ont montré qu'une partie de la biodiversité dépendaient des attributs des forêts matures ^[3] : la quantité et la qualité du bois mort disponible influencent fortement la diversité spécifique et fonctionnelle des organismes saproxyliques, insectes, champignons et lichens ^[1854-1857] ; les très gros arbres et les arbres dépérissants permettent d'abriter et de nourrir de nombreuses espèces d'oiseaux, en particulier les espèces cavicoles tels les pics ou les petites chouettes de montagne ^[1858] ; la diversité des ouvertures entraîne une importante hétérogénéité des conditions de lumière au niveau de sol, hétérogénéité favorable à la diversité spécifique et fonctionnelle de plusieurs taxons (*e.g.* chiroptères, syrphes) ; les peuplements matures sont associés à des communautés fongiques ectomycorhiziennes spécialistes de ce stade de succession, participant au cycle de la matière organique des sols ^[1859, 1860].

Le maintien des espèces inféodées aux forêts matures sur un territoire dépend à la fois de la qualité des habitats disponibles, mais aussi de la connectivité entre ces habitats, c'est-à-dire de la quantité d'habitat atteignable par ces espèces selon leurs capacités de dispersion au sein du paysage ^[1861]. Une construction raisonnée de ces réseaux d'habitats, établie sur des bases scientifiques solides, est donc nécessaire pour garantir la préservation de cette biodiversité.

Pour l'identification des zones de forêts matures, le gestionnaire dispose de protocoles de terrain complets et précis, utilisant de nombreux indicateurs qui renseignent à la fois la biodiversité, la naturalité et la maturité des forêts étudiées ^[1862]. Mais ces protocoles de terrain sont longs à mettre en œuvre et les surfaces parcourues sont limitées. Les gestionnaires ne disposent donc pas, à un instant donné, d'une cartographie à jour de la maturité de leurs forêts, ce qui empêche de raisonner en termes de trame de vieux bois. En outre, les îlots de vieux bois sont assez petits (moins de 1 ha) et sont mal décelés par les relevés de terrain.

Par ailleurs, dans le cadre de la mise en œuvre de trames écologiques en forêt, les gestionnaires et les aménagistes forestiers essaient d'agir au mieux en mettant en place cette trame de vieux bois selon des règles assez simples de quantité d'habitat et de distribution spatiale⁴²⁶. Les modèles de distribution d'espèces permettent d'identifier les zones prioritaires de conservation ou de restauration pour les espèces de forêts matures au sein d'un territoire, même lorsque les connaissances sur la répartition des espèces sont faibles ^[1863], mais ces modèles n'évaluent pas le degré de connectivité entre les taches d'habitat, comme nous l'avons montré précédemment ^[1428] (*cf.* § 4.4.3). Les gestionnaires forestiers sont donc encore assez démunis pour porter un diagnostic de connectivité fonctionnelle de cette trame de vieux bois et ne disposent pas de méthode globale pour établir des priorités d'action de conservation ou de restauration.

5.4.6.2 Objectifs

Nous proposons d'appliquer l'analyse de connectivité présentée précédemment (*cf.* § 3.5.3.4) pour aller plus loin dans le diagnostic de connectivité de la trame de vieux bois, en commençant par les forêts de l'étage montagnard des Alpes (hêtraie, sapinière-pessière et hêtraie-sapinière). Dans ces habitats forestiers, l'inventaire et la cartographie de la trame de vieux bois sont déjà engagés, mais la cartographie complète à l'échelle territoriale n'existe pas. Plus précisément, ce travail comprend les étapes suivantes :

⁴²⁶ L'objectif de l'ONF est à terme de classer au minimum 3% de la surface de forêt domaniale en îlots de vieux bois (2% d'îlots de vieillissement et 1% d'îlot de sénescence, ces chiffres pouvant être porté à 5% et 3% en cas d'accompagnement financier ; ces pourcentages sont présentés comme des recommandations pour les forêts des collectivités, la décision restant au propriétaire.

- (1) mettre au point une méthode d'identification à large échelle des zones de forêts matures ;
- (2) caractériser la biodiversité associée aux forêts matures⁴²⁷ ;
- (3) identifier par modélisation les taches et les corridors les plus importants pour assurer la connectivité des espèces associées à la trame de vieux bois ;
- (4) hiérarchiser par modélisation le lieu d'implantation des nouvelles taches du réseau pour améliorer la connectivité globale de la trame de vieux bois.

Nous illustrons cette démarche avec le cas des forêts matures du Haut-Bugey (Ain) que nous avons étudié dans le projet FEDER Trame verte forestière (stage Master 2 de Julie Vacher ^[1152]). Un autre projet auquel j'ai été associé a été piloté par le CBN Massif Central (B. Renaux) a concerné les forêts matures du PNR des Monts d'Ardèche (stage Master 2 de Julien Vandenabeele ^[1864]).

5.4.6.3 Démarche

5.4.6.3.1 Caractériser la maturité des forêts sur un territoire

Cette étape est pilotée par M. Fuhr (UR LESSEM) et repose sur l'utilisation de la télédétection (*LiDAR*⁴²⁸, photogrammétrie). Les premiers résultats obtenus, détaillés ci-dessous, sont en cours de publication ^[1497].

Elle consiste à prédire par des modèles statistiques des variables dendrométriques caractérisant la maturité sur des placettes forestières par des métriques issues du traitement d'image et des variables environnementales (altitude et pente). Les données utilisées pour construire les modèles statistiques comprennent 660 placettes de terrain réparties dans le Haut-Bugey mais aussi dans les PNR des Bauges, de la Chartreuse et du Vercors⁴²⁹.

La démarche repose sur un réseau de placettes forestières qui sont décrites en s'appuyant sur le Protocole de Suivi Dendrométrique des Réserves Forestières (PSDRF). Les protocoles utilisés renseignent la surface terrière des très gros bois vivants (G_{TGB} , $D > 62,5$ cm), la surface terrière des gros bois morts debout (G_{BMD} , $D > 20$ cm) et le volume de bois mort au sol de diamètre supérieur à 20 cm (V_{BMS})⁴³⁰. Ces variables sont synthétisées au niveau de la placette au moyen d'un indice de maturité relative (*IMAT*) :

$$IMAT = \frac{1}{3} \left(\frac{G_{TGB}}{\eta.99(G_{TGB})} + \frac{G_{BMD}}{\eta.99(G_{BMD})} + \frac{V_{BMS}}{\eta.99(V_{BMS})} \right)$$

Où $\eta.99(G_{TGB})$, $\eta.99(G_{BMD})$, $\eta.99(V_{BMS})$ désignent respectivement les valeurs maximales prises par G_{TGB} , G_{BMD} et V_{BMS} à l'échelle de l'ensemble d'un jeu de placettes. Pour que les valeurs extrêmes n'aient pas trop de poids dans l'*IMAT*, les valeurs des variables sont plafonnées au quantile 99%.

Plusieurs métriques issues des données *LiDAR*, développées pour prédire les caractéristiques dendrométriques des peuplements forestiers, ont été sélectionnées pour s'appliquer à la maturité forestière (Tableau 21).

⁴²⁷ Ce point n'est pas détaillé. Il a fait l'objet dans le projet "Trame verte forestière" d'inventaires taxonomiques dans des forêts matures et non matures sur les groupes suivants : bryophytes, coléoptères carabiques et coléoptères saproxyliques, chauve-souris et chouette chevêchette.

⁴²⁸ La télédétection par laser ou *LiDAR*, acronyme de l'expression "light detection and ranging" ou "laser detection and ranging", ce qui veut dire "détection et estimation de la distance par la lumière" ou "par laser", est une technique de mesure à distance fondée sur l'analyse des propriétés d'un faisceau de lumière renvoyé vers son émetteur (source : Wikipedia).

⁴²⁹ Haut-Bugey : n=149 ; Bauges : n=280 ; Chartreuse : n=55 ; Vercors : n=176.

⁴³⁰ Auquel s'ajoute parfois un relevé des stades de décomposition des pièces de bois mort au sol.

Tableau 21. Métriques issues du LiDAR et variables topographiques utilisées pour prédire l'indice de maturité relative IMAT. Les métriques soulignées sont calculées à partir des arbres détectés. Tiré de Fuhr *et al.* [1497].

Métrique	Nom	Définition
Hauteur maximale et moyenne	<i>Zmax, Zmean</i>	Hauteur maximale et moyenne des points classés comme végétation dans le nuage de points (m)
	<u><i>Tree.meanH</i></u>	Hauteur moyenne des arbres détectés (m)
	<u><i>TreeSup30.density</i></u>	Densité des arbres détectés de plus de 30 m de haut (nb tiges/ha)
Distribution des hauteurs	<i>Zsd, Zkurt</i>	Écart-type et aplatissement des valeurs de hauteur des points classés comme végétation dans le nuage de points
	<u><i>Tree.sdH, Tree.giniH</i></u>	Écart-type et coefficient de Gini des hauteurs des arbres détectés
Intensité	<i>Imean, Isd</i>	Moyenne et écart-type des intensités normalisées des points classés comme végétation dans le nuage de points
Densité du peuplement	<u><i>Tree.density</i></u>	Densité des arbres détectés (nb tiges/ha)
Couvert de la canopée	<u><i>Tree.canopy cover</i></u>	Pourcentage de la surface de la placette couverte par les couronnes des arbres détectés
Variables topographiques	<i>Elevation</i>	Altitude (m)
	<i>Slope</i>	Pente (%)

Elles ont été calculées de trois manières différentes : (1) directement à partir du nuage de points *LiDAR*, à partir des points classés "végétation", sur des hauteurs (*z*) normalisées, (2) après la construction d'un modèle de hauteur de canopée (chaque pixel de dimension 1x1 m reçoit la valeur la plus haute des points qu'il contient), et (3) après application d'un algorithme de détection d'arbres (détection des apex puis application de critères de forme). Les métriques sont relatives : (1) à la hauteur du peuplement, (2) à la structuration verticale du peuplement (stratification), (3) à la structuration horizontale du peuplement (ouverture) ou (4) à l'intensité du signal. Les métriques ont été calculées sur une placette *LiDAR* de 35 m de rayon calée sur le centre des placettes de terrain (ce qui forme une zone tampon d'environ 0,5 fois la hauteur moyenne des peuplements autour des placettes terrain).

Nous avons relié l'indice de maturité (IMAT) aux métriques issues du LiDAR et aux variables topographiques à l'aide d'un algorithme de régression de forêt aléatoire (*random forest regression*), une technique d'apprentissage automatique basée sur des arbres de décision multiples [1865]. Les forêts aléatoires ont été développées avec 1000 arbres. La valeur optimale du nombre de prédicteurs échantillonnés à chaque nœud de chaque arbre a été fixée à deux selon une procédure de réglage qui minimise l'estimation de l'erreur *out-of-bag* [1866]. L'importance prédictive de chaque métrique LiDAR a été évaluée par l'augmentation moyenne du carré de l'erreur *out-of-bag* lorsque la variable était permutée de façon aléatoire [1866]. Enfin, le modèle a été évalué à l'aide de l'erreur quadratique moyenne de prédiction (*RMSEP*), calculée en moyenne sur 100 répliqués d'une validation bootstrap à 10 reprises. Pour faciliter l'interprétation, nous avons également calculé le rapport entre la *RMSEP* et la moyenne observée de l'IMAT. Enfin, nous avons calculé le coefficient de corrélation de Spearman entre les indices de maturité observés et prédits. Ces analyses ont été effectuées sur le logiciel *R* v.3.6.0 avec le package *randomForest* v.4.6-14 [1866].

Ce modèle de prédiction est ensuite utilisé pour construire une cartographie prédictive de l'indice de maturité sur l'ensemble des forêts du Haut-Bugey.

5.4.6.3.2 Evaluation de la connectivité de la trame de forêts matures

En s'appuyant sur la cartographie prédictive de la maturité relative, un diagnostic de la connectivité actuelle de la trame de forêts matures a été effectué. Il s'agit d'identifier au moyen des graphes paysagers et de la quantité d'habitat atteignable les taches et les corridors les plus importants pour assurer la connectivité entre habitats des espèces associées aux forêts matures pour différents taxons.

Ce diagnostic de connectivité peut être conduit à deux niveaux : (1) au niveau d'une espèce typique de forêt mature en couplant modèle de distribution d'espèce et modèle d'analyse de connectivité [1428] et (2) au niveau de l'habitat 'forêt mature', en modélisant la trame de forêts matures pour une large gamme de dispersion des

espèces (de 100 m à plusieurs km), comme proposé par Avon et Bergès ^[1427]. Les deux niveaux d'analyse (niveau espèce vs niveau habitat et gamme de dispersion) sont complémentaires et les sorties des graphes paysagers peuvent être comparées. L'analyse au niveau habitat intègre un ensemble d'espèces associées aux forêts matures ; étant plus synthétique, elle est plus facile à utiliser dans les projets d'aménagement. Pour modéliser la résistance au déplacement, nous utilisons la cartographie prédictive de l'indice de maturité en transformant les valeurs de maturité dans la matrice en valeur résistance selon une fonction exponentielle, comme proposé au § 4.4.3. ^[1428] ⁴³¹.

5.4.6.3.3 Amélioration de la connectivité de la trame de forêts matures

L'objectif consiste à élaborer par modélisation écologique et concertation entre les partenaires du projet et les acteurs et propriétaires forestiers du territoire deux types de propositions concernant la trame de forêts matures de la zone étudiée.

Le premier type de propositions vise à garantir la pérennité à moyen et long terme des zones de forêts matures existantes dans la zone d'étude. A partir des secteurs des forêts matures potentielles cartographiés et de l'analyse de connectivité au niveau de l'habitat 'forêt mature', nous comparerons les secteurs (taches et corridors) les plus importants pour maintenir la connectivité globale du réseau de forêts matures avec les secteurs qui bénéficient actuellement d'un statut de conservation particulier (arbres habitat, îlots de vieux bois, réserves, parcelles versées au réseau FRENE). Cette comparaison permettra d'identifier les secteurs actuellement sans statut de protection qu'il faudrait soustraire en priorité d'une possible exploitation à l'avenir : par exemple, en leur donnant un statut particulier ou en limitant les projets de desserte forestière dans ces secteurs.

Le second type de propositions vise à améliorer à l'avenir la connectivité de la trame de forêts matures en ajoutant de nouveaux éléments (arbres habitat, îlots de vieux bois ou réserves), mais qui ne sont pas matures aujourd'hui. La démarche consiste à optimiser la localisation spatiale de ces nouveaux éléments pour obtenir un gain maximal en termes de connectivité à l'échelle de la trame de forêts matures ; il s'agit de modéliser par différents algorithmes l'ajout de nouveaux éléments et/ou la modification d'éléments existants au réseau écologique ^[1668, 1677, 1834]. Selon la logique des graphes paysagers, les modifications effectuées pourront concerner l'implantation de nouvelles taches (réserves ou îlots) ou l'amélioration de la perméabilité de la matrice, en créant des corridors écologiques composés d'arbres habitats. Les nouvelles zones candidates (taches) pourront être sélectionnées de manière systématique sur l'ensemble des zones boisées de la zone d'étude en définissant une taille d'habitat additionnel élémentaire (par ex. 0,5, 1 ou 5 ha) et un nombre de nouvelles taches à atteindre (par ex. 10, 20 ou 30).

5.4.6.4 *Premiers résultats*

5.4.6.4.1 Prédiction de la maturité relative

Les valeurs plafonnées de la surface terrière totale des très gros arbres vivants et des gros arbres morts sur pied vont de 0 à 15,7 m².ha⁻¹ (avec une valeur extrême atteignant 58,3 m².ha⁻¹) et de 0 à 11,4 m².ha⁻¹ (avec une valeur extrême atteignant 25,4 m².ha⁻¹). La valeur plafonnée du volume de bois mort au sol de grande taille varie de 0 à 92 m³.ha⁻¹ (avec une valeur extrême atteignant 284 m³.ha⁻¹). Les trois variables utilisées pour calculer l'indice de maturité ne sont pas corrélées. Les zones riches en très gros arbres ne sont pas nécessairement riches en bois mort (couché ou debout). Les zones où l'indice de maturité prend une valeur moyenne peuvent donc être des zones riches en très gros arbres (stade de vieillissement) ou des zones riches

⁴³¹ Plus précisément, la carte d'occupation du sol du Conservatoire d'Espaces Naturels de l'Ain a été utilisée pour définir la résistance au mouvement des différentes classes d'occupation du sol. Le principe de l'attribution de ces valeurs repose sur la hiérarchisation des classes les plus favorables (résistance = 1), aux plus défavorables (résistance = 1000) aux flux de dispersion. Les valeurs de résistance sont de 1000 pour les surfaces artificialisées ou minérales, 800 pour les surfaces en eau, 600 pour les milieux ouverts. Dans les forêts, les valeurs de résistance sont inversement proportionnelles au degré de maturité (*IMAT*) et sont comprises entre 1 pour les forêts matures et 200 pour les forêts les moins matures.

en bois mort (stade de sénescence). La plupart des placettes de terrain ne sont pas matures : l'IMAT varie de 0 à 1 avec une valeur moyenne de 0,14, et plus de la moitié des placettes ont un IMAT compris entre 0 et 0,2.

L'erreur d'estimation moyenne est plutôt élevée, avec une *RMSEP* de 0,16 (114 % de la valeur moyenne de l'IMAT) lorsqu'elle est calculée avec les données de validation uniquement. Cela s'explique par un biais de prédiction : les valeurs IMAT faibles ont tendance à être légèrement surestimées, tandis que les valeurs élevées sont sous-estimées par le modèle (Figure 135a). Cependant, la corrélation de rang entre les valeurs observées et prédites est élevée (coefficient de corrélation de Spearman de 0,89).

L'altitude et la pente sont classées au premier rang en termes d'importance (Figure 135b) ; *Zmax*, *Zmean*, *Zsd*, *Tree.density*, *Tree.meanH* et *TreeSup30.density* figurent parmi les huit premières variables prédictives ; *Isd* et *Tree.CanopyCover* ont une importance intermédiaire ; *Zkurt*, *Tree.giniH*, *Tree.sdH* et *lmean* ont une importance assez faible.

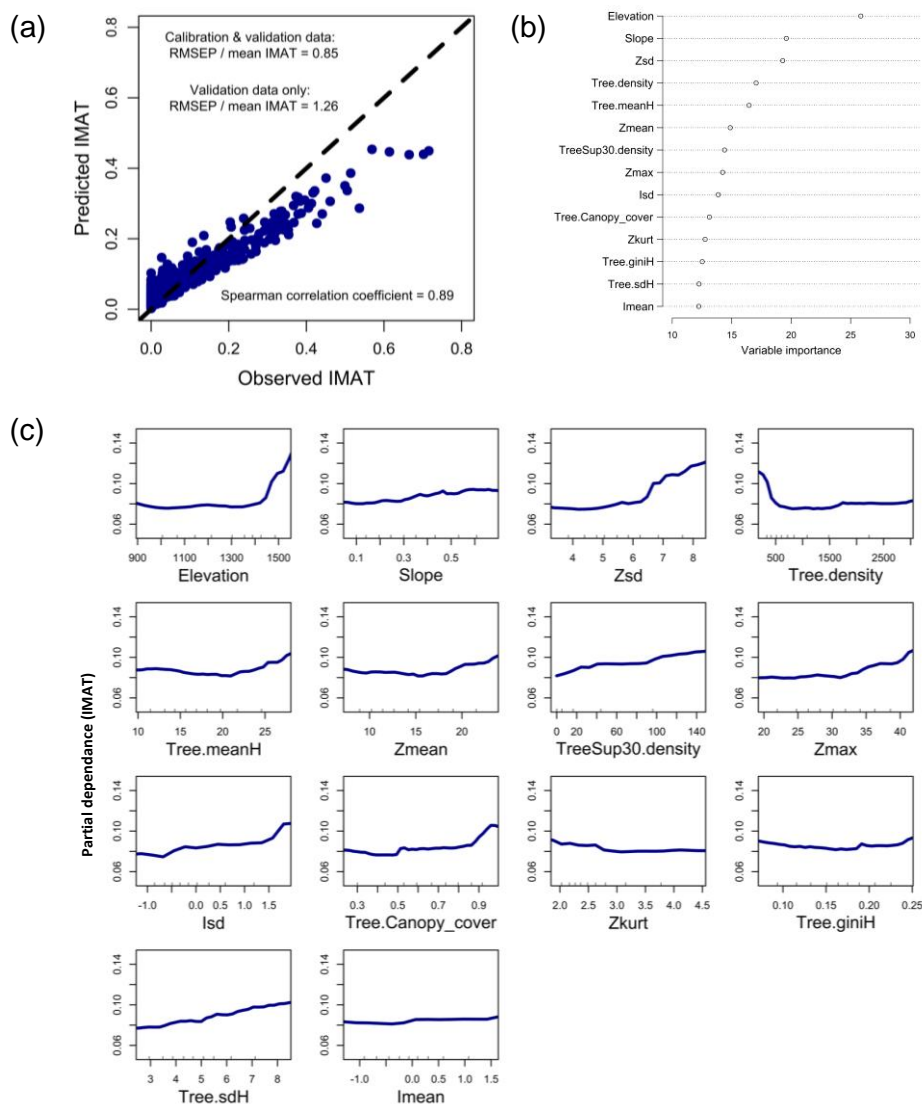


Figure 135. (a) Relation entre indices de maturité relative observés et prédits (IMAT). RMSEP est l'erreur quadratique moyenne de prédiction. La ligne en pointillé est la ligne $y=x$. (b) Importance des paramètres LiDAR et des variables topographiques (augmentation moyenne (en pourcentage) de l'erreur quadratique *out-of-bag* lorsque la variable a été permutée de manière aléatoire) pour prédire l'IMAT dans le modèle *random forest*. Cf. Tableau 21 pour la description des variables. (c) Relations entre l'IMAT et les variables LiDAR ou topographiques. La dépendance partielle est la réponse de l'indice de maturité à une variable prédictive après l'élimination de l'effet des autres variables prédictives. Tiré de Fuhr et al. [1497].

La maturité des forêts augmente avec les paramètres de hauteur (Z_{max} , Z_{mean} et $TreeSup30.density$), l'hétérogénéité de la distribution de la hauteur (Z_{sd} , Z_{kurt} et $Tree.sdH$), l'hétérogénéité de la distribution de l'intensité (I_{sd}) et l'intensité moyenne (I_{mean}), même si l'importance de I_{mean} est plutôt faible (Figure 135c). La maturité de la forêt augmente avec la pente et lorsque l'altitude est supérieure à 1450 m (Figure 135c). La maturité de la forêt diminue fortement avec la densité des arbres et augmente légèrement avec le couvert végétal (Figure 135c). Les variations de maturité forestière en fonction de $Tree.giniH$ (Figure 135c) ne montre pas de tendance claire, mais $Tree.giniH$ a un faible pouvoir prédictif.

5.4.6.4.2 Cartographie des forêts matures potentielles

Ce modèle appliqué à l'ensemble des zones boisées du Haut-Bugey produit une carte prédictive des forêts matures à une résolution de 400 m² (Figure 136). La carte est construite en seuillant la distribution des valeurs prédites de l'indice de maturité relative ($IMAT > 0,25$). A partir du seuil retenu, la surface totale des forêts matures représente 17% de la surface forestière (7773 ha), alors que la surface forestière versée au réseau FRENE représente 1,7% (727 ha). Une superposition des deux couches montre que : (1) la part de forêts matures dans le réseau FRENE ne s'élève qu'à 22% (160 ha), et (2) que la part de forêts matures déjà intégrée au réseau FRENE ne représente que 2% de la surface des forêts matures. Ceci montre que les marges de manœuvre sont grandes et que les peuplements versés au réseau FRENE sont très loin de constituer un réseau effectif de forêts matures pour l'instant, vu la part élevée de peuplements non matures dans le réseau FRENE.

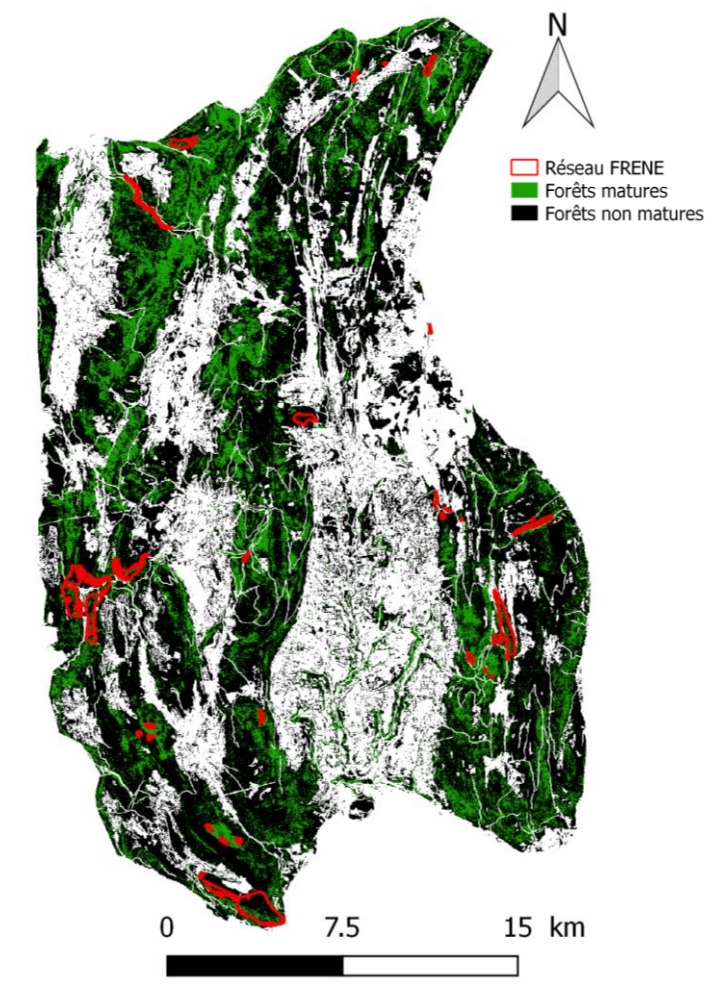


Figure 136. Carte des forêts matures prédites (résolution = 400 m²) à partir de l'algorithme de régression de type *random forest* calibrés sur des données *LiDAR* de 2014 et des variables topographiques dans le secteur du Haut-Bugey (Ain). La carte indique aussi la localisation des forêts en libre évolution du réseau FRENE.

5.4.6.4.3 Modélisation de la connectivité des forêts matures

La démarche d'analyse de connectivité a été appliquée aux taches de forêts matures de plus de 1 ha et pour une distance de dispersion de 1000 m (Figure 137). L'examen du graphe et le fait que la quantité d'habitat atteignable (selon l'indice EC) ne représente que 31% de la quantité d'habitat disponible montrent que le réseau de forêts matures est aujourd'hui très fragmenté. La hiérarchisation de l'importance des taches (Figure 137) met en évidence 6 taches ayant une contribution à la connectivité globale (selon l'indice dPC_k) supérieure à 6%, avec une concentration de ces 6 taches dans une seule et même composante située au nord-ouest et au nord-est et descendant vers le centre de la zone d'étude. Une grosse tache (en rouge, 456 ha) contribue à hauteur de 66% à la connectivité globale du réseau, avec des parts *intra*, *flux* et *connecteur* élevées.

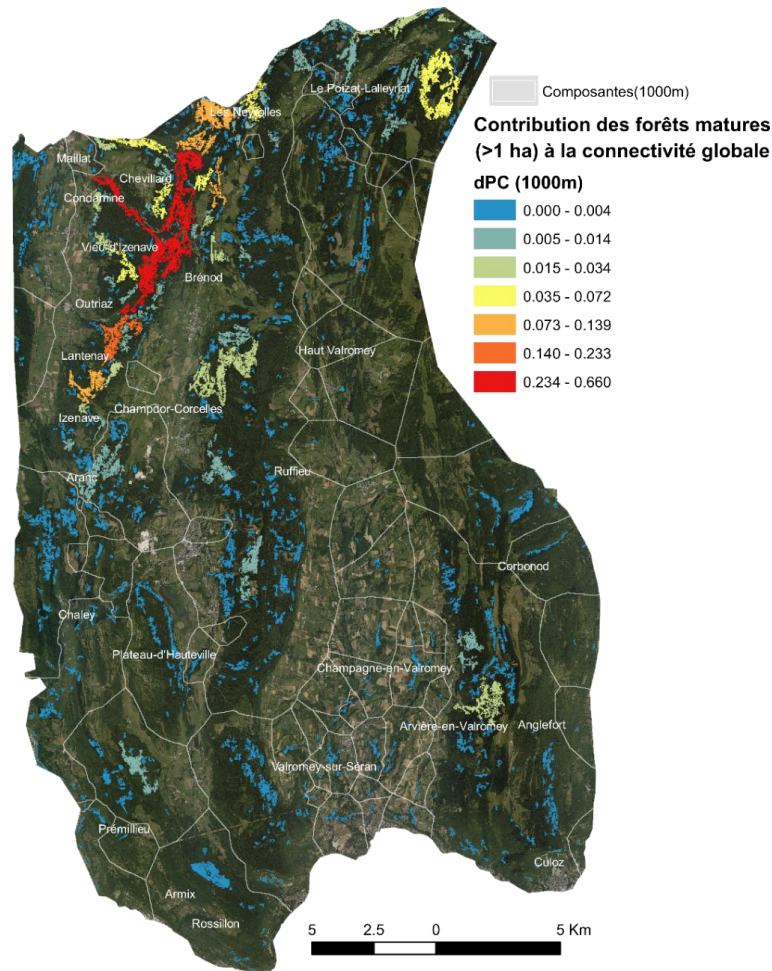


Figure 137. Diagnostic de connectivité des taches de forêts matures de plus de 1 ha (surface totale de tache : 5017 ha ; nombre total de taches : 799) basé sur les graphes paysagers, les chemins de moindre coût et l'indice PC pour une distance de dispersion de 1000 m. Les composantes du graphe (ensemble de nœuds reliés par des liens) sont délimitées par des polygones blancs. La couleur des taches indique la contribution (de 0 à 1) des taches à la connectivité globale du réseau (indice dPC_k).

5.4.6.5 Conclusions et perspectives

Ce travail a permis de cartographier précisément les forêts les plus matures (7773 ha) sur l'ensemble du Haut-Bugey. Une campagne de validation sur le terrain indique que la prédiction des forêts les plus matures est assez précise, même si la prédiction du degré de maturité sur l'ensemble du gradient de maturité reste encore perfectible. Des améliorations du modèle prédictif de maturité sont possibles, notamment pour tenir compte de la productivité des sites. En effet, les variations de fertilité entre sites induisent des écarts de vitesse de croissance entre peuplements, ce qui fait que les peuplements les moins productifs atteignent des diamètres élevés beaucoup plus tard que les peuplements les plus productifs. Puisque la prédiction de la maturité se base

sur un seuil de diamètre et n'inclut pas d'information sur l'âge des arbres, les peuplements âgés mais peu fertiles sont moins bien identifiés par notre méthode. Cependant, le diamètre n'est qu'une composante de l'indice de maturité. De plus, la fertilité du site peut être intégrée dans le modèle prédictif si l'on dispose des données cartographiques (carte des stations forestières par exemple). Enfin, la littérature ne fait pas bien pour l'instant la part des choses entre diamètre et âge des arbres au regard de la biodiversité associée aux forêts matures ^[1852], en particulier la présence et l'abondance des dendro-microhabitats ^[1867, 1868].

L'analyse de connectivité du réseau de forêts matures basée sur les graphes paysagers et une gamme de distance de dispersion permet de définir les secteurs à pérenniser en priorité (îlots de vieux bois, réserves biologiques, arbres-habitats). Le réseau de forêts en libre évolution FRENE pourrait être mobilisé en ce sens, mais ne représente cependant que 726 ha, dont seulement 22% sont déjà matures (161 ha). Un travail de sensibilisation et de concertation auprès des gestionnaires et des propriétaires a été engagé pour les convaincre de verser les parcelles prioritaires au réseau FRENE, mais cela prendra du temps étant donné les réticences de nombreux propriétaires forestiers privés. Le recours au paiement pour services environnementaux en forêt⁴³² fait partie des leviers d'actions mobilisés pour augmenter la surface des forêts matures ou en libre évolution.

Ce travail d'élaboration de trames de forêts matures connectées se poursuit dans le cadre d'un projet du Programme Opérationnel Interrégional du Massif Alpin POIA-FEDER⁴³³ qui a démarré en 2021 sur les PNR Bauges, Chartreuse, Vercors, Baronnies et Verdon. En parallèle, le MTES a lancé fin 2020 une réflexion pour définir et cartographier les forêts sub-naturelles au plan national, à laquelle je participe ; un programme d'actions est en cours d'élaboration. Enfin, M. Fuhr, Y. Paillet et moi sommes sollicités par l'ONF pour un appui méthodologique à la mise en place au niveau national de plusieurs 'démonstrateurs de maturité forestière' (couplage réseau de placettes / données *LiDAR* / modèle de prédiction), dont le but est de cartographier la maturité relative des forêts à l'échelle d'un territoire.

5.4.7 Valider la localisation des corridors écologiques

5.4.7.1 Contexte

Valider le fonctionnement d'un corridor écologique implique de vérifier plusieurs critères ^[90, 736, 894, 898] : (1) vérifier que l'espèce est présente dans le corridor et s'assurer qu'elle se déplace d'un bout à l'autre du corridor, (2) comparer la fréquence respective des passages *via* et en dehors du corridor, (3) prouver que ce déplacement améliore la survie de la population dans les fragments connectés (et sans doute au-delà puisque le corridor et les taches reliées font partie d'un réseau plus large) et (4) montrer un échange de gènes entre populations (là aussi à une échelle plus vaste que les deux taches connectées).

Plusieurs travaux proposent de valider la localisation des corridors prédits par les modèles de connectivité au moyen de données de télémétrie ou de distances génétiques ^[1443, 1464, 1869-1871]. Par exemple, Coulon *et al.* ^[1443] ont comparé la corrélation entre les distances génétiques entre populations et les distances entre taches liées à la théorie du circuit, aux chemins de moindre coût et des modèles individus centrés. Zeller *et al.* ^[1464] ont utilisé des méthodes de validation basés sur les chemins de dispersion observés définis par GPS pour comparer les résultats des approches de connectivité basées sur les surfaces de résistance estimées à partir des données de présence uniquement, de la télémétrie et de données génétiques. Cependant, les données télémétriques et génétiques ne représentent qu'une petite part (8,4%) des publications qui associent données

⁴³² Le principe du paiement pour services environnementaux (PSE) réside dans la rémunération contractuelle d'acteurs par d'autres acteurs en vue de restaurer ou maintenir un ou plusieurs services écosystémiques préalablement identifiés : en forêt, régulation et qualité de l'eau, séquestration du carbone et conservation de la biodiversité. Ces systèmes de rémunération visent à réduire les externalités négatives (pollutions, surexploitation des ressources) et à favoriser les externalités positives (fonctions de régulation d'hydro-systèmes, fonction d'habitat de zones humides).

⁴³³ Intitulé du projet POIA : "Caractériser et définir les enjeux de trame fonctionnelle déclinés aux zones pastorales et aux forêts matures pour mieux accompagner la résilience des milieux et des usages face aux changements climatiques - Mutualisation stratégique en inter-parcs naturels régionaux des massifs préalpains".

biologiques et graphes paysagers selon Foltête *et al.* [1872]. Elles sont beaucoup moins utilisées que les données d'observations d'espèces, qui peuvent être facilement extraites des bases de données existantes, notamment dans les études de connectivité à but opérationnel.

Peu d'articles utilisent des données biologiques à la fois *a priori* et *a posteriori* (quel que soit le type de données) [1872], alors que la procédure classique de modélisation statistique consiste à calibrer le modèle avec une partie des données et à le valider avec le reste des données [1873]. Lorsque les données biologiques sont utilisées *a priori* dans les modèles de connectivité paysagère, elles délivrent des informations sur les exigences écologiques des espèces en termes d'habitat [1428, 1429]. Lorsqu'elles sont utilisées *a posteriori*, elles permettent d'évaluer si diverses métriques de connectivité permettent de prédire le mouvement à l'échelle d'une tache ou à l'échelle du paysage [1874], mais elles concernent rarement la localisation spatiale des corridors écologiques [1875]. Enfin, des synthèses sur les études de connectivité qui visent à cartographier les corridors écologiques soulignent que la phase de validation est souvent négligée [1876, 1877]. Proposer une procédure de validation des corridors en routine à partir de données indépendantes facilement accessibles apparaît donc particulièrement utile.

La conservation de la connectivité vise à maintenir ou à restaurer des corridors écologiques pour un ensemble d'espèces, mais cet objectif général se heurte à plusieurs limites [1445]. L'application de la théorie des graphes, de la théorie du circuit, ou de modèles individus centrés nécessite des données d'observation des espèces et reste gourmande en temps de calcul. De plus, combiner des résultats sur un large panel d'espèces pose des problèmes théoriques, comme la généralisation d'un modèle tache-corridor-matrice pour des espèces ayant des exigences écologiques différentes [1878, 1879]. En pratique, ces limites sont surmontées de différentes façons [1436, 1437, 1675, 1879-1881]. Une première option se base sur des cartes d'habitat et l'avis d'experts comme indicateurs de la présence des espèces et de la résistance du paysage aux mouvements, pour prédire les mouvements potentiels d'un ensemble d'espèces dans la matrice [1882]. Une deuxième option consiste à sélectionner un ensemble d'espèces selon différents critères [1437, 1675], à mener une analyse de connectivité pour chaque espèce puis à combiner les cartes de corridors pour ces différentes espèces [1883]. Une troisième option repose sur le concept d'espèce parapluie qui reflète les besoins écologiques pour un large panel d'espèces [1884] : l'hypothèse sous-jacente à cette option est que les corridors écologiques modélisés pour l'espèce parapluie profitent aux autres espèces [1431]. Aucune approche ne s'est encore vraiment imposée comme méthode de référence [952, 1431, 1869, 1883, 1885]. Une procédure permettant de déterminer l'approche de connectivité du paysage la plus fiable pourrait donc contribuer à combler ce manque de connaissances.

5.4.7.2 Objectifs

Nous proposons ici une procédure de validation de la localisation des corridors écologiques, à partir de données indépendantes de présence d'espèces [1495]. Nous appliquons la procédure à quatre oiseaux forestiers en Isère dans un contexte de deux grands massifs boisés séparés par une grande zone agricole où la forêt est fragmentée, une situation propice à l'identification de corridors de dispersion pour les espèces forestières.

Notre méthode de validation est basée sur l'hypothèse que les espèces concernées par l'analyse sont détectées le long ou à proximité des corridors prédits dès lors que les corridors sont modélisés correctement.

Nous comparons trois méthodes de modélisation des corridors écologiques basées sur la théorie du circuit : (1) une approche *habitat* qui s'appuie sur une carte d'occupation du sol utilisée pour indiquer la présence des espèces ; (2) une approche *espèce parapluie* basée sur les données de présence de la Sittelle torchepot (*Sitta europaea*), considérée comme une espèce parapluie pour les Pics, et (3) une approche *multi-espèces* basée sur les données de présence de *S. europaea* et de trois espèces de Pics : le Pic épeiche (*Dendrocopos major*), le Pic noir (*Dryocopos martius*) et le Pic épeichette (*Dendrocopos minor*).

5.4.7.3 Démarche

5.4.7.3.1 Zone d'étude

La zone d'étude couvre 755 km² et correspond à la basse vallée de l'Isère, située entre Voiron au nord-est et Saint-Marcellin au sud-est (Figure 138a). Deux grandes zones boisées bordent la vallée : à l'est le Parc Régional du Vercors et à l'ouest le massif de Chambaran. Entre les deux massifs, la matrice est composée de milieux agricoles (33%), de forêts (taches > 0,5 ha, 32%), de zones urbaines (11%), de petits bois et haies (taches < 0,5 ha, 7%) et de milieux aquatiques (2%). La basse vallée de l'Isère concentre plusieurs barrières ou obstacles potentiels à la dispersion des espèces au sein de la matrice paysagère : l'Isère, des zones urbaines, plusieurs voies de circulation (une voie ferrée, une autoroute, une route nationale) et des zones d'agriculture intensive (cultures et noyeraies).

5.4.7.3.2 Données de présence d'espèces

Les observations de quatre oiseaux forestiers⁴³⁴ sur la période 2014 à 2019 ont été fournies par la LPO de l'Isère dans le cadre du projet FEDER Trame verte forestière. Un filtre spatial a été appliqué avant analyse pour supprimer les points de présence proches de moins de 100 m (s'ils sont trop proches, les points de présence pourraient être redondants)⁴³⁵. Dans l'analyse, nous avons émis l'hypothèse que ces oiseaux forestiers pouvaient se déplacer d'un massif forestier à l'autre (appelées zones cœurs) sans passer par des taches d'habitat intermédiaire en considérant que : (1) les distances maximales de dispersion des espèces vont de 12 à 54 km ; (2) la distance minimale entre les deux massifs est de 11,1 km et (3) les barrières à la dispersion sont concentrées sur une largeur de quelques kilomètres le long de la vallée de l'Isère.

5.4.7.3.3 Modélisation de la connectivité paysagère et hypothèses associées

Des cartes de résistance au déplacement des espèces ont été construites à partir : (1) d'avis d'experts couplés à la littérature scientifique [approche 1] et (2) des modèles de distribution d'espèces (*SDM*) basés sur des données de présence d'espèces uniquement et élaborés avec le logiciel *Maxent* ^[1474] [approches 2 et 3]. Ensuite, les cartes de résistance ont été utilisées pour cartographier les corridors écologiques entre les deux grands massifs boisés en utilisant la théorie des circuits et l'outil *Linkage Mapper*.

L'approche 1 [habitat] est basée sur les hypothèses suivantes : (1) l'occupation du sol est un bon indicateur de la présence des espèces, et (2) la transformation de l'occupation du sol d'après les avis d'experts et la littérature ^[1427, 1837] est un bon indicateur de la résistance de la matrice. Les valeurs de résistance calées pour des mammifères forestiers ont été transposées aux oiseaux forestiers.

L'approche 2 [espèce parapluie] consiste à modéliser la connectivité fonctionnelle pour *S. europaea*, considérée comme une espèce parapluie pour les Pics, car elle niche dans leurs cavités ^[1886]. L'approche 2 est basée sur les hypothèses suivantes : (1) la favorabilité de l'habitat de l'espèce parapluie est un bon indicateur de la présence d'autres espèces, et (2) la transformation de la favorabilité de l'habitat de l'espèce parapluie est un bon indicateur de la résistance de la matrice pour les autres espèces. En appliquant la démarche proposée au § 4.4.3 ^[1428], nous avons calibré un modèle d'habitat à l'aide du logiciel *Maxent* en mettant en relation 198 données de présence de *S. europaea* (50%) et plusieurs variables paysagères calculées sur la carte d'occupation du sol avec le logiciel *Chloe-4.0*⁴³⁶ ^[1887]. Ensuite, l'indice *HSI* issu de *Maxent* a été converti en

⁴³⁴ Les données initiales contiennent 653, 1156, 46, et 41 obs. respectivement pour *S. europaea*, *D. major*, *D. martius* et *D. minor*.

⁴³⁵ Ce filtrage spatial a retenu 396, 665, 43 et 31 obs. respectivement pour *S. europaea*, *D. major*, *D. martius* et *D. minor*.

⁴³⁶ Nous avons calculé la proportion de chaque classe d'occupation du sol en utilisant des fenêtres glissantes (rayon tampon de 100 m, 5 m entre deux fenêtres adjacentes). Les fenêtres ont également été utilisées pour calculer un indice d'hétérogénéité de composition du paysage : l'indice de diversité de Shannon ou *SHDI*. Des zones tampons ont été définies pour éviter que les fenêtres autour des points ne se chevauchent. Une vérification des corrélations entre les métriques du paysage indique l'absence de fortes corrélations ($R < 0,70$). L'importance des différentes métriques du paysage et les incertitudes ont été évaluées à l'aide d'un test Jackknife basé sur trois sélections aléatoires de points de fond (ou pseudo-absence).

valeurs de résistance (allant de 1 à 1000) par une transformation exponentielle négative pour renforcer l'effet barrière des zones les moins favorables.

L'approche 3 [multi-espèces] consiste à modéliser la connectivité fonctionnelle séparément pour les trois espèces de Pics (*D. major*, *D. martius* et *D. minor*) en utilisant 50% des données de présence selon la méthode proposée dans l'approche 2, puis à combiner les trois cartes de connectivité mono-espèces plus la carte de *S. europaea* pour obtenir une carte de connectivité multi-espèces. Les cartes de connectivité au niveau espèce ont été normalisées pour donner le même poids à chaque espèce. L'approche 3 est basée sur l'hypothèse que la transformation de la favorabilité de l'habitat des espèces est une bonne approximation de la résistance de la matrice.

La qualité des modèles de distribution d'espèces selon *Maxent* (utilisés dans les approches 2 et 3) a été appréciée par *AUC* ^[1873]. Pour les trois approches, nous avons utilisé la boîte à outil *Linkage Mapper Toolkit* disponible sous *ArcMap* v.10.5.1 basée sur la théorie des circuits pour cartographier le courant cumulé, localiser tous les chemins de dispersion entre les deux zones cœurs et identifier les chemins les plus importants, c'est-à-dire ceux qui concentrent les flux potentiels d'individus ^{437 [928]}.

5.4.7.3.4 Validation de la localisation des corridors écologiques

Les flux de courant cumulés résultant des trois approches ont été vectorisés selon trois seuils (55^{ème}, 65^{ème} et 75^{ème} quantiles) afin de calculer (a) la proportion de corridors communs entre approches (mesure de la cohérence entre les différentes cartographies) et (b) la distance de résistance entre les points de présence de validation et les corridors les plus proches, qui est utilisée dans l'indice de validation (voir ci-dessous) ⁴³⁸.

La moitié des données a été consacrée à la validation ⁴³⁹. Un indice de validation [appelé *corridor score*] a été calculé à partir de 100 tirages d'un nombre de points tirés au hasard dans la matrice et égal au nombre de points de validation :

$$Corridor\ score = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \left(\frac{dist.moy.random_i - dist.moy.observé}{dist.moy.random_i} \right)$$

où N est le nombre de tirages aléatoires i , *dist.moy.observé* est la moyenne des distances de coût entre les corridors et les points de validation et *dist.moy.random_i* est la moyenne des distances de coût entre les corridors et les points aléatoires pour chaque tirage i .

Un indice proche de 1 signifie que les points de validation sont proches du corridor en termes de distance de résistance, ce qui valide l'hypothèse que le corridor (ou son environnement proche) concentre les flux de dispersion potentiels. Un indice proche de 0 signifie que l'approche n'est pas meilleure qu'un modèle nul et invalide l'hypothèse ci-dessus. A noter qu'un indice négatif signifie que la matrice, et non le corridor, concentre les flux de dispersion potentiels, ce qui invalide aussi l'hypothèse de travail.

Comme la différence entre *dist.moy.random_i* et *dist.moy.observé* est sensible à la distribution des valeurs de résistance, nous avons divisé cette différence par *dist.moy.random_i* pour calculer le *corridor score*. Nous avons vérifié que l'indice était robuste à la fonction de transformation utilisée pour convertir le *HSI* en valeurs de résistance. L'indice de validation a été calculé pour chaque espèce, chaque approche et chaque seuil de courant cumulé. Nous avons testé la sensibilité de l'indice de validation à ces trois paramètres par Anova (effets simples et toutes les interactions doubles).

⁴³⁷ Nous avons ajusté les paramètres comme suit : l'intensité des réservoirs a été fixée à 1 Ampère, le courant a été calculé à partir du mode "pairwise", et les deux cartes produites à partir de l'injection de courant dans les zones cœurs ont été cumulées. Cette méthode repose sur l'hypothèse que les espèces peuvent emprunter tous les chemins possibles entre les deux réservoirs de biodiversité.

⁴³⁸ Seuls les polygones reliant de manière continue (c'est-à-dire sans aucune rupture) les deux zones centrales ont été considérés comme des corridors.

⁴³⁹ Soit respectivement 162, 294, 14 et 14 points de validation avec le seuil du 55^{ème} quantile ; 149, 263, 11 et 13 points de validation avec le seuil du 65^{ème} quantile ; et 118, 211, 11 et 11 points de validation avec le seuil du 75^{ème} quantile pour *S. europaea*, *D. major*, *D. martius* et *D. minor*.

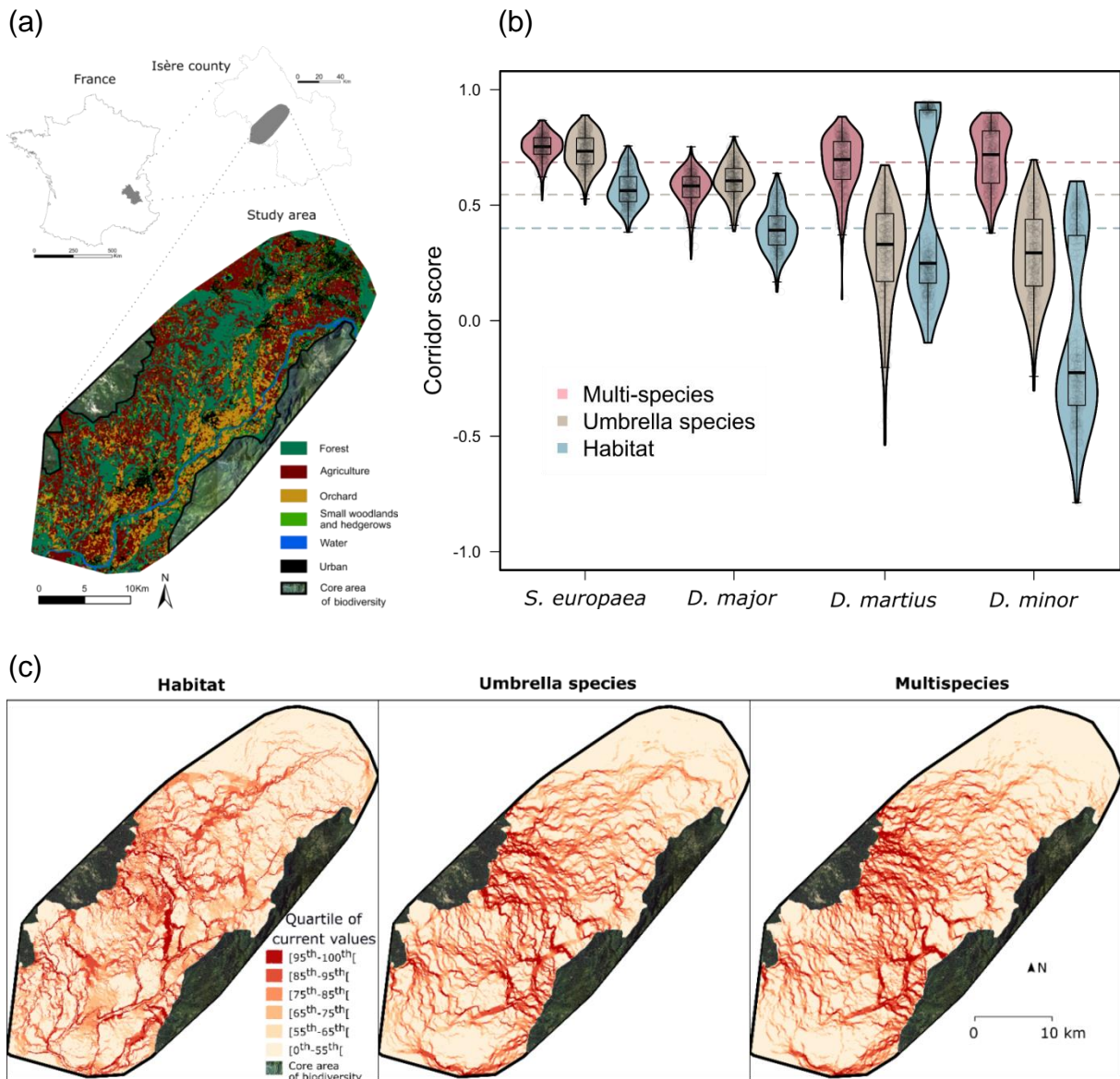


Figure 138. (a) Zone d'étude montrant les deux zones cœurs de biodiversité forestière à l'est et à l'ouest (orthophotos) et entre les deux la basse vallée de l'Isère (au sens large) avec les différentes occupations du sol. (b) Variations du *corridor score* en fonction de l'approche de connectivité paysagère choisie ('habitat', 'espèce parapluie', 'multi-espèces') et de l'espèce utilisée pour la validation (*S. europaea*, *D. major*, *D. martius* et *D. minor*). Le *corridor score* évalue la précision de délimitation des corridors écologiques prédite grâce à un lot de points de validation indépendants (observations de présence de l'espèce). Le graphe montre une combinaison de boxplots et de diagrammes violon représentant la densité des quantiles et des noyaux pour 100 tirages aléatoires (points gris clair) et pour les trois seuils de courant utilisés pour délimiter les corridors. Les lignes pointillées indiquent les valeurs médianes de chaque méthode. (c) Cartes de courant produites par les trois approches de modélisation des corridors écologiques : 'habitat', 'espèce parapluie', 'multi-espèces'.

5.4.7.1 Résultats

Les SDM obtenus sont corrects avec des *AUC* entre 0,7 et 0,72, sauf pour *D. martius* pour lequel la qualité est moins bonne (*AUC*=0,63). Les effets des variables paysagères sont globalement cohérents avec ceux attendus d'après la littérature, avec un effet positif de la surface de forêt dans le buffer paysager à 100 m et un effet positif de la diversité des milieux.

Les corridors pour les valeurs de courant les plus élevées sont assez similaires pour les approches 'multi-espèces' et 'espèce parapluie', mais ils diffèrent de ceux cartographiés par l'approche 'habitat' (Figure 138c). Du quantile le plus élevé (75^{ème}) au plus bas (55^{ème}), la part de corridors communs entre les approches 'multi-

espèces' et 'espèce parapluie' varie de 74 à 83%, entre les approches 'multi-espèces' et 'habitat' de 44 à 84%, et entre les approches 'espèce parapluie' et 'habitat' de 44 à 60%.

Le *corridor score* varie selon l'approche de modélisation des corridors écologiques ($F=387,5$, $P<0,0001$), l'espèce ($F=887,3$, $P<0,0001$), le quantile de seuil ($F=364,0$, $P<0,0001$), l'interaction entre espèce et approche ($F=76,1$, $P<0,0001$) et l'interaction entre espèce et quantile de seuil ($F=93,3$, $P<0,0001$). Le score le plus élevé est obtenu pour l'approche 'multi-espèces' ($0,69\pm 0,12$), suivie de l'approche 'espèce parapluie' ($0,55\pm 0,25$), puis de l'approche 'habitat' ($0,38\pm 0,37$) (Figure 138b). Quelle que soit l'approche, le *corridor score* diminue de *S. europaea* ($0,70\pm 0,11$), à *D. major* ($0,55\pm 0,13$), *D. martius* ($0,47\pm 0,30$) puis *D. minor* ($0,39\pm 0,42$). Pour *S. europaea* et *D. major*, l'indice est similaire pour l'approche 'espèce parapluie' et l'approche 'multi-espèces'. La médiane de l'indice est plus faible pour *D. minor* ($0,39\pm 0,42$), et particulièrement pour l'approche 'habitat' ($-0,23\pm 0,38$). Par ailleurs, nous avons vérifié que l'indice est robuste à la distribution de la gamme de valeurs de résistance.

5.4.7.2 Discussion

Les corridors écologiques concordent davantage entre l'approche 'multi-espèces' et l'approche 'espèce parapluie' qu'entre ces deux approches et l'approche 'habitat'. Cela s'explique très probablement par la similitude entre les deux premières méthodes, qui utilisent un modèle de distribution d'espèce obtenu en croisant variables environnementales et observations de présence des espèces. Meurant *et al.* [1431] ont comparé différentes manières de sélectionner des espèces indicatrices pour hiérarchiser les zones importantes vis-à-vis de la connectivité paysagère pour un ensemble d'espèces : contrairement à nos résultats, ils concluent que les espèces parapluies ne sont pas de bons indicateurs des exigences écologiques d'un ensemble d'espèces et qu'une approche indirecte basée sur l'habitat est préférable, même si des zones importantes pour la conservation de la connectivité paysagère peuvent être oubliées. Dans notre cas, la bonne concordance entre l'approche 'multi-espèces' et l'approche 'espèce parapluie' est probablement liée au choix de l'espèce parapluie, puisque la Sitelle torchepot est reconnue comme une espèce indicatrice pour les Pics [1886]. Dans le cas de Meurant *et al.* [1431], les espèces parapluies sélectionnées sont des espèces indicatrices assez moyennes. Néanmoins, celles-ci ont été testées pour un plus grand nombre d'espèces (14 espèces contre 3 espèces dans notre étude) et une plus grande amplitude écologique, ce qui peut expliquer les différences entre nos résultats et ceux de Meurant *et al.* [1431].

Le *corridor score* est meilleur pour les approches 'multi-espèces' et 'espèce parapluie' et plus faible pour l'approche 'habitat'. La capacité de l'approche multi-espèces à localiser plus précisément les corridors écologiques pour plusieurs espèces est logique et confirme les résultats d'autres études [1888, 1889]. Nous pouvons conclure dans notre cas que l'hypothèse sous-jacente à l'approche multi-espèces est la plus réaliste : les indices de favorabilité des espèces sont de bons proxys de la résistance de la matrice lors de l'identification des corridors multi-espèces. L'écart entre l'approche 'multi-espèces' et l'approche 'habitat' pourrait s'expliquer par le fait que les données de présence multi-espèces reflètent mieux la réalité que les données d'habitat. Cette différence est en partie due à la façon dont la résistance du paysage est modélisée : soit localement pour l'approche 'habitat', soit en tenant compte du contexte paysager pour les approches 'multi-espèces' et 'espèce parapluie'. En effet, l'importance relative des facteurs locaux et paysagers pour expliquer la probabilité de présence des espèces peut dépendre du contexte paysager et des espèces [1890, 1891], et l'importance des facteurs paysagers a été mise en évidence dans le cas des Pics [1892, 1893].

La précision des différents modèles de connectivité paysagère varie en fonction de l'espèce utilisée pour la validation (Figure 138b). Ce résultat pourrait être en partie lié au nombre d'observations et à la qualité des modèles *Maxent*. En termes de nombre d'observations, les valeurs de *corridor score* les plus élevées en moyenne correspondent aux deux oiseaux qui ont le plus de points d'observations (*S. europaea* et *D. major*), ce qui suggère que la précision du modèle augmente avec le nombre de données. Mais en termes de qualité du SDM, seul *D. martius* affiche une moindre qualité de prédiction selon l'*AUC*, alors que le *corridor score* indique une moindre qualité de prédiction des corridors à la fois pour *D. martius* et pour *D. minor*. Nos

résultats indiquent donc une certaine divergence entre la qualité des SDM de chaque espèce (appréciée par l'*AUC*) et la qualité de localisation des corridors écologiques pour ces mêmes espèces (appréciée par le *corridor score*). Tels que construits dans l'approche 2 et 3 ('espèce parapluie' et 'multi-espèces'), les deux modèles (SDM et corridor) ne sont pas indépendants, puisque la carte de résistance est issue du SDM. Trouver des espèces dans les corridors ou à proximité de ceux-ci n'est pas étonnant, puisque les zones d'habitat favorables vont forcément être privilégiées pour établir les chemins de dispersion entre les deux zones réservoirs. Néanmoins, deux cas peuvent contribuer à faire diverger la qualité des deux types de prédictions (SDM et corridors) : (1) le premier est celui où l'observation d'une espèce est située dans un pixel favorable selon le SDM mais qui n'est pas cartographié comme corridor majeur par l'analyse de connectivité du fait de sa position géographique (tous les pixels favorables pour l'espèce ne sont pas des corridors importants pour relier les deux zones cœurs de biodiversité forestière) ; (2) le second correspond au cas inverse, c'est-à-dire lorsque l'observation d'une espèce est dans un pixel assez défavorable selon le SDM mais situé dans un corridor majeur selon l'analyse de connectivité (cas d'une partie de corridor traversant un milieu peu favorable pour relier deux secteurs du corridor plus favorables). Ceci renvoie à la dimension spatiale de l'analyse de connectivité qui hiérarchise l'espace et redistribue les priorités en considérant les déplacements des espèces dans la matrice paysagère. Le *corridor score* permet de valider les modèles de connectivité paysagère sur la base des résultats finaux, c'est-à-dire de la localisation des corridors écologiques, et pas seulement en termes de validité des modèles d'habitat. De plus, notre indice permet de valider tout type d'approche, y compris l'approche 'habitat'.

Certes, notre étude ne permet pas de surmonter les limites concernant le lien entre les données de présence, les mouvements de dispersion et la reproduction effective des migrants [295, 1894, 1895]. La résistance de la matrice peut être liée à deux processus fondamentalement différents : (1) les organismes peuvent être moins susceptibles de se déplacer dans un lieu ou (2) les organismes peuvent subir une mortalité accrue dans ce lieu [1895-1897]. Fletcher *et al.* [1895] ont évalué les conséquences à ne pas distinguer les deux processus et ont proposé un nouveau modèle de connectivité qui sépare mortalité et comportement de déplacement. Les données de présence sont indirectement liées au mouvement et ne permettent pas de discriminer la recherche de nourriture, la dispersion et la migration, ni de quantifier le succès de la reproduction des migrants, avec ses conséquences sur la diversité génétique des populations [1898]. Cependant, ces limites ne sont pas spécifiques à notre étude et notre procédure de validation conserve plusieurs avantages : (1) elle est basée sur des données facilement accessibles ; (2) elle permet de sélectionner l'approche de connectivité paysagère la plus réaliste ; (3) elle peut détecter une mauvaise classification des valeurs de résistance de la matrice à partir d'un nombre limité de points de validation et peut aider à sélectionner la meilleure fonction de transformation de la qualité d'habitat en valeurs de résistance ; (4) elle est indépendante du cadre de modélisation (avis d'experts, chemins de moindre coût ou chemins multiples) parce qu'elle évalue le résultat final du modèle de connectivité du paysage (c'est-à-dire la position des corridors écologiques) et pas seulement un résultat intermédiaire (*e.g.* les valeurs de résistance) ; et (5) elle est facile à appliquer en aval des logiciels de modélisation de la connectivité (voir § 3.5.3.3).

5.4.7.3 Conclusions et perspectives

Basé sur le principe standard de test d'un modèle statistique (calibration puis validation), le *corridor score* permet de valider la localisation des corridors écologiques à partir de données indépendantes de présence, selon l'hypothèse que les espèces devraient être observées plus fréquemment dans ou à proximité des corridors modélisés. Le *corridor score* peut être calculé à partir de distances euclidiennes ou de distances de résistance. L'indice peut être utilisé pour sélectionner la meilleure façon de classer les valeurs de résistance ou pour transformer la favorabilité de l'habitat en résistance au déplacement. Ici, nous avons illustré la procédure de validation en comparant plusieurs méthodes de cartographie des corridors multi-espèces et en sélectionnant l'approche la plus précise. Malgré ses limites, notre approche permet de combler un vide entre l'absence de validation et la validation lourde par des méthodes de quantification directe ou indirecte de la connectivité [93] (*cf.* § 3.5.3.2).

Bien entendu, pour consolider notre indice, nous devons par la suite comparer s'il classe les méthodes de construction des corridors de la même façon que d'autres indices de validation basés sur la télémétrie ou les distances génétiques [\[1443, 1466\]](#).

Pour alimenter les modèles de connectivité par des données sur les déplacements d'espèces, trois options sont envisageables : la première est d'acquérir les données sur la zone d'étude, ce qui suppose d'avoir le budget et le temps nécessaire vu leur coût d'acquisition ; la seconde consiste à employer les connaissances acquises sur les espèces dans d'autres contextes, comme nous l'avons fait pour l'écureuil roux [\[1427\]](#) et d'adapter la carte de résistance au contexte de la zone d'étude (avec les simplifications et les hypothèses que cela implique) ; la troisième voie, balbutiante, consisterait à recourir à des bases de données spécifiques sur les déplacements des espèces et compilant toutes les observations sur les déplacements d'espèces réalisées par les opérateurs, dans l'esprit de ce qui est proposé pour les données d'observations d'espèces (cf. www.gbif.org). Néanmoins, les compétences techniques pour acquérir ce type de données sont plus pointues que celles mobilisées pour les observations ponctuelles d'espèces. Pour progresser dans une modélisation réaliste de la connectivité paysagère et construire des stratégies de conservation pertinente, des efforts considérables d'acquisition de données sur le déplacement des espèces et d'archivage dans des bases de données collaboratives dédiées devront donc être consentis [\[1899\]](#).

Une autre voie consiste à utiliser les données génétiques pour valider les sorties des modèles de connectivité. Cependant, ces données ne permettent pas de valider la localisation des corridors, mais seulement de valider si une matrice de distances génétiques entre populations (par exemple un indice de différenciation génétique comme le *Mean inverse weight* [\[1900\]](#)) est cohérente avec la matrice de distances de coût issue d'un modèle de déplacement d'espèce (distance euclidienne, distance de moindre coût, corridor de moindre coût, distance de résistance...), à partir de tests de corrélation de Mantel ou de modèles linéaires mixtes [\[1661, 1901\]](#).

En collaboration avec différents partenaires (B. Reineking LESSEM, UMR Thema Univ. Besançon, CEFÉ, EPHE, LECA, OFB), je souhaite développer des travaux associant modélisation de la connectivité par les graphes, suivi des mouvements d'individus par télémétrie et analyse génétique des populations⁴⁴⁰. Ces travaux se feront en collaboration avec des écologues, des modélisateurs et des généticiens, en faisant appel à la télédétection environnementale, l'écologie du paysage, l'écologie du mouvement, l'écologie comportementale et la génétique du paysage.

⁴⁴⁰ Comme proposé sans succès dans le projet DYNAMICC, soumis à l'ANR en 2016 et 2017, ou dans le projet FORECTO, soumis en 2019 et 2020.



L'état actuel de la biodiversité, entrée dans sa sixième crise d'extinction, et les impacts futurs des changements climatiques sur cette biodiversité ^[496], appellent une recherche en écologie de la conservation qui trouve un équilibre entre (1) **approfondissement des connaissances sur les processus qui façonnent la biodiversité à différentes échelles et sur les effets des activités humaines sur ces processus** et (2) **recherche de solutions concrètes pour la conservation de la biodiversité** ^[1902-1904].

Sous réserve de maintenir un usage forestier, mes différents travaux indiquent que la flore herbacée forestière est globalement compatible dans nos écosystèmes avec la gestion forestière et a besoin de perturbations régulières pour se maintenir (*cf.* § 4.1.7), mais ce n'est pas le cas dans d'autres contextes géographiques ni pour d'autres groupes taxonomiques ^[3, 339]. De plus, il est souvent difficile de conclure qu'un type de gestion est plus favorable à la biodiversité car différentes gestions conduisent souvent à favoriser différentes espèces et différents traits de vie, ce qui est le cas par exemple du choix de l'essence dominante ^[379], ou lorsque l'on considère l'ensemble des stades de la succession forestière. Une des conclusions émanant des travaux réalisés est que **le maintien de la biodiversité doit se raisonner à des échelles de temps et d'espace les plus larges possibles** ^[16, 349, 1132, 1638]. Une autre conclusion essentielle est le besoin d'**accroître la surface des forêts matures et des forêts laissées en libre évolution**, à la fois pour conserver la biodiversité spécifique associées à ces phases finales des cycles sylvigénétiques tronqués par la sylviculture, mais aussi pour constituer des observatoires de suivi scientifique des écosystèmes forestiers et de leur biodiversité ^[329].

De mon point de vue, les résultats les plus forts que j'ai obtenus en écologie du paysage forestier sont la **mise en évidence d'une très longue portée d'effet lisière sur la flore de sous-bois dans les forêts tempérées de plaine** ^[117, 1321] et **d'une portée non négligeable de l'effet route sur la biodiversité forestière**, qui est accentuée au moment de la régénération des peuplements en raison des travaux forestiers et des cloisonnements sylvicoles ^[1389]. Même si ce sont des espaces moins soumis aux pressions anthropiques que d'autres milieux ^[15], mes travaux ont contribué à souligner que **les forêts françaises et européennes ne sont pas épargnées par la fragmentation des massifs liée à la déforestation des siècles passés, aux infrastructures de transport, à l'urbanisation et aux diverses sources de pollutions** (chimiques, dont azotées [dépôts atmosphériques], sonores et lumineuses).

De plus, même si les processus sous-jacents aux effet lisière à longue portée sur la flore forestière de sous-bois ne sont pas totalement élucidés, **l'histoire et le déplacement des lisières forestières au cours du temps jouent un rôle majeur, ce qui fait que les zones de cœur forestier sont plus fréquemment des forêts anciennes** ^[601]. Le temps et l'espace peuvent révéler les mêmes processus de réponse décalée de la biodiversité aux changements d'usage du sol et mes travaux contribuent donc à une **écologie du paysage historique à but de conservation** ^[1334]. Ces résultats soulignent, à l'instar de nombreux travaux précédents, **l'importance des changements d'usage du sol sur la composition spécifique et fonctionnelle des communautés floristiques et le rôle patrimonial des forêts anciennes**.

A partir de ce bilan et d'une analyse de la littérature, je propose de poursuivre mes travaux d'écologie historique forestière en documentant davantage la valeur patrimoniale de ces forêts par un élargissement des **objets d'études à d'autres groupes taxonomiques que la flore vasculaire et à d'autres espèces que les espèces ordinaires** ^[498]. Un résultat obtenu récemment va dans ce sens, puisque nous avons montré dans la thèse de Sylvain Mollier que les espèces menacées forestières de plusieurs groupes taxonomiques sont plus fréquentes en forêt ancienne qu'en forêt récente ^[1492]. En complément, je souhaite mieux comprendre **l'empreinte laissée par différents types de pratiques agricoles passées sur la diversité multi-taxonomique spécifique et fonctionnelle** ^[1493], et tester si **d'anciennes pratiques forestières très intensives ont laissé des traces sur les sols et la biodiversité**, pour anticiper les risques, pour la fertilité des sols et la biodiversité, d'une possible surexploitation des forêts pour la bioénergie. Enfin, je vise à quantifier par voie empirique la dette d'extinction et le crédit de colonisation des communautés de plantes de sous-bois dans nos paysages forestiers en mutation.

Je propose aussi de continuer mes recherches pour mieux **connaître la biodiversité et le rôle patrimonial des zones de cœur forestier**. En complément, je poursuivrai mes recherches en approfondissant **le rôle de la structure et de la composition du paysage sur la diversité multi-taxonomique, spécifique et fonctionnelle, des communautés forestières** et en testant plusieurs hypothèses : l'hypothèse de la quantité d'habitat (*HAH*), l'hypothèse de l'hétérogénéité intermédiaire (*IHH*) et enfin l'hypothèse du maintien de la diversité par la diversification des pratiques ^[16]. Je propose notamment de **tester l'hypothèse *HAH* à partir des graphes paysagers et des indices de quantité d'habitat atteignable, en m'appuyant sur les travaux de conservation et de restauration de la connectivité paysagère**. Ces études consisteront aussi à rechercher quelles proportions et quelles configurations spatiales d'un ou plusieurs type(s) de gestion à l'échelle du paysage permettent de conserver la biodiversité ^[1247, 1251], ou de maximiser la diversité γ (relativement à d'autres paysages) ^[349, 351, 1177]. Ils permettront d'alimenter les réflexions sur les **stratégies de conservation de la biodiversité à l'échelle du paysage**.

A partir du cadre d'analyse de la connectivité fonctionnelle à but de conservation que nous avons défini et enrichi ^[1427, 1428], je continuerai mes recherches dans ce domaine à la fois sur un plan méthodologique et en appui à l'action. En proposant le '*corridor score*', je souhaite **perfectionner les outils de diagnostic de la connectivité des réseaux d'habitat en travaillant sur la précision de localisation des corridors** ^[1495]. D'autres perfectionnements de la méthode pourraient être abordés, comme la question de l'optimisation économique des mesures de restauration de la connectivité intégrant le coût du foncier ^[1845, 1905, 1906] (voir aussi § 5.4.5). Enfin, plus largement, en collaboration avec d'autres collègues du LESSEM et d'autres chercheurs, je souhaite contribuer à des recherches couplant prédiction de l'habitat des espèces par la télédétection, modélisation de la connectivité par la théorie des graphes ou la théorie du circuit, suivi des mouvements d'individus par télémétrie et analyse génétique des populations. En termes d'appui à l'action (solutions pour la conservation), je contribuerai à appliquer notre cadre d'analyse de connectivité à différents contextes, en association étroite avec les gestionnaires, en m'intéressant à **l'élaboration de trames fonctionnelles de vieux bois, la conservation et la restauration des réseaux de haies dans les paysages bocagers**, et la prise en compte de la **connectivité dans la séquence ERC et l'objectif PPN** ^[1494]. D'autres applications de ce cadre d'analyse ont été engagées, que je n'ai pas développées dans mon projet de recherche. Elles concernent des milieux spécifiques, comme les trames turquoise ou ripisylves, qui jouent un rôle essentiel pour le maintien d'une biodiversité particulière et comme corridor boisé permettant de relier des réservoirs forestiers ^[1907-1909]. Et, plus largement, je regrette de ne pas encore avoir pu concrétiser l'élaboration d'une trame verte et bleue à l'échelle d'une région ou d'un SCoT, en association avec les gestionnaires.

Enfin, je n'oublie pas la question prégnante des changements climatiques, qui vont contraindre les espèces à se déplacer dans le paysage pour suivre leur niche climatique. Si l'écologie du paysage n'a investi qu'avec retard ce thème de recherche, elle possède les clés pour analyser le rôle de la configuration paysagère dans l'adaptation des réseaux d'habitats d'espèces aux changements climatiques ^[1693]. Je poursuivrai donc mes recherches sur la connectivité fonctionnelle **en intégrant les effets des changements climatiques à l'ensemble des contraintes au déplacement des espèces forestières et en tentant de démêler les effets directs et indirects induits par les changements climatiques** sur les réseaux d'habitats d'espèces.

Je terminerai cette conclusion par trois remarques d'ordre général mais qui me paraissent très importantes.

(1) **Les deux défis majeurs de l'érosion de la biodiversité et des dérèglements climatiques ne peuvent pas être considérés séparément** ^[1910]. A cet égard, faire peser à la forêt le poids d'absorber le surplus de nos émissions de CO₂, ou jouer à fond la carte de la substitution ou de la bioénergie pour répondre à l'urgence climatique et accompagner la transition énergétique, c'est oublier que les écosystèmes forestiers sont plus que jamais fragiles : (a) ils peuvent basculer de puits à source de carbone sous l'effet des changements climatiques et (b) leur biodiversité est globalement impactée négativement par une hausse des prélèvements de bois. De plus, la solution *a priori* séduisante qui consisterait à (re)planter de très vastes surfaces de forêts pour lutter contre les CC fait l'impasse sur les conséquences de ces changements d'usage du sol induits par une politique

de reboisement massif (acceptabilité sociale, conflits entre usages, impacts sur la biodiversité). Enfin, les stratégies d'adaptation de la sylviculture aux changements climatiques, qui proposent d'augmenter les prélèvements, de raccourcir la durée des cycles sylvicoles et d'augmenter la densité des routes forestières pour pouvoir faire une gestion plus réactive aux crises, ne sont compatibles avec une gestion forestière favorable à la biodiversité.

(2) **L'empreinte des activités humaines sur les écosystèmes est importante, parfois difficile à détecter** ^[116] **et ne cesse de croître, alors que les recherches montrent que ces impacts sont parfois irréversibles** ^[510], ou du moins que le temps de réponse des espèces et des communautés à ces changements peut être extrêmement long ^[587]. La perte et le gain d'espèces après perturbation de l'écosystème peuvent prendre plusieurs centaines d'années et l'état de la biodiversité au temps t peut être jugé à tort satisfaisant ou médiocre, parce que les effets des actions anthropiques passées ne sont pas terminés ^[1586]. Le coût et les efforts à déployer pour "renaturer" ou restaurer des sites dégradés doivent donc être évalués avec précaution ^[1911, 1912], et mis en balance avec une politique de protection plus stricte des habitats naturels existants.

(3) **L'espace disponible pour les activités humaines n'est pas infini, au même titre que les autres "ressources naturelles"**. La finitude de l'espace géographique a été particulièrement soulignée à deux occasions dans ce mémoire. La première fois a été au travers du pourcentage de surface forestière située à une distance donnée de la lisière externe de la forêt ou d'une route : à l'échelle d'un échantillon de sept départements français, près de la moitié de la forêt est située à moins de 100 m d'une lisière et seulement 1,4% est éloignée de plus d'1 km. Dans le cas du massif d'Orléans, seulement 7,5% de la forêt est située à plus de 100 m d'une route. Ces chiffres, confirmés par d'autres études (cf. § 5.3.1), surprennent et soulignent à quel point l'idée que nous avons de l'espace apparemment disponible est fautive⁴⁴¹. La seconde est au moment d'aborder la question de la compensation écologique, dans le cadre de la séquence ERC et l'objectif PPN (cf. § 5.4.4). Non seulement tout aménagement anthropique a des conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes et leur biodiversité, mais il n'est pas concevable d'imaginer un immense réservoir de sites disponibles pour la compensation, puisque les différents usages du sol (urbanisation, agriculture, milieux naturels) entrent en concurrence. Quel que soit le type de site détruit, pour compenser *in fine* les pertes de biodiversité (après avoir envisagé l'étape d'évitement et de réduction des impacts), où peut-on prendre les sites pour la compensation ? S'il faut reboiser pour compenser un défrichement, doit-on prendre sur des terres agricoles, dont nous allons cruellement manquer pour parvenir à nourrir une population humaine toujours plus nombreuse et consommatrice de denrées alimentaires et garantir notre souveraineté alimentaire ? Ou alors pour épargner une terre agricole, doit-on le prendre sur des zones artificialisées et abandonnées, qu'il faut désartificialiser, souvent dépolluer et "renaturer" ou restaurer à grand renforts de techniques de restauration écologique, avec un bilan plus qu'hypothétique en termes de biodiversité ? La "compensation écologique" est donc malheureusement un leurre ou une impasse, comme nombre de solutions envisagées pour pallier les crises climatiques, alimentaires et écologiques, dès lors qu'on ne veut pas soigner la racine du problème.

En somme, **nous n'avons pas d'autres choix que d'adopter une gestion très économe de l'espace et viser un objectif de zéro artificialisation nette (ZAN)** ^[1913], même si cela impose de revoir en profondeur nos modes de vie. Ma conviction profonde est qu'au lieu de tenter de remédier au coup par coup aux dégâts causés par notre développement économique sur les écosystèmes et la biodiversité, **il faut revoir nos priorités et mettre au premier plan la lutte contre la crise de la biodiversité et la crise climatique en adoptant des politiques de conservation beaucoup plus ambitieuses au niveau mondial**, en augmentant sensiblement la surface des zones protégées et en identifiant et protégeant les secteurs du territoire qui ne doivent absolument pas être perdus au profit des besoins humains ^[1789]. Pour ralentir de manière significative l'érosion de la

⁴⁴¹ Je n'ai pas réalisé d'analyse similaire pour quantifier la surface agricole totale située à 10, 20, 50 ou 100 m du bord de champ, mais il est probable qu'une estimation de ce type aurait éclairé le débat sur la zone tampon à respecter pour l'épandage des pesticides et sur la restriction en termes de surface cultivée que cela impose à l'exploitant agricole, qui est loin d'être négligeable. D'où l'importance de changer de modèle agricole et de sortir des pesticides !

biodiversité (à défaut de la stopper), il est urgent de mettre en place un projet beaucoup plus ambitieux de "trame verte et bleue" **en identifiant les corridors écologiques qui relient de manière fonctionnelle l'ensemble des aires protégées, et en consacrant les efforts de protection et de restauration sur ces liaisons vitales** [\[1449, 1795, 1914\]](#), en leur donnant un statut de protection élevé, ce qui va beaucoup plus loin que ce qui est fait aujourd'hui.

7 CV détaillé

Laurent BERGÈS

Ingénieur – Chercheur en écologie de la conservation

Né le 10/08/1970

Nationalité française

Unité de Recherche LESSEM
Laboratoire EcoSystèmes et Sociétés En Montagne
INRAE - Institut national de recherche en sciences et technologies
pour l'environnement et l'agriculture
Centre de Grenoble
2, rue de la papeterie, BP 76
38402 Saint-Martin-d'Hères Cedex

- Ingénieur forestier FIF-ENGREF
- Docteur en Sciences forestières de
l'ENGREF
- Statut : IDAE

Tél. : +33 (0)4 76 76 27 72

e-mail : laurent.berges@inrae.fr**Mots-clés :**

écologie de la conservation
écologie historique
écologie forestière
écologie du paysage
biodiversité

EXPERIENCE PROFESSIONNELLE

- 2020- Responsable de l'équipe BIOSSES, UR LESSEM, INRAE Grenoble
- 2017-2020 Ingénieur-Chercheur en écologie du paysage et écologie de la conservation, UR LESSEM
Laboratoire EcoSystèmes et Sociétés En Montagne, équipe BIOSSES, Irstea Grenoble
- 2013- Editeur associé de la revue scientifique *Annals of Forest Science*
- 2011-2017 Ingénieur-Chercheur en écologie du paysage et biodiversité forestière, UR RECOVER, équipe
Ecosystèmes Méditerranéens et Risques, Irstea Aix-en-Provence
- 2009-2011 Ingénieur-Chercheur en biodiversité forestière, UR Ecosystèmes Forestiers Cemagref Nogent-sur-
Vernisson, animateur de l'axe 1 "Dynamiques, gestion des systèmes écologiques et conservation"
au sein du thème de recherche Sedyvin
- 2004-2009 Ingénieur-Chercheur en écologie forestière, Unité Ecosystèmes Forestiers, Cemagref Nogent-sur-
Vernisson, chef de l'équipe Biodiversité au sein du thème de recherche Biofor "Gestion durable et
Biodiversité des écosystèmes forestiers"
- 1998-2003 Ingénieur-Chercheur en écologie forestière et biodiversité floristique, UR Ecosystèmes Forestiers,
Cemagref Nogent-sur-Vernisson, équipe Ecosylv "Biodiversité et gestion des forêts de plaine"
- 1994-1998 Formation Complémentaire par la Recherche (FCPR), ENGREF Nancy, Unité Écosystèmes
Forestiers et Dynamique du Paysage, Laboratoire de Recherche en Sciences Forestières &
Cemagref, Division Ecosystèmes Forestiers et Paysages, Nogent-sur-Vernisson

ÉTUDES ET DIPLÔMES

- 1998 Doctorat en Sciences forestières ENGREF Nancy : Titre de la thèse : Variabilités individuelles et
collectives de la croissance et de la densité du bois de chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.)
Liebl.) en relation avec les facteurs écologiques (Directeur : Alain Franc)
- 1993 DEA d'Analyse et de Modélisation des Systèmes Biologiques (responsable : Alain Pavé),
Université Claude Bernard Lyon I
- 1993 Diplôme d'Ingénieur Forestier, ENGREF Nancy

PROJETS DE RECHERCHE (liste non exhaustive)

- ❖ SPATMAN : What role for the SPATial organisation of huMAN societies to modulate their pressures on biodiversity? (Appel FRB-MTE-OFB Impacts sur la biodiversité terrestre dans l'anthropocène, en cours d'évaluation)
- AMPLI GAMMA : Aménagement des paysages et conservation de la multi-diversité gamma (Métaprogramme INRAE Biosefair, en cours)
- SICCCUB : Suivi des Impacts du Changement Climatique et des Changements d'Usage sur la Biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes de montagne (Métaprogramme INRAE Biosefair, en cours)
- GeniTrame : Techniques de génie végétal en environnement fortement urbanisé : limiter les impacts sur la connectivité fonctionnelle des ripisylves (AERMC, en cours)
- Caractériser et définir les enjeux de trame fonctionnelle déclinés aux zones pastorales et aux forêts matures pour mieux accompagner la résilience des milieux et des usages face aux changements climatiques (Programme Opérationnel Interrégional FEDER du Massif des Alpes, en cours)
- ✓ Préserver et restaurer la biodiversité des ripisylves : un enjeu de biodiversité (AERMC)
- ✓ TRAME VERTE FORESTIERE (FEDER Région AURA)
- ✓ Connaissance et conservation de la biodiversité des forêts anciennes dans les espaces protégés de montagne (OFB, thèse de Sylvain Mollier)
- ✓ CONNECT-ERC : Apport du couplage entre modèles de distribution d'espèces et graphes paysagers pour rénover les approches sur la séquence ERC (DEB, MTES)
- ✓ VÉLOCITÉ : Quelles contraintes pour la migration des plantes forestières face aux changements climatiques ? (DEB, MTES)
- ✓ Écologie historique des forêts méditerranéennes : déterminants du changement du couvert forestier et effets des usages passés sur les sols et la flore" (Thèse J. Abadie)
- ✓ ALTERBIO PACA : Aménagement du territoire et biodiversité en région PACA (APRF Régional PACA)
- ✓ DIACOFOR : Test d'outils de diagnostic de la connectivité fonctionnelle potentielle de la trame forestière" (DEB, MEDDE)
- ✓ DYNINDIC : Mieux prendre en compte la dynamique des écosystèmes dans la conception des indicateurs de qualité environnementale (AO INGENCO Irstea)
- ✓ DISTRAFOR : Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière (Programme Biodiversité et Gestion Forestière GIP Ecofor, MEDDTL)
- ✓ Rôles écologiques des routes forestières dans la conservation de la biodiversité floristique en forêt (DEB, MEDDTL)
- ✓ CORYLUS : Influences de la composition et de la structure des masses forestières sur la biodiversité (Programme BGF GIP Ecofor)
- ✓ FORGECO : Du diagnostic à l'action : vers une gestion intégrée et viable des écosystèmes forestiers sur les territoires (ANR Systerra)
- ✓ Biodiversité floristique sous les lignes à très haute tension dans le Loiret (RTE)
- ✓ Expérimentation multi-site sur la résistance et la résilience des végétations forestière et prairiale à une perturbation par le piétinement (Réseau d'Excellence européen ALTER-Net)
- ✓ Comparaison de la biodiversité entre forêts gérées et non gérées : approche par méta-analyse (ALTER-Net)
- ✓ Réponse de la biodiversité aux chablis en Brie : interaction avec le type d'exploitation et la taille des trouées (Programme BGF GIP Ecofor)
- ✓ Diversité et structure des communautés de Lépidoptères nocturnes en Chênaie de plaine dans un contexte de conversion vers la futaie régulière (Thèse P. Bonneil)
- ✓ Influence de la sylviculture du chêne en forêt domaniale de plaine sur la biodiversité de la flore : cas de la forêt domaniale de Montargis (École Pratique des Hautes Etudes R. Chevalier)
- ✓ Gestion forestière et biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique (Programme GIP Ecofor)
- ✓ Diversité végétale et gestion forestière en espace protégé - Mont Aigoual, Parc National des Cévennes (Programme BGF GIP Ecofor)
- ✓ Substitution de flore : suivis temporels d'essais de modalités de traitements herbicides (DGFAR, MAA)
- ✓ Évaluation de la biodiversité forestière en Brie : influence du type de peuplement (Programme BGF GIP Ecofor)

LISTE DES PUBLICATIONS

Articles scientifiques

- ASCL-01 Dupouey, J.-L., Pignard, G., Badeau, V., Thimonier, A., Dhôte, J.F., Nepveu, G., **Bergès, L.**, Augusto, L., Belkacem, S., Nys, C., 1999. Carbon stores and fluxes in French forests. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France*, 85, 293-310
- ASCL-02 **Bergès, L.**, Dupouey, J.-L., Franc A., 2000. Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. *Trees-Structure and Function*, 14, 7, 398-408
- ASCL-03 **Bergès, L.**, Chevalier, R., Dumas, Y., Franc, A., Gilbert, J.M., 2005. Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) site index variations in relation to climate, topography and soil in even-aged high-forest stands in northern France. *Annals of Forest Science*, 62, 5, 391-402
- ASCL-04 Archaux, F., Gosselin, F., **Bergès, L.**, Chevalier, R., 2006. Effects of sampling time, quadrat richness and observer on exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, 17, 299-306
- ASCL-05 **Bergès, L.**, Gégout, J.-C., Franc A., 2006. Can understory vegetation accurately predict site index? A comparative study using floristic and abiotic indices in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands in northern France. *Annals of Forest Science*, 63, 1, 31-42
- ASCL-06 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
- ASCL-07 Archaux, F., **Bergès, L.**, 2008. Optimising vegetation monitoring. A case study in French lowland forests. *Environmental Monitoring and Assessment*, 141, 19-25
- ASCL-08 **Bergès, L.**, Nepveu, G., Franc, A., 2008. Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in northern France. *Forest Ecology and Management*, 255, 3-4, 567-579
- ASCL-09 Barbier, S., Chevalier, R., Loussot, P., **Bergès, 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*, 258S, 176-186
- ASCL-10 Avon, C., **Bergès, L.**, Dumas, Y., Dupouey, J.-L., 2010. Does the effect of forest roads extend a few meters or more into adjacent forest? A study on understory plant diversity in managed oak stands. *Forest Ecology and Management*, 259, 8, 1546-1555
- ASCL-11 **Bergès, L.**, Balandier, P., 2010. Revisiting the use of soil water budget assessment to predict site productivity of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in the perspective of climate change. *European Journal of Forest Research*, 129, 2, 199-208
- ASCL-12 Paillet, Y., **Bergès, L.**, Hjalten, J., Odor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, 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., Tóthmeresz, 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, 1, 101-112
- ASCL-13 Paillet, Y., **Bergès, L.**, Hjalten, J., Odor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, 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., Tóthmeresz, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2010. Compromises in data selection in a meta-analysis of biodiversity in managed and unmanaged forests: response to Halme *et al.* *Conservation Biology*, 24, 4, 1157-1160
- ASCL-14 Bernhardt-Römermann, M., Gray, A., Vanbergen, A.J., **Bergès, L.**, Bohner, A., Brooker, R.W., De Bruyn, L., De Cinti, B., Dirnböck, T., Grandin, U., Hester, A.J., Kanka, R., Klotz, S., Loucougaray, G., Lundin, L., Matteucci, G., Mészáros, I., Oláh, V., Preda, E., Prévosto, B., Pykälä, J., Schmidt, W., Taylor, M.E., Vadineanu, A., Waldmann, T., Stadler, J., 2011. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: a pan-European multi-site experiment. *Journal of Ecology*, 99, 3, 777-787
- ASCL-15 Mérian, P., Bontemps, J.D., **Bergès, L.**, Lebourgeois, F., 2011. Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under

temperate conditions. *Plant Ecology*, 212, 1855-1871

- ASCL-16 Pellissier, V., **Bergès, L.**, Avon, C., Nedeltcheva, T., Schmitt, M., Cluzeau, C., Dupouey, J.L., 2013. Understory plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science*, 24, 1, 9-24
- ASCL-17 Avon, C., Dumas, Y., **Bergès, L.**, 2013. Management practices increase the impact of roads on plant communities in forests. *Biological Conservation*, 159, 24-31
- ASCL-18 **Bergès, L.**, Chevalier, R., Avon, C., 2013. Influence of forest road, road surfacing material and stand age on floristic diversity and composition in a nutrient-poor environment. *Applied Vegetation Science*, 16, 470-479
- ASCL-19 **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
- ASCL-20 **Bergès, L.**, Avon, C., Verheyen, K., Dupouey, J.-L., 2013. Landownership is an unexplored determinant of forest understory plant composition in Northern France. *Forest Ecology and Management*, 306, 281-291
- ASCL-21 Redon, M., **Bergès, L.**, Cordonnier, T., Luque, S., 2014. Effects of increasing landscape heterogeneity on local plant species richness: how much is enough? *Landscape Ecology*, 29, 773–787
- ASCL-22 Avon, C., **Bergès, L.**, Dupouey, J.-L., 2015. Landscape effects on plants in forests: large-scale context determines local plant response. *Landscape and Urban Planning*, 144, 65-73
- ASCL-23 **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, 1, 3-16
- ASCL-24 Avon, C., **Bergès, L.**, 2016. Prioritization of habitat patches for landscape connectivity conservation differs between least-cost and resistance distances. *Landscape Ecology*, 31, 7, 1551-1565
- ASCL-25 **Bergès, L.**, Feiss, T., Avon, C., Martin, M., Rochel, X., Dauffy-Richard, E., Cordonnier, T., Dupouey, J.-L., 2017. Response of understory plant communities and traits to past land use and conifer plantation. *Applied Vegetation Science*, 20, 3, 468-481
- ASCL-26 Westrelin, S., Roy, R., Tissot, L., **Bergès, L.**, Argillier, C. 2018. Habitat use and preference of adult perch (*Perca fluviatilis* L.) in a deep reservoir: variations with seasons, water levels and individuals. *Hydrobiologia*, 809, 1, 121-139
- ASCL-27 Abadie, J., Dupouey, J.-L., Avon, C., Rochel, X., Tatoni, T., **Bergès, L.**, 2018. Forest recovery since 1860 in a Mediterranean region: drivers and implications for land use and land cover spatial distribution. *Landscape Ecology*, 33, 2, 289–305.
- ASCL-28 Abadie, J., Avon, C., Dupouey, J.-L., Lopez, J.M., Tatoni, T., **Bergès, L.**, 2018. Land use legacies on forest understory vegetation and soils in the Mediterranean region: should we use historical maps or *in situ* land use remnants? *Forest Ecology and Management*, 427, 17-25.
- ASCL-29 Dufлот, R., Avon, C., Roche, P. & **Bergès, L.**, 2018. Combining habitat suitability models and spatial graphs for more effective landscape conservation planning: an applied methodological framework and a species case study. *Journal for Nature Conservation*, 46, 38-47.
- ASCL-30 Blondeel, H., Perring, M.P., **Bergès, L.**, Brunet, J., Decocq, G., Depauw, L., Diekmann, M., Landuyt, D., Liira, J., Maes, S.L., Vanhellemont, M., Wulf, M. & Verheyen, K., 2019. Context-dependency of agricultural legacies in temperate forest soils. *Ecosystems* 22, 4, 781-795.
- ASCL-31 Tarabon, S., **Bergès, L.**, Dutoit, T. & Isselin-Nondedeu, F., 2019. Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling. *Journal of Environmental Management* 241, 439-449.
- ASCL-32 Tarabon, S., **Bergès, L.**, Dutoit, T. & Isselin-Nondedeu, F., 2019. Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment. *Journal of Environmental Management* 243, 340-349.
- ASCL-33 Janssen, P., **Bergès, L.**, Fuhr, M. & Paillet, Y., 2019. Do not drop OLD for NEW: conservation needs both forest continuity and stand maturity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17, 370-371.
- ASCL-34 **Bergès, L.**, Avon, C., Bezombes, L., Clauzel, C., Dufлот, R., Foltête, J.-C., Gaucherand, S., Girardet, X. & Spiegelberger, T., 2020. Environmental mitigation hierarchy and biodiversity offsets revisited by habitat connectivity modelling. *Journal of Environmental Management*, 56,

109950.

- ASCL-35 Abadie, J., Dupouey, J.-L., Salvaudon, A., Gachet, S., Videau, N., Avon, C., Dumont, J., Tatoni, T. & **Bergès, L.**, 2021. Historical ecology of Mediterranean forests: Land use legacies on current understorey plants differ with time since abandonment and former agricultural use. *Journal of Vegetation Science*, 32, e12860.
- ASCL-36 **Bergès, L.** & Dupouey, J.-L., 2021. Historical ecology and ancient forests: Progress, conservation issues and scientific prospects, with some examples from the French case. *Journal of Vegetation Science*, 32, e12846.
- ASCL-37 Martin, F.-M., Janssen, P., **Bergès, L.**, Dupont, B. & Evette, A. 2021. Higher structural connectivity and resistance against invasions of soil bioengineering over hard-engineering for riverbank stabilisation. *Wetlands Ecology and Management*, 29, 27-39.
- ASCL-38 Lalechère, E. & **Bergès, L.**, 2021. A validation procedure for ecological corridor locations. *Land*, 10, 1320.
- ASCL-39 Lalechère, E. & **Bergès, L.**, en révision. Importance of climate-induced tree species composition changes on the amount of reachable habitat for forest birds. *Diversity and Distributions*.
- ASCL-40 Mollier, S., Kunstler, G., Dupouey, J.-L. & **Bergès, L.**, en révision. Historical landscape matters for threatened species in temperate French mountain forests. *Biological Conservation*.
- ASCL-41 Fuhr, M., Lalechère, E., Monnet, J.-M. et **Bergès, L.**, soumis. Detecting overmature forests using airborne laser scanning (ALS). *Remote Sensing in Ecology and Conservation*.

Contributions à des ouvrages

- COU-01 **Bergès, L.**, Chevalier R., 2001. Les exigences écologiques des mélèzes. In Riou-Nivert P. (Eds), *Le mélèze*. IDF, Paris, p. 52-59.
- COU-02 **Bergès, L.**, 2004. Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement sur la biodiversité. In Gosselin M., Laroussinie, O. (Eds), *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Cemagref Editions, Antony, p. 149-215.
- COU-03 **Bergès, L.**, 2004. The effects of felling regime and silvicultural treatments on forest species with different life history traits: state of the art and management implications. In Andersson F., Birot Y. et Päivinen R. (Eds), *Towards the sustainable use of Europe's forests - Forest ecosystem and landscape research: scientific challenges and opportunities*. European Forest Institute, p. 221-236.
- COU-04 Gosselin, M., Laroussinie, O., Gosselin, F., **Bergès, L.**, 2004. Biodiversité et gestion forestière : pour une interaction croissante entre gestion et recherche. In Gosselin, M., Laroussinie, O. (Eds), *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Cemagref Editions, Antony, p. 41-56.
- COU-05 Bouget, C., Gosselin, M., Gosselin, F., **Bergès, L.**, 2009. Conséquences de l'augmentation des prélèvements de biomasse ligneuse pour la biodiversité forestière : chap. 7. In Landmann, G., Gosselin, F., Bonhême, I. (Ed.), *Bio2 - Biomasse et Biodiversité Forestière - Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière : implications pour la biodiversité et les ressources naturelles*, GIP Ecofor, Paris, p. 73-87.
- COU-06 Paillet, Y., **Bergès, L.**, 2010. Naturalité des forêts et biodiversité : une comparaison par méta-analyse de la richesse spécifique des forêts exploitées et non exploitées en Europe : chap. 4. In Vallauri, D., André, J., Génot, J.C., De Palma, J.P., Eynard Machet, R. (Ed.), *Biodiversité, naturalité, humanité - Pour inspirer la gestion des forêts, Tec et Doc Lavoisier, Paris, p. 41-49*.
- COU-07 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., Defosse, 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., Perot, T., Philippe, G. & Vallet, P., 2011. *Quelle forêt pour les hommes ?* Cemagref, Nancy.
- COU-08 Archaux, F., **Bergès, L.**, Chauchard, S., Dupouey, J.L. & Luque, S., 2016. Continuité forestière dans le temps et l'espace : quelle importance pour la biodiversité ? (chap. 15). In: Vallauri, D.,

Articles techniques à comité de lecture

- ATCL-01 **Bergès, L.**, 2000. Sensibilité des peuplements forestiers face aux dégâts du vent : influences conjointes de la station et de la structure sur la résistance de diverses essences forestières. *Dossier de l'environnement de l'INRA*, 20, 140-148.
- ATCL-02 Dhôte, J.F., Dupouey, J.-L., **Bergès, L.**, 2000. Modifications à long terme, déjà constatées, de la productivité des forêts françaises. *Revue forestière française*, 52, n° spécial, 37-48.
- ATCL-03 Dupouey, J.-L., Pignard, G., Badeau, V., Thimonier, A., Dhôte, J.F., Nepveu, G., **Bergès, L.**, Augusto, L., Belkacem, S., Nys, C., 2000. Stocks et flux de carbone dans les forêts françaises. *Revue forestière française*, 52, n° spécial, 139-154.
- ATCL-04 Chevalier, R., **Bergès, L.**, Gilbert, J.M., Gosselin, F., 2001. Station forestière et végétation spontanée d'accompagnement : perspectives pour la diversification des jeunes pineraies de l'Orléanais. *Revue Forestière Française*, 53, 2, 151-170.
- ATCL-05 Chevalier, R., Gosselin, M., **Bergès, L.**, 2001. Suivis de végétation : vers une méthode simple et efficace. *Revue Forestière Française*, 53, n° spécial, 373-375.
- ATCL-06 **Bergès, L.**, Gosselin M., Gosselin F., Dumas Y., Laroussinie O., 2002. Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : éléments de méthode. *Ingénieries - EAT*, n° spécial, 45-55.
- ATCL-07 Gosselin, M., Gosselin, F., **Bergès, L.**, 2003. Le point de vue du scientifique. Dossier "Des indicateurs fiables pour une gestion forestière durable". *Forêt Entreprise*, 150, 37-39.
- ATCL-08 **Bergès, L.**, 2007. Le rôle des coupes et du mode de traitement sur la biodiversité. *RDV Techniques*, 16, 37-42.
- ATCL-09 Gosselin, F., **Bergès, L.**, Bouget, C., Perdereau, E., Thuault, F., Dumas, Y., Goujon, G., Moliard, C., Legoff, G., 2008. Réponse de la biodiversité aux chablis en Brie: influence de l'exploitation et de la taille des trouées. *Forêt Entreprise*, 183, 28-32.
- ATCL-10 **Bergès, L.**, Roche, P., Avon, C., 2010. Corridors écologiques et conservation de la biodiversité, intérêts et limites pour la mise en place de la Trame verte et bleue. *Revue Sciences Eaux et Territoires*, 3, 34-39.
- ATCL-11 Dauffy-Richard, E., **Bergès, L.**, Bonneil, P., Chevalier, R., Gosselin, F., 2010. Conversion de chênaies en futaie régulière : quel impact sur la biodiversité ? Illustration en forêt domaniale de Montargis. *Rendez-vous techniques ONF*, 5 hors série, 36-44.
- ATCL-12 **Bergès, L.**, Avon, C., Chevalier, R., Dumas, Y., 2012. Impact des routes forestières sur la biodiversité floristique : synthèse de trois études menées en forêts de plaine. *Revue Forestière Française*, 64, 447-466.
- ATCL-13 Avon, C., **Bergès, L.**, Roche, P., 2014. Comment analyser la connectivité écologique des trames vertes ? Cas d'étude en région méditerranéenne. *Sciences Eaux & Territoires*, 14, 14-19.
- ATCL-14 Mérian, P., **Bergès, L.**, Lebourgeois, F. 2014. Variabilité spatiale de la réponse au climat du chêne sessile dans la moitié nord de la France. *Revue Forestière Française*, 66, 107-123.
- ATCL-15 **Bergès, L.**, Dupouey, J.-L., 2017. Ecologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, avancées et perspectives de la recherche. *Revue Forestière Française*, 69, 397-318.
- ATCL-16 Rochel, X., Abadie, J., Avon, C., **Bergès, L.**, Chauchard, S., Defever, S., Grel, A., Jeanmonod, J., Leroy, N., Dupouey, J.-L., 2017. Quelles sources cartographiques pour la définition des usages anciens du sol en France ? *Revue Forestière Française*, 69, 353-370.
- ATCL-17 Abadie, J., Dupouey, J.-L., Avon, C., Rochel, X., Salvaudon, A., Taton, T., **Bergès, L.**, 2017. Déterminants du changement du couvert forestier depuis 1860 dans le Parc Naturel Régional du Luberon et implications pour la répartition des forêts actuelles. *Revue Forestière Française*, 69, 371-386.
- ATCL-18 Thomas, M., Bec, R., Abadie, J., Avon, C., **Bergès, L.**, Grel, A., Dupouey, J.-L., 2017. Changements à long terme des paysages forestiers dans cinq Parcs Nationaux métropolitains et le futur Parc National des forêts de Champagne et Bourgogne. *Revue Forestière Française*, 69, 387-404.
- ATCL-19 **Bergès, L.**, Avon, C., Bezombes, L., Clauzel, C., Dufplot, R., Foltête, J.-C., Gaucherand, S., Girardet, X. & Spiegelberger, T. (2019) Intégrer la connectivité paysagère dans la séquence ERC :

une approche par la quantité d'habitat atteignable. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement*, 19.

- ATCL-20 Martin, F.-M., Evette, A. & Bergès, L. 2020. Pour une meilleure prise en compte de la connectivité écologique dans l'aménagement et la gestion des berges de cours d'eau. *Revue Sciences Eaux & Territoires*, Hors-série, 4 p.
- ATCL-21 Tarabon, S., Theuriau, F., **Bergès, L.**, Dutoit, T. & Isselin-Nondedeu, F., 2020. Améliorer la prise en compte des fonctionnalités écologiques dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser. *Revue Science Eaux & Territoires*, Hors-série, 8 p.
- ATCL-22 Decocq, G., Dupouey, J.-L. & **Bergès, L.**, 2021. Dynamiques forestières à l'ère anthropocène : mise au point sémantique et proposition de définitions écologiques. *Revue Forestière Française*, 73, 1, 21-52.
- ATCL-23 Janssen, P., Evette, A., **Bergès, L.**, Gonin, P., Larrieu, L., Dajoux, M., Dupont, S., Gardien, S., Gilles, C. & Ladet, A., 2021. Évaluer la qualité des boisements riverains avec l'Indice de Biodiversité et de Connectivité des Ripisylves (IBCR) : une étude de cas avec les communautés d'oiseaux. *Naturae* 21, 293-307.
- ATCL-24 Padilla, B., Tarabon, S., Moulherat, S., Boileau, J., Soret, M., Papet, G. & **Bergès, L.**, 2022. Planification de la séquence Éviter-Réduire-Compenser à l'échelle du paysage : quel apport de la modélisation des réseaux écologiques à la mise en œuvre des sites naturels de compensation ? *Revue Science Eaux & Territoires*, 38, 56-61.

Articles de vulgarisation

- AVU-01 Vennetier, M., **Bergès, L.**, 2001. L'impact du climat sur la croissance des arbres en France. *Hexagone Environnement*, n°35, p. 10-11.
- AVU-02 Arbeille, S., Chevalier, R., Richard, E., **Bergès, L.**, 2005. Impact des modes de gestion sylvicole sur la biodiversité des chênaies. *Info médias - Cemagref*, n°71, 2 p.
- AVU-03 **Bergès, L.**, Vennetier M., 2006. Le climat a-t-il un impact sur la croissance des arbres ? *Espaces naturels*, n°13, p. 5-6.

ENCADREMENT, ENSEIGNEMENT & VIE SCIENTIFIQUE

Thèses, Post-doctorats et Masters

J'ai co-encadré trois thèses :

- Philippe Bonneil : *Diversité et structure des communautés de Lépidoptères nocturnes en chênaie de plaine dans un contexte de conversion vers la futaie régulière*, soutenue en 2005.
- Catherine Avon : *Influences de la composition et de la structure actuelle de la mosaïque paysagère sur la diversité de la flore en forêt*, soutenue le 13/12/2010.
- Juliet Abadie : *Écologie historique des forêts méditerranéennes : déterminants du changement du couvert forestier et effets des usages passés sur les sols et la flore actuels*, soutenue le 27/06/2017.

Je co-encadre actuellement deux thèses :

- Sylvain Mollier : *Écologie historique et conservation de la biodiversité des forêts anciennes dans les espaces protégés de montagne : une approche multi-taxonomique*, 2019-2022 ;
- Néomie Delpouve : *Reconstruire, comprendre et modéliser la dynamique des forêts subalpines pour favoriser la séquestration du carbone, la conservation de la biodiversité et la protection des infrastructures*, 2021-2024.

J'ai encadré 4 post-doctorants(es) (Vincent Pellissier, Catherine Avon, Rémi Duflot, Etienne Lalechère) et supervisé ou co-supervisé le stage de 16 étudiants(es) de Master 2 ou d'École d'Ingénieur.

Formation initiale (Master et Ecole d'Ingénieur)

J'ai été co-responsable de 2008 à 2011 du module *Gestion des Écosystèmes terrestres* du Master 2 Sciences du Vivant, Spécialité Écosystèmes Terrestres et Action de l'Homme (ETAH) de l'Université Orléans-Tours.

Je suis intervenu pendant plusieurs années dans la *Formation des Ingénieurs Forestiers* et le Mastère spécialisé *Forêt, nature et société* d'AgroParisTech Nancy, et dans le Master EMTS *Environnement, Milieu, Temps et Société*, Module *Écologie forestière tempérée et tropicale* du MNHN Paris. Je suis intervenu au Master 2 Sciences et technologies, Mention Systèmes écologiques, Spécialité Professionnelle, Module Gestion Intégrée des Agrosystèmes et des Forêts, ENITAB, Université de Bordeaux 1.

J'interviens depuis 2017 dans le Master 2 GEOIDES Géographie, Aménagement, Environnement, Développement, Parcours GEOgraphie Information interface Durabilité EnvironnementS de l'Université Grenoble Alpes.

Jurys et comités de thèse

J'ai participé à trois jurys de thèse :

- Luc De Keersmaecker : *Spatio-temporal patterns of vegetation recovery in post-agricultural forests in Flanders*, Université de Ghent, Belgique (2013) ;
- Léa Uroy : *Effet de la connectivité et de sa dynamique temporelle sur la structuration taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales* (2020) ;
- Paul Savary : *Utilisation conjointe de graphes génétiques et paysagers pour l'analyse de la connectivité écologique des habitats* (2021).

J'ai participé aux comités de thèse de 5 doctorants(es) :

- Etienne Lalechère : *Apports des modèles de métapopulation hors équilibre : application à l'évaluation de la dynamique des plantes forestières* (soutenue le 08/12/2017) ;
- Maxime Burst : *Les communautés végétales des interfaces forêt-prairie et leur environnement face aux cas d'afforestation et de déforestation* (soutenue le 04/07/2017) ;
- Simon Tarabon : *La prise en compte des fonctionnalités écologiques dans l'aménagement des territoires et l'application de la séquence Éviter-Réduire-Compenser : de l'échelle projet à la planification* (soutenue le 26/11/2020) ;
- Laurent Martinez : *Accessibilité à la nature et la connectivité écologique dans la Métropole grenobloise : quel aménagement de l'espace pour promouvoir le bien-être et la biodiversité ?* (en préparation depuis le 01/10/2016)
- Marie Soret : *Optimisation de la connectivité du paysage dans le cadre de la mise en place de stratégie Éviter-Réduire-Compenser* (en préparation depuis le 01/09/2020).

Responsabilités administratives

J'ai été responsable de l'équipe *Biodiversité et gestion forestière*, UR Écosystèmes Forestiers Irstea Nogent/Vernisson (11 permanents) entre 2004 et 2009, puis l'animateur principal de l'Axe 1 *Dynamiques, gestion des systèmes écologiques et conservation* du thème de recherche SEDYVIN⁴⁴² (34 agents répartis dans 3 UR) entre 2009 et 2011.

⁴⁴² *Systèmes écologiques terrestres : dynamiques, vulnérabilités et ingénierie*. Il regroupait 3 UR d'Irstea du Département Territoires : EFNO (Nogent), RECOVER (Aix-en-Provence) et EMGR (Grenoble). Le thème de recherche a constitué la structure thématique de regroupement des recherches d'Irstea et la maille de l'évaluation pour l'HCERES.

Je suis responsable de l'équipe BIOSES⁴⁴³ du LESSEM depuis 2020 (13 permanents et entre 15 et 20 non permanents).

Participation à des instances et des groupes de travail

Je suis *Éditeur Associé* de la revue scientifique *Annals of Forest Science* (IF₂₀₂₀=2,58, IF₅₂₀₂₀=3,15) depuis 2013. Je prends en charge les articles qui portent sur la conservation de la biodiversité forestière et la dynamique forestière. J'ai suivi à ce jour 107 articles, soit une moyenne de 12 articles par an.

J'ai évalué par ailleurs près de 70 articles pour 27 revues d'écologie⁴⁴⁴.

J'ai été co-rédacteur en chef invité (avec J.-L. Dupouey UMR Silva Nancy) d'un numéro thématique de la *Revue Forestière Française* sur les "Forêts anciennes", paru mi-2018⁴⁴⁵.

Je suis membre du groupe *Ecologie des Paysages* de la SFE² (responsable : M. Deconchat & Clelia Sirami, UMR Dynafor Toulouse) depuis 2016.

Je participe au groupe de travail du *IALE WG Historical Landscape Ecology* (coord. Marianna Biró, Centre for Ecological Research, Institute of Ecology and Botany, Hungary, <https://www.landscape-ecology.org/page-18083>) depuis 2018.

Je suis membre du Conseil Scientifique du Conservatoire Botanique National Alpin et du Conservatoire Botanique National du Massif Central depuis 2019.

J'anime avec G. Landmann (GIP Ecofor) le groupe CARTOFORA sur la connaissance et la cartographie de l'occupation ancienne des sols français (www.gip-ecofor.org/cartofora/) depuis 2021 (et membre depuis 2016).

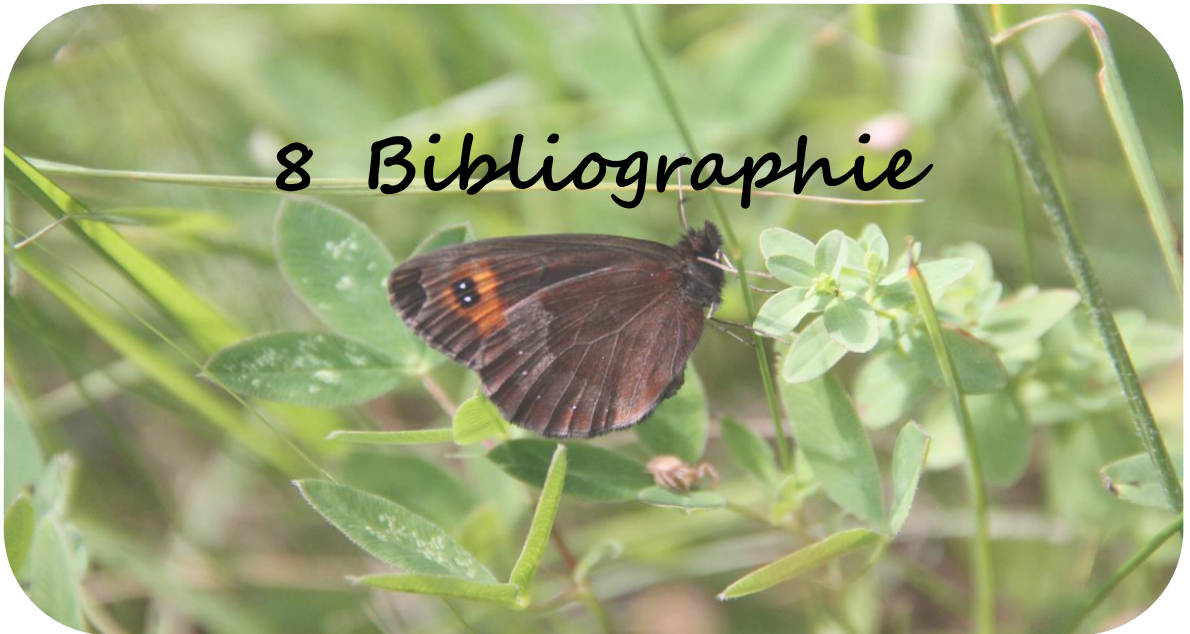
Je suis membre du réseau européen FLEUR, un consortium regroupant une vingtaine de laboratoires de recherche européens intéressés par la dynamique des plantes forestières de sous-bois face aux changements globaux (<http://www.fleur.ugent.be/>) depuis 2021.

⁴⁴³ Biodiversités et Socio-écosystèmes - Conservation, Restauration et Politiques de la Nature.

⁴⁴⁴ *Applied Vegetation Science, Biological Conservation, Biotropica, Canadian Journal of Forest Research, Ecography, Ecological Applications, Environnement Urbain, Environmental Management, European Journal of Forest Research, Forest Ecology and Management, Forestry, Journal of Applied Ecology, Journal of Biogeography, Journal of Vegetation Science, Landscape Ecology, Land Use Policy, Nature Communications, Plant and Soil, Plant Ecology and Evolution, Methods in Ecology and Evolution, Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, PLOS One, Scientific Reports, Silva Fennica, Restoration Ecology, Revue Forestière Française.*

⁴⁴⁵ Élaboration du contenu, contact avec les auteurs, évaluation de 8 des 17 articles soumis, rédaction en tant que premier auteur d'un article de bilan et perspectives et co-auteurs de trois articles. cf. <http://documents.irevues.inist.fr/handle/2042/66506>.

8 Bibliographie



1. Bergès L., Dupouey J.L. et Franc A., 2000. Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. *Trees-Structure and Function* 14 (7) : 398-408.
2. Bergès L., Gégout J.C. et Franc A., 2006. Can understory vegetation accurately predict site index? A comparative study using floristic and abiotic indices in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands in northern France. *Annals of Forest Science* 63 (1) : 31-42.
3. Paillet Y., Bergès L., Hjältén J., Odor P., Avon C., Bernhardt Römermann M., Bijlsma R.J., De Bruyn L., Fuhr M., Grandin U., Kanka R., Lundin L., Luque S., Magura T., Matesanz S., Mészáros I., Sebastià M.T., Schmidt W., Standovar T., Tóthmérész B., Uotila A., Valladares F., Vellak K. et R. V., 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24 (1) : 101-112.
4. Jollivet M. et Legay J.-M., 2005. Dossier Interdisciplinarité Canevas pour une réflexion sur une interdisciplinarité entre sciences de la nature et sciences sociales. *Natures Sciences Sociétés* 13 (2) : 184-188.
5. Hodgetts T., 2018. Connectivity as a multiple: In, with and as “nature”. *Area* 50 (1) : 83-90.
6. Bormpoudakis D. et Tzanopoulos J., 2019. The science-practice interface of connectivity in England. *Landscape Ecology* 34 (11) : 2669-2685.
7. Thomas M., Bec R., Abadie J., Avon C., Bergès L., Grel A. et Dupouey J.-L., 2017. Changements à long terme des paysages forestiers dans cinq parcs nationaux métropolitains et le futur Parc National des Forêts de Champagne et Bourgogne [Long term changes in forest landscapes in five National Parks in metropolitan France and the future Champagne and Bourgogne National Forest Park]. *Revue Forestière Française* 69 (4-5) : 387-404.
8. Gosselin F. et Callois J.-M., 2018. Relationships between human activity and biodiversity in Europe at the national scale: Spatial density of human activity as a core driver of biodiversity erosion. *Ecological Indicators* 90 : 356-365.
9. Cohen-Shacham E., Walters G., Janzen C. et Maginnis S. (Eds), 2016. *Nature-based solutions to address global societal challenges*. IUCN, Gland, Switzerland.
10. Liu J., Dietz T., Carpenter S.R., Alberti M., Folke C., Moran E., Pell A.N., Deadman P., Kratz T., Lubchenco J., Ostrom E., Ouyang Z., Provencher W., Redman C.L., Schneider S.H. et Taylor W.W., 2007. Complexity of coupled human and natural systems. *Science* 317 (5844) : 1513.
11. Lagadeuc Y. et Chenorkian R., 2009. Les systèmes socio-écologiques: vers une approche spatiale et temporelle. *Natures Sciences Sociétés* 17 (2) : 194-196.
12. Barthod C., 2021. Politique forestière et politique de conservation de la biodiversité, convergences et divergences, complémentarité ou opposition. *H & B : la Revue d'Humanité et Biodiversité* 6 - spécial Forêt et Biodiversité : 202-218.
13. Badré M., 2021. Foresterie, biodiversité et éthique. *H & B : la Revue d'Humanité et Biodiversité* 6 - spécial Forêt et Biodiversité : 219-226.
14. Chevassus-au-Louis, 2021. Préface. *H & B : la Revue d'Humanité et Biodiversité* 6 - spécial Forêt et Biodiversité : 4-5.
15. Touroult J., Gazay C., Gigot G., Rouveyrol P., Witté I. et Paillet Y., 2021. État de conservation de la biodiversité forestière métropolitaine : peut-on dire que ça va bien? *H & B : la Revue d'Humanité et Biodiversité* 6 - spécial Forêt et Biodiversité : 21-31.
16. Bergès L., Gosselin M., Gosselin F., Dumas Y. et Laroussinie O., 2002. Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : éléments de méthode. *Ingénieries - EAT n° spécial* : 45-55.
17. Gosselin M., Laroussinie O., Gosselin F. et Bergès L., 2004. Biodiversité et gestion forestière : pour une interaction croissante entre gestion et recherche. In : *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*, Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds). Cemagref Editions, Antony, p. 41-56.
18. Gosselin F., 2004. Imiter la nature, hâter son oeuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture. In : *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*, Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds). Cemagref Editions, Antony, p. 217-256.
19. Bergès L., 2004. Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement dans la conservation de la biodiversité. In : *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*, Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds). Cemagref Editions, Antony, p. 149-215.
20. Gosselin F., 2004. Influence de la composition et de la richesse spécifique du peuplement arboré sur la biodiversité. In : *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*, Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds). Cemagref Editions, Antony, p. 127-148.
21. Bergès L., Avon C., Verheyen K. et Dupouey J.L., 2013. Landownership is an unexplored determinant of forest understory plant composition in Northern France. *Forest Ecology and Management* 306 : 281-291.
22. Gosselin M., 2004. Influence des facteurs spatiaux sur la biodiversité : taille des parcelles, répartition spatiale des classes d'âges, quantité de lisières. In : *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*, Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds). Cemagref Editions, Antony, p. 101-126.
23. Dubourdieu J., 1997. Manuel d'aménagement forestier : gestion durable et intégrée des écosystèmes forestiers. Office National des Forêts, Editions Lavoisier, Paris.

24. Boutefeu B., 2005. L'aménagement forestier en France : à la recherche d'une gestion durable à travers l'histoire. *VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement* 6 (2).
25. Heinken T., Diekmann M., Liira J., Orczewska A., Brunet J., Chytrý M., Chabrerie O., de Frenne P., Decocq G., Dřevojan P., Dzwonko Z., Ewald J., Feilberg J., Graae B.J., Grytnes J.A., Hermy M., Kriebitzsch W.-U., Laiwins M., Lindmo S., Marage D., Marozas V., Meirland A., Niemeier T., Paal J., Pyšek P., Roosaluuste E., Sadlo J., Schaminée J., Schmidt M., Tyler T., Verheyen K. et Wulf M., 2019. European forest vascular plant species list. figshare. Dataset.
26. Schneider A., Blick T., Pauls S.U. et Dorow W.H.O., 2021. The list of forest affinities for animals in Central Europe – A valuable resource for ecological analysis and monitoring in forest animal communities? *Forest Ecology and Management* 479 : 118542.
27. Lindenmayer D.B., 1999. Future directions for biodiversity conservation in managed forests: indicator species, impact studies and monitoring programs. *Forest Ecology and Management* 115 (2) : 277-287.
28. Peterken G.F. et Francis J.L., 1999. Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK. *Biological Conservation* 91 (1) : 55-72.
29. Zmihorski M., Berg A. et Part T., 2016. Forest clear-cuts as additional habitat for breeding farmland birds in crisis. *Agriculture Ecosystems & Environment* 233 : 291-297.
30. Blixt T., Bergman K.O., Milberg P., Westerberg L. et Jonason D., 2015. Clear-cuts in production forests: From matrix to neo-habitat for butterflies. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 69 : 71-77.
31. Ohwaki A., Koyanagi T.F. et Maeda S., 2018. Evaluating forest clear-cuts as alternative grassland habitats for plants and butterflies. *Forest Ecology and Management* 430 : 337-345.
32. Kwiatkowska A.J., 1994. Changes in the species richness, spatial pattern and species frequency associated with the decline of oak forest. *Vegetatio* 112 (2) : 171-180.
33. Kwiatkowska A.J., Spalik K., Michalak E., Palinska A. et Panufnik D., 1997. Influence of the size and density of *Carpinus betulus* on the spatial distribution and rate of deletion of forest-floor species in thermophilous oak forest. *Plant Ecology* 129 (1) : 1-10.
34. Spyreas G. et Matthews J.W., 2006. Floristic conservation value, nested understory floras, and the development of second-growth forest. *Ecological Applications* 16 (4) : 1351-1366.
35. van Oijen D., Feijen M., Hommel P., den Ouden J. et de Waal R., 2005. Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. *Applied Vegetation Science* 8 (2) : 155-166.
36. Mölder A., Bernhardt-Romermann M. et Schmidt W., 2008. Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management* 256 (3) : 272-281.
37. Etter A.G., 1953. Wildwood: a study in historical ecology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 40 : 227-258.
38. Foster D.R., Motzkin G. et Slater B., 1998. Land-use history as long-term broad-scale disturbance: Regional forest dynamics in central New England. *Ecosystems* 1 (1) : 96-119.
39. Fuller T.L., Foster D.R., McLachlan T.S. et Drake N., 1998. Impact of human activity on regional forest composition and dynamics in central New England. *Ecosystems* 1 (1) : 76-95.
40. Ewers R.M., Didham R.K., Pearse W.D., Lefebvre V., Rosa I.M.D., Carreiras J.M.B., Lucas R.M. et Reuman D.C., 2013. Using landscape history to predict biodiversity patterns in fragmented landscapes. *Ecology Letters* 16 (10) : 1221-1233.
41. Bürgi M., Östlund L. et Mladenoff D.J., 2017. Legacy effects of human land use: ecosystems as time-lagged systems. *Ecosystems* 20 (1) : 94-103.
42. Christensen N.L., 1989. Landscape history and ecological change. *Journal of Forest History* 33 (3) : 116-125.
43. Foster D., Swanson F., Aber J., Burke I., Brokaw N., Tilman D. et Knapp A., 2003. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *Bioscience* 53 (1) : 77-88.
44. Swetnam T.W., Allen C.D. et Betancourt J.L., 1999. Applied historical ecology: Using the past to manage for the future. *Ecological Applications* 9 (4) : 1189-1206.
45. Jackson S.T. et Hobbs R.J., 2009. Ecological restoration in the light of ecological history. *Science* 325 (5940) : 567-569.
46. Szabo P. et Hedl R., 2011. Advancing the integration of history and ecology for conservation. *Conservation Biology* 25 (4) : 680-687.
47. Vellend M., Brown C.D., Kharouba H.M., McCune J.L. et Myers-Smith I.H., 2013. Historical ecology: using unconventional data sources to test for effects of global environmental change. *American Journal of Botany* 100 (7) : 1294-1305.
48. Bürgi M. et Gimmi U., 2007. Three objectives of historical ecology: the case of litter collecting in Central European forests. *Landscape Ecology* 22 : 77-87.
49. Szabo P., 2010. Why history matters in ecology: an interdisciplinary perspective. *Environmental Conservation* 37 (4) : 380-387.
50. Szabo P., 2015. Historical ecology: past, present and future. *Biological Reviews* 90 (4) : 997-1014.

51. Beller E., McClenachan L., Trant A., Sanderson E.W., Rhemtulla J., Guerrini A., Grossinger R. et Higgs E., 2017. Toward principles of historical ecology. *American Journal of Botany* 104 (5) : 645-648.
52. Burel F. et Baudry J., 1999. *Ecologie du paysage : concepts, méthodes et applications*. Lavoisier, Paris.
53. Forman R.T.T. et Godron M., 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York.
54. Fahrig L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34 : 487-515.
55. Kupfer J.A., 2012. Landscape ecology and biogeography: Rethinking landscape metrics in a post-FRAGSTATS landscape. *Progress in Physical Geography* 36 (3) : 400-420.
56. Wu J.G., 2013. Key concepts and research topics in landscape ecology revisited: 30 years after the Allerton Park workshop. *Landscape Ecology* 28 (1) : 1-11.
57. Turner M.G., 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual review of ecology and systematics* 20 (1) : 171-197.
58. Wiens J.A., 2009. Landscape ecology as a foundation for sustainable conservation. *Landscape Ecology* 24 (8) : 1053-1065.
59. Wu J.G., 2017. Thirty years of Landscape Ecology (1987-2017): retrospects and prospects. *Landscape Ecology* 32 (12) : 2225-2239.
60. Hanski I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396 (6706) : 41-49.
61. Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. et Gonzalez A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7 (7) : 601-613.
62. Loreau M., Mouquet N. et Holt R.D., 2003. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6 (8) : 673-679.
63. Baguette M., Blanchet S., Legrand D., Stevens V.M. et Turlure C., 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88 (2) : 310-326.
64. Presley S.J., Cisneros L.M., Klingbeil B.T. et Willig M.R., 2019. Landscape ecology of mammals. *Journal of Mammalogy* 100 (3) : 1044-1068.
65. Haddad N.M., Brudvig L.A., Clobert J., Davies K.F., Gonzalez A., Holt R.D., Lovejoy T.E., Sexton J.O., Austin M.P., Collins C.D., Cook W.M., Damschen E.I., Ewers R.M., Foster B.L., Jenkins C.N., King A.J., Laurance W.F., Levey D.J., Margules C.R., Melbourne B.A., Nicholls A.O., Orrock J.L., Song D.-X. et Townshend J.R., 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1 : e1500052.
66. Resasco J., Bruna E.M., Haddad N.M., Banks-Leite C. et Margules C.R., 2017. The contribution of theory and experiments to conservation in fragmented landscapes. *Ecography* 40 (1) : 109-118.
67. Duelli P., 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agriculture, ecosystems & environment* 62 (2-3) : 81-91.
68. Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F.G., Crist T.O., Fuller R.J., Sirami C., Siriwardena G.M. et Martin J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14 (2) : 101-112.
69. Wilson M.C., Chen X.Y., Corlett R.T., Didham R.K., Ding P., Holt R.D., Holyoak M., Hu G., Hughes A.C., Jiang L., Laurance W.F., Liu J.J., Pimm S.L., Robinson S.K., Russo S.E., Si X.F., Wilcove D.S., Wu J.G. et Yu M.J., 2016. Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. *Landscape Ecology* 31 (2) : 219-227.
70. Miguet P., Fahrig L. et Lavigne C., 2017. How to quantify a distance-dependent landscape effect on a biological response. *Methods in Ecology and Evolution* 8 (12) : 1717-1724.
71. Kolb A. et Diekmann M., 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology* 19 (3) : 929-938.
72. Lindborg R., 2007. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *Journal of Ecology* 95 (3) : 555-564.
73. Damschen E.I., Brudvig L.A., Haddad N.M., Levey D.J., Orrock J.L. et Tewksbury J.J., 2008. The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (49) : 19078.
74. Duflot R., Georges R., Ernoult A., Aviron S. et Burel F., 2014. Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 56 : 19-26.
75. Gil-Tena A., Nabucet J., Mony C., Abadie J., Saura S., Butet A., Burel F. et Ernoult A., 2014. Woodland bird response to landscape connectivity in an agriculture-dominated landscape: A functional community approach. *Community Ecology* 15 (2) : 256-268.
76. Fletcher R.J., Reichert B.E. et Holmes K., 2018. The negative effects of habitat fragmentation operate at the scale of dispersal. *Ecology* 99 (10) : 2176-2186.
77. Uroy L., Ernoult A. et Mony C., 2019. Effect of landscape connectivity on plant communities: a review of response patterns. *Landscape Ecology* 34 : 203-225.

78. Verheyen K., Vellend M., Van Calster H., Peterken G. et Hermy M., 2004. Metapopulation dynamics in changing landscapes: A new spatially realistic model for forest plants. *Ecology* 85 (12) : 3302-3312.
79. Diamond J.M., 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7 (2) : 129-146.
80. Green R.E., Cornell S.J., Scharlemann J.P.W. et Balmford A., 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science* 307 (5709) : 550.
81. Battisti C., Gallitelli L., Scalici M. et Angelici F.M., 2022. Habitat fragmentation, connectivity conservation and related key-concepts: temporal trends in their recurrences on Web of Science (1960-2020). *Land* 11 (2) : 230.
82. Tucker M.A., Böhning-Gaese K., Fagan W.F., Fryxell J.M., Van Moorter B., Alberts S.C., Ali A.H., Allen A.M., Attias N., Avgar T., Bartlam-Brooks H., Bayarbaatar B., Belant J.L., Bertassoni A., Beyer D., Bidner L., van Beest F.M., Blake S., Blaum N., Bracis C., Brown D., de Bruyn P.J.N., Cagnacci F., Calabrese J.M., Camilo-Alves C., Chamailié-Jammes S., Chiaradia A., Davidson S.C., Dennis T., DeStefano S., Diefenbach D., Douglas-Hamilton I., Fennessy J., Fichtel C., Fiedler W., Fischer C., Fischhoff I., Fleming C.H., Ford A.T., Fritz S.A., Gehr B., Goheen J.R., Gurarie E., Hebblewhite M., Heurich M., Hewison A.J.M., Hof C., Hurme E., Isbell L.A., Janssen R., Jeltsch F., Kaczensky P., Kane A., Kappeler P.M., Kauffman M., Kays R., Kimuyu D., Koch F., Kranstauber B., LaPoint S., Leimgruber P., Linnell J.D.C., López-López P., Markham A.C., Mattisson J., Medici E.P., Mellone U., Merrill E., de Miranda Mourão G., Morato R.G., Morellet N., Morrison T.A., Díaz-Muñoz S.L., Myrsetrud A., Nandintsetseg D., Nathan R., Niamir A., Odden J., O'Hara R.B., Oliveira-Santos L.G.R., Olson K.A., Patterson B.D., Cunha de Paula R., Pedrotti L., Reineking B., Rimmler M., Rogers T.L., Rolandsen C.M., Rosenberry C.S., Rubenstein D.I., Safi K., Saïd S., Sapir N., Sawyer H., Schmidt N.M., Selva N., Sergiel A., Shiilegdamba E., Silva J.P., Singh N., Solberg E.J., Spiegel O., Strand O., Sundaresan S., Ullmann W., Voigt U., Wall J., Wattles D., Wikelski M., Wilmers C.C., Wilson J.W., Wittemyer G., Zięba F., Zwijacz-Kozica T. et Mueller T., 2018. Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science* 359 (6374) : 466-469.
83. Vellend M., 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85 (2) : 183-206.
84. Bennett A.F., 2003. Linkages in the landscape. The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
85. Hilty J.A., Lidicker W.Z. et Merenlender A.M. (Eds), 2006. *Corridor ecology: the science and practise of linking landscapes for biodiversity conservation*. Island Press, Washington.
86. Ovaskainen O., 2002. Long-term persistence of species and the SLOSS problem. *Journal of Theoretical Biology* 218 (4) : 419-433.
87. CBD, 2010. Decision UNEP/CBD/COP/DEC/X/2 Adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity at Its Tenth Meeting. Convention on Biological Diversity (CBD). p.
88. Boitani L., Falcucci A., Maiorano L. et Rondinini C., 2007. Ecological networks as conceptual frameworks or operational tools in conservation. *Conservation Biology* 21 (6) : 1414-1422.
89. Lindenmayer D., Hobbs R.J., Montague-Drake R., Alexandra J., Bennett A., Burgman M., Cale P., Calhoun A., Cramer V., Cullen P., Driscoll D., Fahrig L., Fischer J., Franklin J., Haila Y., Hunter M., Gibbons P., Lake S., Luck G., MacGregor C., McIntyre S., Mac Nally R., Manning A., Miller J., Mooney H., Noss R., Possingham H.P., Saunders D., Schmiegelow F., Scott M., Simberloff D., Sisk T., Tabor G., Walker B., Wiens J., Woinarski J. et Zavaleta E., 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters* 11 (1) : 78-91.
90. Bergès L., Roche P. et Avon C., 2010. Corridors écologiques et conservation de la biodiversité, intérêts et limites pour la mise en place de la Trame verte et bleue. *Sciences Eaux & Territoires* 3 : 34-39.
91. Jongman R.H.G., Bouwma I.M., Griffioen A., Jones-Walters L. et Van Doorn A.M., 2011. The Pan European Ecological Network: PEEN. *Landscape Ecology* 26 (3) : 311-326.
92. Rudnick D.A., Ryan S.J., Beier P., Cushman S.A., Dieffenbach F., Epps C.W., Gerber L.R., Hartter J., Jenness J.S., Kintsch J., Merenlender A.M., Perkl R.M., Preziosi D.V. et Trombulak S.C., 2012. The role of landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities. *Issues in Ecology* 16 : 1-20.
93. Kool J.T., Moilanen A. et Treml E.A., 2013. Population connectivity: recent advances and new perspectives. *Landscape Ecology* 28 (2) : 165-185.
94. Correa Ayram C.A.C., Mendoza M.E., Etter A. et Salicrup D.R.P., 2016. Habitat connectivity in biodiversity conservation: A review of recent studies and applications. *Progress in Physical Geography* 40 (1) : 7-37.
95. Keeley A.T.H., Basson G., Cameron D.R., Heller N.E., Huber P.R., Schloss C.A., Thorne J.H. et Merenlender A.M., 2018. Making habitat connectivity a reality. *Conservation Biology* 32 (6) : 1221-1232.
96. Keeley A.T.H., Beier P., Creech T., Jones K., Jongman R.H.G., Stonecipher G. et Tabor G.M., 2019. Thirty years of connectivity conservation planning: an assessment of factors influencing plan implementation. *Environmental Research Letters* 14 (10) : 103001.
97. Rincón V., Velázquez J., Gutiérrez J., Hernando A., Khoroshev A., Gómez I., Herráez F., Sánchez B., Pablo Luque J., García-abril A., Santamaría T. et Sánchez-Mata D., 2021. Proposal of new Natura 2000 network boundaries in Spain based on the value of importance for biodiversity and connectivity analysis for its improvement. *Ecological Indicators* 129 : 108024.

98. Crooks K.R. et Sanjayan M. (Eds), 2006. *Connectivity conservation*. Conservation Biology. Vol. 14. Cambridge University Press, New York.
99. Gilliam F.S., 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *Bioscience* 57 (10) : 845-858.
100. Landuyt D., De Lombaerde E., Perring M.P., Hertzog L.R., Ampoorter E., Maes S.L., De Frenne P., Ma S., Proesmans W. et Blondeel H., 2019. The functional role of temperate forest understorey vegetation in a changing world. *Global Change Biology* 25 (11) : 3625-3641.
101. Gosselin F. et Gosselin M., 2004. Analyser les variations de biodiversité : outils et méthodes. In : *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*, Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds). Cemagref Editions, Antony, p. 57-99.
102. Ter Braak C.J., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67 (5) : 1167-1179.
103. Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. et Garnier E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116 (5) : 882-892.
104. Lavorel S., Rochette C. et Lebreton J.D., 1999. Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. *Oikos* 84 (3) : 480-498.
105. Kleyer M., Dray S., de Bello F., Leps J., Pakeman R.J., Strauss B., Thuiller W. et Lavorel S., 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science* 23 (5) : 805-821.
106. Legendre P., Galzin R. et Harmelin-Vivien M.L., 1997. Relating behavior to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78 (2) : 547-562.
107. ter Braak C.J.F., Cormont A. et Dray S., 2012. Improved testing of species traits-environment relationships in the fourth-corner problem. *Ecology* 93 (7) : 1525-1526.
108. Dray S., Choler P., Doledec S., Peres-Neto P.R., Thuiller W., Pavoine S. et ter Braak C.J.F., 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95 (1) : 14-21.
109. ter Braak C.J.F., Šmilauer P. et Dray S., 2018. Algorithms and biplots for double constrained correspondence analysis. *Environmental and Ecological Statistics* 25 (2) : 171-197.
110. Brunet J., Falkengren-Grerup U. et Tyler G., 1996. Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests - Effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management* 88 (3) : 259-272.
111. Hurlbert S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54 (2) : 187-211.
112. Bergès L., 1994. Etude des relations entre le milieu et la qualité des chênes indigènes : rapport bibliographique sur les stratégies d'échantillonnage en vue d'analyser les relations entre le milieu et la qualité interne du bois des chênes indigènes. DEA Analyse et modélisation des systèmes biologiques, Université Claude Bernard Lyon I, 88 p.
113. Bergès L., 1998. Variabilité individuelle et collective de la croissance et de la densité du bois de *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. en relation avec les facteurs écologiques. Thèse de Doctorat en Sciences forestières, ENGREF, 348 p.
114. Barbier S., Gosselin F. et Balandier P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254 (1) : 1-15.
115. Stewart G., 2010. Meta-analysis in applied ecology. *Biology Letters* 6 (1) : 78-81.
116. Wildi O., 2013. Striving for general validity: a huge sample reveals faint traces in forests. *Journal of Vegetation Science* 24 (1) : 4-6.
117. Pellissier V., Bergès L., Nedeltcheva T., Schmitt M.C., Avon C., Cluzeau C. et 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 (1) : 9-24.
118. Le Berre M., Noble V., Pires M., Médail F. et Diadema K., 2019. How to hierarchise species to determine priorities for conservation action? A critical analysis. *Biodiversity and Conservation* 28 (12) : 3051-3071.
119. Austin M.P., 1999. A silent clash of paradigms: some inconsistencies in community ecology. *Oikos* 86 (1) : 170-178.
120. Gosselin F., 2016. Putting floristic thermophilization in forests into a conservation biology perspective: beyond mean trait approaches. *Annals of Forest Science* 73 (2) : 215-218.
121. Gosselin F., 2012. Improving approaches to the analysis of functional and taxonomic biotic homogenization: beyond mean specialization. *Journal of Ecology* 100 (6) : 1289-1295.
122. De Frenne P., Rodríguez-Sánchez F., Coomes D.A., Baeten L., Verstraeten G., Vellen M., Bernhardt-Römermann M., Brown C.D., Brunet J., Cornelis J., Decocq G.M., Dierschke H., Eriksson O., Gilliam F.S., Hédli R., Heinken T., Hermy M., Hommel P., Jenkins M.A., Kelly D.L., Kirby K.J., Mitchell F.J.G., Naaf T., Newman M., Peterken G., Petřík P., Schultz J., Sonnier G., Van Calster H., Waller D.M., Walther G.R., White P.S., Woods K.D., Wulf M., Graae B.J. et Verheyen K., 2013. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110 (46) : 18561-18565.

123. Caughley G., 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* : 215-244.
124. Matthews T.J., Cottee-Jones H.E. et Whittaker R.J., 2014. Habitat fragmentation and the species-area relationship: a focus on total species richness obscures the impact of habitat loss on habitat specialists. *Diversity and Distributions* 20 (10) : 1136-1146.
125. Archaux F., Gosselin F., Bergès L. et 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.
126. Archaux F., Bergès L. et Chevalier R., 2007. Are plant censuses carried out on small quadrats more reliable than on larger ones? *Plant Ecology* 188 (2) : 179-190.
127. Archaux F. et Bergès L., 2008. Optimising vegetation monitoring. A case study in a French lowland forest. *Environmental Monitoring and Assessment* 141 (1-3) : 19-25.
128. Dupouey J.L., Pignard G., Badeau V., Thimonier A., Dhôte J.F., Nepveu G., Bergès L., Augusto L., Belkacem S. et Nys C., 1999. Stocks et flux de carbone dans les forêts françaises. *Comptes-Rendus de l'Académie d'Agriculture de France* 85 (6) : 293-310.
129. Bergès L., Chevalier R., Dumas Y., Franc A. et Gilbert J.M., 2005. Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) site index variations in relation to climate, topography and soil in even-aged high-forest stands in northern France. *Annals of Forest Science* 62 (5) : 391-402.
130. Bergès L., Nepveu G. et Franc A., 2008. Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France. *Forest Ecology and Management* 255 (3-4) : 567-579.
131. Bergès L. et Balandier P., 2010. Revisiting the use of soil water budget assessment to predict site productivity of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in the perspective of climate change. *European Journal of Forest Research* 129 (2) : 199-208.
132. Merian P., Bontemps J.D., Bergès L. et Lebourgeois F., 2011. Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. *Plant Ecology* 212 (11) : 1855-1871.
133. IPCC, 2018. Summary for policy makers. In: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty (<https://www.ipcc.ch/sr15/>). 24 p.
134. IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 p.
135. Ellis E.C., Gauthier N., Klein Goldewijk K., Bliege Bird R., Boivin N., Díaz S., Fuller D.Q., Gill J.L., Kaplan J.O., Kingston N., Locke H., McMichael C.N.H., Ranco D., Rick T.C., Shaw M.R., Stephens L., Svenning J.-C. et Watson J.E.M., 2021. People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118 (17) : e2023483118.
136. Bradshaw C.J.A., Ehrlich P.R., Beattie A., Ceballos G., Crist E., Diamond J., Dirzo R., Ehrlich A.H., Harte J., Harte M.E., Pyke G., Raven P.H., Ripple W.J., Saltré F., Turnbull C., Wackernagel M. et Blumstein D.T., 2021. Underestimating the challenges of avoiding a ghastly future. *Frontiers in Conservation Science* 1 (9).
137. Crutzen P.J., 2002. Geology of mankind. *Nature* 415 (6867) : 23-23.
138. Lewis S.L. et Maslin M.A., 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519 (7542) : 171-180.
139. Steffen W., Sanderson R.A., Tyson P.D., Jäger J., Matson P.A., Moore III B., Oldfield F., Richardson K., Schellnhuber H.-J. et Turner B.L., 2004. Global change and the earth system: a planet under pressure. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York.
140. Steffen W., Broadgate W., Deutsch L., Gaffney O. et Ludwig C., 2015. The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *The Anthropocene Review* 2 (1) : 81-98.
141. Erb K.-H., Kastner T., Plutzer C., Bais A.L.S., Carvalhais N., Fetzel T., Gingrich S., Haberl H., Lauk C., Niedertscheider M., Pongratz J., Thurner M. et Luyssaert S., 2018. Unexpectedly large impact of forest management and grazing on global vegetation biomass. *Nature* 553 (7686) : 73-76.
142. Díaz S., Settele J., Brondízio E.S., Ngo H.T., Agard J., Arneth A., Balvanera P., Brauman K.A., Butchart S.H.M., Chan K.M.A., Garibaldi L.A., Ichii K., Liu J., Subramanian S.M., Midgley G.F., Miloslavich P., Molnár Z., Obura D., Pfaff A., Polasky S., Purvis A., Razaque J., Reyers B., Chowdhury R.R., Shin Y.-J., Visseren-Hamakers I., Willis K.J. et Zayas C.N., 2019. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science* 366 (6471) : eaax3100.
143. Bar-On Y.M., Phillips R. et Milo R., 2018. The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (25) : 6506-6511.
144. Dirzo R., Young H.S., Galetti M., Ceballos G., Isaac N.J.B. et Collen B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345 (6195) : 401-406.
145. Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D., García A., Pringle R.M. et Palmer T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1 (5) : e1400253.

146. Ceballos G., Ehrlich P.R. et Dirzo R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (30) : E6089.
147. Johnson C.N., Balmford A., Brook B.W., Buettel J.C., Galetti M., Guangchun L. et Wilmshurst J.M., 2017. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* 356 (6335) : 270-275.
148. Ripple W.J., Chapron G., López-Bao J.V., Durant S.M., Macdonald D.W., Lindsey P.A., Bennett E.L., Beschta R.L., Bruskotter J.T., Campos-Arceiz A., Corlett R.T., Darimont C.T., Dickman A.J., Dirzo R., Dublin H.T., Estes J.A., Everatt K.T., Galetti M., Goswami V.R., Hayward M.W., Hedges S., Hoffmann M., Hunter L.T.B., Kerley G.I.H., Letnic M., Levi T., Maisels F., Morrison J.C., Nelson M.P., Newsome T.M., Painter L., Pringle R.M., Sandom C.J., Terborgh J., Treves A., Van Valkenburgh B., Vucetich J.A., Wirsing A.J., Wallach A.D., Wolf C., Woodroffe R., Young H. et Zhang L., 2017. Conserving the world's megafauna and biodiversity: the fierce urgency of now. *BioScience* 67 (3) : 197-200.
149. Rosenberg K.V., Dokter A.M., Blancher P.J., Sauer J.R., Smith A.C., Smith P.A., Stanton J.C., Panjabi A., Helft L., Parr M. et Marra P.P., 2019. Decline of the North American avifauna. *Science* 366 (6461) : 120-124.
150. Ceballos G., Ehrlich P.R. et Raven P.H., 2020. Vertebrates on the brink as indicators of biological annihilation and the sixth mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117 (24) : 13596.
151. Hallmann C.A., Sorg M., Jongejans E., Siepel H., Hofland N., Schwan H., Stenmans W., Müller A., Sumser H., Hörren T., Goulson D. et de Kroon H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12 (10) : e0185809.
152. Vogel G., 2017. Where have all the insects gone? *Science* 356 (6338) : 576-579.
153. Powney G.D., Carvell C., Edwards M., Morris R.K.A., Roy H.E., Woodcock B.A. et Isaac N.J.B., 2019. Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nature Communications* 10 (1) : 1018.
154. Sánchez-Bayo F. et Wyckhuys K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232 : 8-27.
155. Seibold S., Gossner M.M., Simons N.K., Blüthgen N., Müller J., Ambarlı D., Ammer C., Bauhus J., Fischer M., Habel J.C., Linsenmair K.E., Nauss T., Penone C., Prati D., Schall P., Schulze E.-D., Vogt J., Wöllauer S. et Weisser W.W., 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* 574 (7780) : 671-674.
156. Hallmann C.A., Zeegers T., van Klink R., Vermeulen R., van Wielink P., Spijkers H., van Deijk J., van Steenis W. et Jongejans E., 2020. Declining abundance of beetles, moths and caddisflies in the Netherlands. *Insect Conservation and Diversity* 13 (2) : 127-139.
157. Forister M.L., Halsch C.A., Nice C.C., Fordyce J.A., Dilts T.E., Oliver J.C., Prudic K.L., Shapiro A.M., Wilson J.K. et Glassberg J., 2021. Fewer butterflies seen by community scientists across the warming and drying landscapes of the American West. *Science* 371 (6533) : 1042-1045.
158. Enquist B.J., Feng X., Boyle B., Maitner B., Newman E.A., Jørgensen P.M., Roehrdanz P.R., Thiers B.M., Burger J.R., Corlett R.T., Couvreur T.L.P., Dauby G., Donoghue J.C., Foden W., Lovett J.C., Marquet P.A., Merow C., Midgley G., Morueta-Holme N., Neves D.M., Oliveira-Filho A.T., Kraft N.J.B., Park D.S., Peet R.K., Pilllet M., Serra-Diaz J.M., Sandel B., Schildhauer M., Šimová I., Violle C., Wieringa J.J., Wiser S.K., Hannah L., Svenning J.-C. et McGill B.J., 2019. The commonness of rarity: global and future distribution of rarity across land plants. *Science Advances* 5 (11) : eaaz0414.
159. 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. et Ferrer E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471 (7336) : 51-57.
160. Young H.S., McCauley D.J., Galetti M. et Dirzo R., 2016. Patterns, causes, and consequences of Anthropocene defaunaation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47 (1) : 333-358.
161. David B., 2021. A l'aube de la 6e extinction - Comment habiter la Terre. Grasset.
162. Humphreys A.M., Govaerts R., Ficinski S.Z., Nic Lughadha E. et Vorontsova M.S., 2019. Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. *Nature Ecology & Evolution* 3 (7) : 1043-1047.
163. Elhacham E., Ben-Uri L., Grozovski J., Bar-On Y.M. et Milo R., 2020. Global human-made mass exceeds all living biomass. *Nature* 588 (7838) : 442-444.
164. Ehrlich P.R. et Ehrlich A.H., 2009. The population bomb revisited. *The Electronic Journal of Sustainable Development* 1 (3) : 63-71.
165. Gibbs H.K. et Salmon J.M., 2015. Mapping the world's degraded lands. *Applied Geography* 57 : 12-21.
166. Ellis E.C., Goldewijk K.K., Siebert S., Lightman D. et Ramankutty N., 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography* 19 (5) : 589-606.
167. Watson J.E.M., Shanahan Danielle F., Di Marco M., Allan J., Laurance William F., Sanderson Eric W., Mackey B. et Venter O., 2016. Catastrophic declines in wilderness areas undermine global environment targets. *Current Biology* 26 (21) : 2929-2934.
168. Williams B.A., Venter O., Allan J.R., Atkinson S.C., Rehbein J.A., Ward M., Di Marco M., Grantham H.S., Ervin J., Goetz S.J., Hansen A.J., Jantz P., Pillay R., Rodríguez-Buritica S., Supples C., Virnig A.L.S. et Watson J.E.M., 2020. Change in terrestrial human footprint drives continued loss of intact ecosystems. *One Earth* 3 (3) : 371-382.

169. Foley J.A., Ramankutty N., Brauman K.A., Cassidy E.S., Gerber J.S., Johnston M., Mueller N.D., O'Connell C., Ray D.K. et West P.C., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478 (7369) : 337-342.
170. Tilman D., 1999. Global environmental impacts of agricultural expansion: the need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96 (11) : 5995-6000.
171. Seto K.C., Güneralp B. et Hutrya L.R., 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (40) : 16083-16088.
172. Curtis P.G., Slay C.M., Harris N.L., Tyukavina A. et Hansen M.C., 2018. Classifying drivers of global forest loss. *Science* 361 (6407) : 1108-1111.
173. Tracewski Ł., Butchart S.H.M., Di Marco M., Ficetola G.F., Rondinini C., Symes A., Wheatley H., Beresford A.E. et Buchanan G.M., 2016. Toward quantification of the impact of 21st-century deforestation on the extinction risk of terrestrial vertebrates. *Conservation Biology* 30 (5) : 1070-1079.
174. van der Plas F., Manning P., Soliveres S., Allan E., Scherer-Lorenzen M., Verheyen K., Wirth C., Zavala M.A., Ampoorter E., Baeten L., Barbaro L., Bauhus J., Benavides R., Benneter A., Bonal D., Bouriaud O., Bruelheide H., Bussotti F., Carnol M., Castagneyroli B., Charbonnier Y., Coomes D.A., Coppi A., Bestias C.C., Dawud S.M., De Wandeler H., Domisch T., Finer L., Gessler A., Granier A., Grossiord C., Guyot V., Hattenschwiler S., Jactel H., Jaroszewicz B., Joly F.X., Jucker T., Koricheva J., Milligan H., Mueller S., Muys B., Nguyen D., Pollastrini M., Ratcliffe S., Raulund-Rasmussen K., Selvi F., Stenlid J., Valladares F., Vesterdal L., Zielinski D. et Fischer M., 2016. Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113 (13) : 3557-3562.
175. Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., Thau D., Stehman S., Goetz S.J. et Loveland T.R., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *science* 342 (6160) : 850-853.
176. Bais A.L.S., Lauk C., Kastner T. et Erb K., 2015. Global patterns and trends of wood harvest and use between 1990 and 2010. *Ecological Economics* 119 : 326-337.
177. Ceccherini G., Duveiller G., Grassi G., Lemoine G., Avitabile V., Pilli R. et Cescatti A., 2020. Abrupt increase in harvested forest area over Europe after 2015. *Nature* 583 (7814) : 72-77.
178. Grassi G., House J., Dentener F., Federici S., den Elzen M. et Penman J., 2017. The key role of forests in meeting climate targets requires science for credible mitigation. *Nature Climate Change* 7 (3) : 220-226.
179. Alkama R. et Cescatti A., 2016. Biophysical climate impacts of recent changes in global forest cover. *Science* 351 (6273) : 600.
180. Duveiller G., Hooker J. et Cescatti A., 2018. The mark of vegetation change on Earth's surface energy balance. *Nature Communications* 9 (1) : 679.
181. Luyssaert S., Marie G., Valade A., Chen Y.-Y., Njakou Djomo S., Ryder J., Otto J., Naudts K., Lansø A.S., Ghattas J. et McGrath M.J., 2018. Trade-offs in using European forests to meet climate objectives. *Nature* 562 (7726) : 259-262.
182. Le Quéré C., Andrew R.M., Friedlingstein P., Sitch S., Pongratz J., Manning A.C., Korsbakken J.I., Peters G.P., Canadell J.G., Jackson R.B., Boden T.A., Tans P.P., Andrews O.D., Arora V.K., Bakker D.C.E., Barbero L., Becker M., Betts R.A., Bopp L., Chevallier F., Chini L.P., Ciais P., Cosca C.E., Cross J., Currie K., Gasser T., Harris I., Hauck J., Haverd V., Houghton R.A., Hunt C.W., Hurtt G., Ilyina T., Jain A.K., Kato E., Kautz M., Keeling R.F., Klein Goldewijk K., Körtzinger A., Landschützer P., Lefèvre N., Lenton A., Lienert S., Lima I., Lombardozi D., Metzl N., Millero F., Monteiro P.M.S., Munro D.R., Nabel J.E.M.S., Nakaoka S., Nojiri Y., Padin X.A., Peregon A., Pfeil B., Pierrot D., Poulter B., Rehder G., Reimer J., Rödenbeck C., Schwinger J., Séférian R., Skjelvan I., Stocker B.D., Tian H., Tilbrook B., Tubiello F.N., van der Laan-Luijckx I.T., van der Werf G.R., van Heuven S., Viovy N., Vuichard N., Walker A.P., Watson A.J., Wiltshire A.J., Zaehle S. et Zhu D., 2018. Global Carbon Budget 2017. *Earth Syst. Sci. Data* 10 (1) : 405-448.
183. Chazdon R.L., Peres C.A., Dent D., Sheil D., Lugo A.E., Lamb D., Stork N.E. et Miller S.E., 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forest. *Conservation Biology* 23 (6) : 1406-1417.
184. Brussaard L., Caron P., Campbell B., Lipper L., Mainka S., Rabbinge R., Babin D. et Pulleman M., 2010. Reconciling biodiversity conservation and food security: scientific challenges for a new agriculture. *Current opinion in Environmental sustainability* 2 (1-2) : 34-42.
185. Verkerk P.J., Mavsar R., Giergiczy M., Lindner M., Edwards D. et Schelhaas M.J., 2014. Assessing impacts of intensified biomass production and biodiversity protection on ecosystem services provided by European forests. *Ecosystem Services* 9 : 155-165.
186. Doré T., Makowski D., Malézieux E., Munier-Jolain N., Tchamitchian M. et Tittone P., 2011. Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy* 34 (4) : 197-210.
187. Cordonnier T. et Peyron J.-L., 2015. Reconciling environment and production in managed ecosystems: is ecological intensification a solution? *Environmental Management* 56 (5) : 1035-1038.
188. Newbold T., Hudson L.N., Arnell A.P., Contu S., De Palma A., Ferrier S., Hill S.L.L., Hoskins A.J., Lysenko I., Phillips H.R.P., Burton V.J., Chng C.W.T., Emerson S., Gao D., Pask-Hale G., Hutton J., Jung M., Sanchez-Ortiz K., Simmons B.I., Whitmee S., Zhang H.B., Scharlemann J.P.W. et Purvis A., 2016. Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* 353 (6296) : 288-291.

189. Watson J.E., Dudley N., Segan D.B. et Hockings M., 2014. The performance and potential of protected areas. *Nature* 515 (7525) : 67-73.
190. Sanderson E.W., Jaiteh M., Levy M.A., Redford K.H., Wannebo A.V. et Woolmer G., 2002. The human footprint and the last of the wild. *BioScience* 52 (10) : 891-904.
191. Parrish J.D., Braun D.P. et Unnasch R.S., 2003. Are we conserving what we say we are? Measuring ecological integrity within protected areas. *BioScience* 53 (9) : 851-860.
192. Grantham H.S., Duncan A., Evans T.D., Jones K.R., Beyer H.L., Schuster R., Walston J., Ray J.C., Robinson J.G., Callow M., Clements T., Costa H.M., DeGemmis A., Elsen P.R., Ervin J., Franco P., Goldman E., Goetz S., Hansen A., Hofsvang E., Jantz P., Jupiter S., Kang A., Langhammer P., Laurance W.F., Lieberman S., Linkie M., Malhi Y., Maxwell S., Mendez M., Mittermeier R., Murray N.J., Possingham H., Radachowsky J., Saatchi S., Samper C., Silverman J., Shapiro A., Strassburg B., Stevens T., Stokes E., Taylor R., Tear T., Tizard R., Venter O., Visconti P., Wang S. et Watson J.E.M., 2020. Anthropogenic modification of forests means only 40% of remaining forests have high ecosystem integrity. *Nature Communications* 11 (1) : 5978.
193. Potapov P., Hansen M.C., Laestadius L., Turubanova S., Yaroshenko A., Thies C., Smith W., Zhuravleva I., Komarova A., Minnemeyer S. et Esipova E., 2017. The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013. *Science advances* 3 (1) : e1600821-e1600821.
194. Morales-Hidalgo D., Oswalt S.N. et Somanathan E., 2015. Status and trends in global primary forest, protected areas, and areas designated for conservation of biodiversity from the Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management* 352 : 68-77.
195. Maron M., Simmonds J.S. et Watson J.E., 2018. Bold nature retention targets are essential for the global environment agenda. *Nature Ecology & Evolution* 2 (8) : 1194-1195.
196. Jones K.R., Venter O., Fuller R.A., Allan J.R., Maxwell S.L., Negret P.J. et Watson J.E.M., 2018. One-third of global protected land is under intense human pressure. *Science* 360 (6390) : 788-791.
197. Dinerstein E., Olson D., Joshi A., Vynne C., Burgess N.D., Wikramanayake E., Hahn N., Palminteri S., Hedao P. et Noss R., 2017. An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience* 67 (6) : 534-545.
198. Watson J.E. et Venter O., 2017. Ecology: a global plan for nature conservation. *Nature* 550 (7674) : 48-49.
199. Baillie J. et Zhang Y.-P., 2018. Space for nature. *Science* 361 (6407) : 1051.
200. Hannah L., Roehrdanz P.R., Marquet P.A., Enquist B.J., Midgley G., Foden W., Lovett J.C., Corlett R.T., Corcoran D., Butchart S.H.M., Boyle B., Feng X., Maitner B., Fajardo J., McGill B.J., Merow C., Morueta-Holme N., Newman E.A., Park D.S., Raes N. et Svenning J.-C., 2020. 30% land conservation and climate action reduces tropical extinction risk by more than 50%. *Ecography* 43 (7) : 943-953.
201. Dinerstein E., Vynne C., Sala E., Joshi A.R., Fernando S., Lovejoy T.E., Mayorga J., Olson D., Asner G.P. et Baillie J.E., 2019. A global deal for nature: guiding principles, milestones, and targets. *Science Advances* 5 (4) : eaaw2869.
202. Soulé M.E., 1985. What is conservation biology? *BioScience* 35 (11) : 727-734.
203. Ehrenfeld D., 1992. Conservation biology: its origins and definition. *Science* 255 (5052) : 1625-1626.
204. Meine C., Soulé M. et Noss R.F., 2006. "A mission-driven discipline": the growth of conservation biology. *Conservation Biology* 20 (3) : 631-651.
205. Noss R., 1999. Is there a special conservation biology? *Ecography* 22 (2) : 113-122.
206. Pickett S.T.A. et White P.S. (Eds), 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego.
207. Forman R.T.T., 1995. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
208. Wallington T.J., Hobbs R.J. et Moore S.A., 2005. Implications of current ecological thinking for biodiversity conservation: a review of the salient issues. *Ecology and Society* 10 (1).
209. Noss R.F. et Cooperrider A., 1994. *Saving nature's legacy: protecting and restoring biodiversity*. Island Press.
210. Hunter Jr M.L. et Gibbs J.P., 2006. *Fundamentals of conservation biology*. John Wiley & Sons.
211. Samways M.J., 1994. *Insect conservation biology*. Chapman & Hall.
212. Frankel O.H., Brown A.H. et Burdon J.J., 1995. *The conservation of plant biodiversity*. Cambridge University Press.
213. Hunter M.L., 1999. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press.
214. Allendorf F.W. et Luikart G., 2009. *Conservation and the genetics of populations*. John Wiley & Sons.
215. Norse E.A. et Crowder L.B., 2005. *Marine conservation biology: the science of maintaining the sea's biodiversity*. Island Press, Washington D.C.
216. Lindenmayer D. et Hunter M., 2010. Some guiding concepts for conservation biology. *Conservation Biology* 24 (6) : 1459-1468.
217. Mace G.M., 2014. Whose conservation? *Science* 345 (6204) : 1558.

218. Kareiva P. et Marvier M., 2012. What is conservation science? *BioScience* 62 (11) : 962-969.
219. Robinson J.G., 2006. Conservation biology and real-world conservation. *Conservation Biology* 20 (3) : 658-669.
220. Marvier M., 2014. New conservation is true conservation. *Conservation Biology* 28 (1) : 1-3.
221. Bennett N.J., Roth R., Klain S.C., Chan K., Christie P., Clark D.A., Cullman G., Curran D., Durbin T.J., Epstein G., Greenberg A., Nelson M.P., Sandlos J., Stedman R., Teel T.L., Thomas R., Veríssimo D. et Wyborn C., 2017. Conservation social science: Understanding and integrating human dimensions to improve conservation. *Biological Conservation* 205 : 93-108.
222. Sterling E.J., Betley E., Sigouin A., Gomez A., Toomey A., Cullman G., Malone C., Pekor A., Arengo F., Blair M., Filardi C., Landrigan K. et Porzecanski A.L., 2017. Assessing the evidence for stakeholder engagement in biodiversity conservation. *Biological Conservation* 209 : 159-171.
223. Martín-López B. et Montes C., 2015. Restoring the human capacity for conserving biodiversity: a social–ecological approach. *Sustainability Science* 10 (4) : 699-706.
224. Marvier M. et Kareiva P., 2014. The evidence and values underlying 'new conservation'. *Trends in ecology & evolution* 29 (3) : 131-132.
225. Soulé M., 2013. The “New Conservation”. *Conservation Biology* 27 (5) : 895-897.
226. Doak D.F., Bakker V.J., Goldstein B.E. et Hale B., 2014. What is the future of conservation? *Trends in Ecology & Evolution* 29 (2) : 77-81.
227. Knight A.T., Cowling R.M., Rouget M., Balmford A., Lombard A.T. et Campbell B.M., 2008. Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research–implementation gap. *Conservation Biology* 22 (3) : 610-617.
228. Arlettaz R., Schaub M., Fournier J., Reichlin T.S., Sierro A., Watson J.E.M. et Braunisch V., 2010. From publications to public actions: when conservation biologists bridge the gap between research and implementation. *BioScience* 60 (10) : 835-842.
229. Maas B., Toomey A. et Loyola R., 2019. Exploring and expanding the spaces between research and implementation in conservation science. *Biological Conservation* 240 : 108290.
230. Toomey A.H., Knight A.T. et Barlow J., 2017. Navigating the space between research and implementation in conservation. *Conservation Letters* 10 (5) : 619-625.
231. Jarvis R.M., Borrelle S.B., Forsdick N.J., Pérez-Hämmerle K.-V., Dubois N.S., Griffin S.R., Recalde-Salas A., Buschke F., Rose D.C., Archibald C.L., Gallo J.A., Mair L., Kadykalo A.N., Shanahan D. et Prohaska B.K., 2020. Navigating spaces between conservation research and practice: Are we making progress? *Ecological Solutions and Evidence* 1 (2) : e12028.
232. Gillson L., Biggs H., Smit I.P.J., Virah-Sawmy M. et Rogers K., 2019. Finding common ground between adaptive management and evidence-based approaches to biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 34 (1) : 31-44.
233. Alston J.M., 2019. Open access principles and practices benefit conservation. *Conservation Letters* 12 (6) : e12672.
234. Hutchinson G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol* 22 (4) : 415-427.
235. Chase J.M. et Leibold M.A., 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.
236. Zobel M., 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12 (7) : 266-269.
237. Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I. et Callaway R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107 (2) : 433-438.
238. Mittelbach G.G. et Schemske D.W., 2015. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology & Evolution* 30 (5) : 241-247.
239. HilleRisLambers J., Adler P.B., Harpole W., Levine J.M. et Mayfield M.M., 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43 : 227-248.
240. Cadotte M.W. et Tucker C.M., 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution* 32 (6) : 429-437.
241. Kraft N.J.B., Adler P.B., Godoy O., James E.C., Fuller S. et Levine J.M., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29 (5) : 592-599.
242. Spasojevic M.J., Copeland S. et Suding K.N., 2014. Using functional diversity patterns to explore metacommunity dynamics: a framework for understanding local and regional influences on community structure. *Ecography* 37 (10) : 939-949.
243. Eriksson O. et Eriksson Å., 1998. Effects of arrival order and seed size on germination of grassland plants: Are there assembly rules during recruitment? *Ecological Research* 13 (2) : 229-239.
244. Fukami T., 2015. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46 (1) : 1-23.

245. Götzenberger L., de Bello F., Bråthen K.A., Davison J., Dubuis A., Guisan A., Lepš J., Lindborg R., Moora M., Pärtel M., Pellissier L., Pottier J., Vittoz P., Zobel K. et Zobel M., 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87 (1) : 111-127.
246. Blondel J., 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson, Paris.
247. Begon M., Harper J.L. et Townsend C.R., 1996. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell scientific publications, Oxford.
248. Bormann F.H. et Likens G.E., 1979. Pattern and process in a forested landscape. Springer-Verlag, New York.
249. Kulakowski D., Buma B., Guz J. et Hayes K., 2020. The ecology of forest disturbances. In : *Encyclopedia of the World's Biomes*, Goldstein M.I. et DellaSala D.A. (Eds). Elsevier, Oxford, p. 35-46.
250. Sousa W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15 (1) : 353-391.
251. Spies T.A. et Turner M.G., 1999. Dynamic forest mosaics. In : *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*, Hunter M.L. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge, p. 95-160.
252. Peet R.K. et Christensen N.L., 1980. Succession: a population process. In : *Succession. Advances in vegetation science, vol 3*, van der Maarel E. (Eds). Springer, Dordrecht, p. 131-140.
253. Attiwill P.M., 1994. The disturbance of forest ecosystems - the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63 (2-3) : 247-300.
254. Pickett S.T.A., Collins S.L. et Armesto J.J., 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53 (3) : 335-371.
255. Connell J.H. et Slatyer R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111 (982) : 1119-1144.
256. Decocq G., Dupouey J.-L. et Bergès L., 2021. Dynamiques forestières à l'ère anthropocène : mise au point sémantique et proposition de définitions écologiques. *Revue Forestière Française* 73 (1) : 21-52.
257. Brézard J.M., 2005. Conservation des éléments importants pour la biodiversité. *RDV Techniques ONF* 9 : 58-64.
258. Oldeman R.A.A., 1990. Forests: elements of silvology. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
259. Peterken G.F., 1996. Natural woodland: ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge University Press, Cambridge.
260. Hansen A.J., Spies T.A., Swanson F.J. et Ohmann J.L., 1991. Conserving biodiversity in managed forests - Lessons from natural forests. *Bioscience* 41 (6) : 382-392.
261. Mladenoff D.J., White M.A., Pastor J. et Crow T.R., 1993. Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecological applications* 3 (2) : 294-306.
262. McCarthy M.A. et Burgman M.A., 1995. Coping with uncertainty in forest wildlife planning. *Forest Ecology and Management* 74 (1-3) : 23-36.
263. Niemelä J., 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* 115 (2-3) : 127-134.
264. Diamond J.M., Terborgh J., Whitcomb R.F., Lynch J.F., Opler P.A., Robbins C.S., Simberloff D.S. et Abele L.G., 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science* 193 (4257) : 1027-1032.
265. Simberloff D.S. et Abele L.G., 1976. Island biogeography theory and conservation practice. *Science* 191 (4224) : 285-286.
266. Gilbert F., 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *Journal of Biogeography* : 209-235.
267. Simberloff D. et Abele L.G., 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. *The American Naturalist* 120 (1) : 41-50.
268. Mac Arthur R.H. et Wilson E.O., 1967. The theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princetown, New-Jersey.
269. Levins R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *American Entomologist* 15 (3) : 237-240.
270. Hanski I., 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press.
271. Holyoak M., Leibold M.A. et Holt R.D., 2005. Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities. University of Chicago Press.
272. Lindenmayer D.B. et Fischer J., 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology & Evolution* 22 (3) : 127-132.
273. Ewers R.M. et Didham R.K., 2006. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology* 43 (3) : 527-536.

274. Pfeifer M., Lefebvre V., Peres C.A., Banks-Leite C., Wearn O.R., Marsh C.J., Butchart S.H.M., Arroyo-Rodríguez V., Barlow J., Cerezo A., Cisneros L., D’Cruze N., Faria D., Hadley A., Harris S.M., Klingbeil B.T., Kormann U., Lens L., Medina-Rangel G.F., Morante-Filho J.C., Olivier P., Peters S.L., Pidgeon A., Ribeiro D.B., Scherber C., Schneider-Maunoury L., Struebig M., Urbina-Cardona N., Watling J.I., Willig M.R., Wood E.M. et Ewers R.M., 2017. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* 551 : 187-191.
275. Allee W.C., Park O., Emerson A.E., Park T. et Schmidt K.P., 1949. Principles of animal ecology. Saunders Company Philadelphia, PA.
276. Haddad N.M., Gonzalez A., Brudvig L.A., Burt M.A., Levey D.J. et Damschen E.I., 2017. Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. *Ecography* 40 (1) : 48-55.
277. Ibanez I., Katz D.S.W., Peltier D., Wolf S.M. et Barrie B.T.C., 2014. Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: the challenge of multiprocess-multiresponse dynamics. *Journal of Ecology* 102 (4) : 882-895.
278. Fahrig L., 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48 : 1-23.
279. Shaffer M.L., 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31 (2) : 131-134.
280. Hubbell S.P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princetown.
281. Triantis K.A., Guilhaumon F. et Whittaker R.J., 2012. The island species–area relationship: biology and statistics. *Journal of Biogeography* 39 (2) : 215-231.
282. Hanski I., 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63 (1) : 151-162.
283. Wilson D.S., 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73 (6) : 1984-2000.
284. Logue J.B., Mouquet N., Peter H. et Hillebrand H., 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution* 26 (9) : 482-491.
285. Cadotte M.W., 2007. Competition–colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology* 88 (4) : 823-829.
286. Leibold M.A., 1998. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology* 12 (1) : 95-110.
287. Mouquet N., Loreau M. et Associate Editor: Lewi S., 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist* 159 (4) : 420-426.
288. Taylor P.D., Fahrig L., Henein K. et Merriam G., 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68 (3) : 571-573.
289. Taylor P.D., Fahrig L. et With K.A., 2006. Landscape connectivity: a return of the basics. In : *Connectivity Conservation*, Crooks K.R. et Sanjayan M. (Eds). Cambridge University Press, p. 30-43.
290. Wiens J.A., Chr N., Van Horne B. et Ims R.A., 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* : 369-380.
291. Zeller K.A., Lewison R., Fletcher R.J., Tulbure M.G. et Jennings M.K., 2020. Understanding the importance of dynamic landscape connectivity. *Land* 9 (9) : 303.
292. Moilanen A. et Hanski I., 1998. Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79 (7) : 2503-2515.
293. Moilanen A. et Nieminen M., 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83 (4) : 1131-1145.
294. Tischendorf L. et Fahring L., 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90 (1) : 7-19.
295. Zeller K.A., McGarigal K. et Whiteley A.R., 2012. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* 27 (6) : 777-797.
296. Tilman D., May R.M., Lehman C.L. et Nowak M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371 (6492) : 65-66.
297. Hanski I., 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici* 37 (4) : 271-280.
298. Hylander K. et Ehrlen J., 2013. The mechanisms causing extinction debts. *Trends in Ecology & Evolution* 28 (6) : 341-346.
299. Jackson S.T. et Sax D.F., 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution* 25 (3) : 153-160.
300. Piqueray J., Cristofoli S., Bisteau E., Palm R. et Mahy G., 2011. Testing coexistence of extinction debt and colonization credit in fragmented calcareous grasslands with complex historical dynamics. *Landscape Ecology* 26 (6) : 823-836.
301. Kuussaari M., Bommarco R., Heikkinen R.K., Helm A., Krauss J., Lindborg R., Ockinger E., Partel M., Pino J., Roda F., Stefanescu C., Teder T., Zobel M. et Steffan-Dewenter I., 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24 (10) : 564-571.
302. Lira P.K., de Souza Leite M. et Metzger J.P., 2019. Temporal lag in ecological responses to landscape change: where are we now? *Current Landscape Ecology Reports* 4 (3) : 70-82.

303. Lindborg R. et Eriksson O., 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85 (7) : 1840-1845.
304. Helm A., Hanski I. et Partel M., 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* 9 (1) : 72-77.
305. Cowlishaw G., 1999. Predicting the pattern of decline of African primate diversity: an extinction debt from historical deforestation. *Conservation Biology* 13 (5) : 1183-1193.
306. Lalechère E., Jabot F., Archaux F. et Deffuant G., 2017. Non-equilibrium plant metapopulation dynamics challenge the concept of ancient/recent forest species. *Ecological Modelling* 366 : 48-57.
307. Vellend M., 2003. Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. *Ecology* 84 (5) : 1158-1164.
308. Banks-Leite C., Pardini R., Tambosi L.R., Pearse W.D., Bueno A.A., Bruscatin R.T., Condez T.H., Dixo M., Igari A.T. et Martensen A.C., 2014. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* 345 (6200) : 1041-1045.
309. Hanski I. et Ovaskainen O., 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology* 16 (3) : 666-673.
310. Cousins S.A.O., 2009. Extinction debt in fragmented grasslands: paid or not? *Journal of Vegetation Science* 20 (1) : 3-7.
311. Ellis C.J. et Coppins B.J., 2007. 19th century woodland structure controls stand-scale epiphyte diversity in present-day Scotland. *Diversity and distributions* 13 (1) : 84-91.
312. Brook B.W., Sodhi N.S. et Ng P.K., 2003. Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature* 424 (6947) : 420-423.
313. Piessens K. et Hermy M., 2006. Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt? *Biological Conservation* 132 (3) : 382-394.
314. Vellend M., Verheyen K., Jacquemyn H., Kolb A., Van Calster H., Peterken G. et Hermy M., 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87 (3) : 542-548.
315. Kolk J. et Naaf T., 2015. Herb layer extinction debt in highly fragmented temperate forests - Completely paid after 160 years? *Biological Conservation* 182 : 164-172.
316. Naaf T. et Kolk J., 2015. Colonization credit of post-agricultural forest patches in NE Germany remains 130-230 years after reforestation. *Biological Conservation* 182 : 155-163.
317. Basnou C., Vicente P., Espelta J.M. et Pino J., 2016. Of niche differentiation, dispersal ability and historical legacies: what drives woody community assembly in recent Mediterranean forests? *Oikos* 125 (1) : 107-116.
318. Sutherland W.J., Freckleton R.P., Godfray H.C.J., Beissinger S.R., Benton T., Cameron D.D., Carmel Y., Coomes D.A., Coulson T., Emmerson M.C., Hails R.S., Hays G.C., Hodgson D.J., Hutchings M.J., Johnson D., Jones J.P.G., Keeling M.J., Kokko H., Kunin W.E., Lambin X., Lewis O.T., Malhi Y., Mieszkowska N., Milner-Gulland E.J., Norris K., Phillimore A.B., Purves D.W., Reid J.M., Reuman D.C., Thompson K., Travis J.M.J., Turnbull L.A., Wardle D.A. et Wiegand T., 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101 (1) : 58-67.
319. Semper-Pascual A., Burton C., Baumann M., Decarre J., Gavier-Pizarro G., Gómez-Valencia B., Macchi L., Mastrangelo M.E., Pötzschner F., Zelaya P.V. et Kuemmerle T., 2021. How do habitat amount and habitat fragmentation drive time-delayed responses of biodiversity to land-use change? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288 (1942) : 20202466.
320. Roché J.E., Witté I., Comolet-Tirman J., Sibley J.-P., Cochet G., Deceuninck B., Frochot B., Guillot G., Mullet Y., Nicolau-Guillaumet P. et Oliosio G., 2016. Proposition de classification par l'habitat des oiseaux nicheurs de France. Test de l'influence du niveau typologique sur des diagnostics de tendances. *Alauda* 84 (2) : 111-144.
321. Garnier M., Bir J., Du Puy S., Derrière N., Dalmasso M., Wurpillot S., Colin A. et Benest F., 2018. La forêt française - Etat des lieux et évolutions récentes - Edition 2018. IGN.
322. ONF, 2018. Conservation de la biodiversité dans la gestion courante des forêts publiques. Instruction n° INS-18-T-97. Office National des Forêts. 18 p.
323. Maillet A., 2021. Biodiversité en forêt gérée par l'ONF. *H & B : la Revue d'Humanité et Biodiversité* 6 - spécial Forêt et Biodiversité : 133-141.
324. Larrieu L. et Gonin P., 2008. L'Indice de biodiversité potentielle (IBP) : Une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française* 60 (6) : 727-748.
325. Larrieu L., Gonin P. et Deconchat M., 2012. Le domaine d'application de l'indice de Biodiversité Potentielle (IBP). *Revue Forestière Française* 64 (5) : 701-710.
326. Gosselin F., Gosselin M. et Paillet Y., 2012. Suivre l'état de la biodiversité forestière : pourquoi ? Comment ? *Revue Forestière Française* 64 (5) : 683-700.
327. Paillet Y., 2017. Suivis nationaux de biodiversité en forêt en France : une lecture au travers des Variables Essentielles de Biodiversité. *Naturae* 2017 (6) : 1-11.
328. Corvol-Dessert A., 2021. Pratiques anciennes et biodiversité. *H & B : la Revue d'Humanité et Biodiversité* 6 - spécial Forêt et Biodiversité : 10-13.

329. Gosselin M., Bouget C., Archaux F., Paillet Y., Boulanger V., Debaive N. et Gosselin F., 2017. Projet GNB : synthèse des relations entre naturalité anthropique, naturalité biologique et biodiversité. *RDV Techniques ONF* 56 : 56-64.
330. Paillet Y., Pernot C., Boulanger V., Debaive N., Fuhr M., Gilg O. et Gosselin F., 2015. Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. *Forest Ecology and Management* 346 : 51-64.
331. Leidinger J., Weisser W.W., Kienlein S., Blaschke M., Jung K., Kozak J., Fischer A., Mosandl R., Michler B., Ehrhardt M., Zech A., Saler D., Graner M. et Seibold S., 2020. Formerly managed forest reserves complement integrative management for biodiversity conservation in temperate European forests. *Biological Conservation* 242 : 108437.
332. Janssen P., Fuhr M. et Bouget C., 2017. L'ancienneté n'est pas un déterminant majeur de la biodiversité dans les massifs forestiers des Préalpes du Nord [Forest continuity is not a major factor for biodiversity in the forests of the Northern Prealps]. *Revue Forestière Française* 69 (4-5) : 427-440.
333. Gibson L., Lee T.M., Koh L.P., Brook B.W., Gardner T.A., Barlow J., Peres C.A., Bradshaw C.J.A., Laurance W.F., Lovejoy T.E. et Sodhi N.S., 2014. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity (vol 478, pg 378, 2011). *Nature* 505 (7485) : 710-710.
334. Burivalova Z., Şekercioğlu Ç.H. et Koh L.P., 2014. Thresholds of logging intensity to maintain tropical forest biodiversity. *Current Biology* 24 (16) : 1893-1898.
335. Duguid M.C. et Ashton M.S., 2013. A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 303 : 81-90.
336. Bohada-Murillo M., Castaño-Villa G.J. et Fontúrbel F.E., 2020. The effects of forestry and agroforestry plantations on bird diversity: A global synthesis. *Land Degradation & Development* 31 (5) : 646-654.
337. Newbold T., Hudson L.N., Hill S.L.L., Contu S., Lysenko I., Senior R.A., Borger L., Bennett D.J., Choimes A., Collen B., Day J., De Palma A., Diaz S., Echeverria-Londono S., Edgar M.J., Feldman A., Garon M., Harrison M.L.K., Alhusseini T., Ingram D.J., Itescu Y., Kattge J., Kemp V., Kirkpatrick L., Kleyer M., Correia D.L.P., Martin C.D., Meiri S., Novosolov M., Pan Y., Phillips H.R.P., Purves D.W., Robinson A., Simpson J., Tuck S.L., Weiher E., White H.J., Ewers R.M., Mace G.M., Scharlemann J.P.W. et Purvis A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520 (7545) : 45-50.
338. Dieler J., Uhl E., Biber P., Müller J., Rötzer T. et Pretzsch H., 2017. Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *European Journal of Forest Research* 136 (4) : 739-766.
339. Chaudhary A., Burivalova Z., Koh L.P. et Hellweg S., 2016. Impact of forest management on species richness: global meta-analysis and economic trade-offs. *Scientific Reports* 6.
340. Gustafsson L., Baker S.C., Bauhus J., Beese W.J., Brodie A., Kouki J., Lindenmayer D.B., Löhmus A., Martínez Pastur G., Messier C., Neyland M., Palik B., Sverdrup-Thygeson A., Volney W.J.A., Wayne A. et Franklin J.F., 2012. Retention forestry to maintain multifunctional forests: a world perspective. *Bioscience* 62.
341. Putz F., Sist P., Fredericksen T. et Dykstra D., 2008. Reduced-impact logging: challenges and opportunities. *Forest Ecology and Management* 256 (7) : 1427-1433.
342. Günter S., Weber M., Stimm B. et Mosandl R., 2011. *Silviculture in the Tropics*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
343. Pereira H.M., Ziv G. et Miranda M., 2014. Countryside species–area relationship as a valid alternative to the matrix-calibrated species–area model. *Conservation Biology* 28 (3) : 874-876.
344. Pawson S.M., Brockerhoff E.G., Norton D.A. et Didham R.K., 2006. Clear-fell harvest impacts on biodiversity: past research and the search for harvest size thresholds. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 36 (4) : 1035-1046.
345. Gustafsson L., Kouki J. et Sverdrup-Thygeson A., 2010. Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: a review of ecological consequences. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25.
346. Lindenmayer D.B., Franklin J.F., Lohmus A., Baker S.C., Bauhus J., Beese W., Brodie A., Kiehl B., Kouki J., Pastur G.M., Messier C., Neyland M., Palik B., Sverdrup-Thygeson A., Volney J., Wayne A. et Gustafsson L., 2012. A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conservation Letters* 5 (6) : 421-431.
347. Kuuluvainen T., Tahvonen O. et Aakala T., 2012. Even-aged and uneven-aged forest management in Boreal Fennoscandia: a review. *Ambio* 41 (7) : 720-737.
348. Puettmann K.J., Wilson S.M., Baker S.C., Donoso P.J., Drössler L., Amente G., Harvey B.D., Knoke T., Lu Y., Nocentini S., Putz F.E., Yoshida T. et Bauhus J., 2015. Silvicultural alternatives to conventional even-aged forest management - what limits global adoption? *Forest Ecosystems* 2 (1) : 8.
349. Ammer C., Fichtner A., Fischer A., Gossner M.M., Meyer P., Seidl R., Thomas F.M., Annighofer P., Kreyling J., Ohse B., Berger U., Feldmann E., Haberle K.H., Heer K., Heinrichs S., Huth F., Kramer-Klement K., Molder A., Müller J., Mund M., Opgenoorth L., Schall P., Scherer-Lorenzen M., Seidel D., Vogt J. et Wagner S., 2018. Key ecological research questions for Central European forests. *Basic and Applied Ecology* 32 : 3-25.
350. Nolet P., Kneeshaw D., Messier C. et Beland M., 2018. Comparing the effects of even- and uneven-aged silviculture on ecological diversity and processes: A review. *Ecology and Evolution* 8 (2) : 1217-1226.

351. Schall P., Gossner M.M., Heinrichs S., Fischer M., Boch S., Prati D., Jung K., Baumgartner V., Blaser S., Böhm S., Buscot F., Daniel R., Goldmann K., Kaiser K., Kahl T., Lange M., Müller J., Overmann J., Renner S.C., Schulze E.-D., Sikorski J., Tschapka M., Türke M., Weisser W.W., Wemheuer B., Wubet T. et Ammer C., 2018. The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *Journal of Applied Ecology* 55 : 267-278.
352. Savilaakso S., Johansson A., Häkkinen M., Uusitalo A., Sandgren T., Mönkkönen M. et Puttonen P., 2021. What are the effects of even-aged and uneven-aged forest management on boreal forest biodiversity in Fennoscandia and European Russia? A systematic review. *Environmental Evidence* 10 (1) : 1.
353. Messier C., Puettmann K., Chazdon R., Andersson K.P., Angers V.A., Brotons L., Filotas E., Tittler R., Parrott L. et Levin S.A., 2015. From management to stewardship: viewing forests as complex adaptive systems in an uncertain world. *Conservation Letters* 8 (5) : 368-377.
354. MacArthur R.H. et MacArthur J.W., 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42 (3) : 594-598.
355. Wilson S.D., 2000. Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. In : *The ecological consequences of environmental heterogeneity*, Hutchings M.J., John E.A. et Stewart J.A. (Eds). Blackwell Science, Oxford, p. 53-69.
356. Allouche O., Kalyuzhny M., Moreno-Rueda G., Pizarro M. et Kadmon R., 2012. Area–heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (43) : 17495-17500.
357. Stein A., Gerstner K. et Kreft H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17 (7) : 866-880.
358. Chase J.M. et Knight T.M., 2013. Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity: why standardised sampling is not enough. *Ecology Letters* 16 (s1) : 17-26.
359. Kropp B.R. et Albee S., 1996. The effects of silvicultural treatments on occurrence of mycorrhizal sporocarps in a Pinus contorta forest: a preliminary study. *Biological Conservation* 78 (3) : 313-318.
360. Spinelli R., Magagnotti N. et Nati C., 2010. Benchmarking the impact of traditional small-scale logging systems used in Mediterranean forestry. *Forest Ecology and Management* 260 (11) : 1997-2001.
361. Wang X., Burns D.A., Yanai R.D., Briggs R.D. et Germain R.H., 2006. Changes in stream chemistry and nutrient export following a partial harvest in the Catskill Mountains, New York, USA. *Forest Ecology and Management* 223 (1-3) : 103-112.
362. Nolet P. et Beland M., 2017. Long-term susceptibility of even- and uneven-aged northern hardwood stands to partial windthrow. *Forests* 8 (4).
363. Bardat J. et Aubert M., 2007. Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation* 139 (1) : 47-66.
364. Latty E.F., Werner S.M., Mladenoff D.J., Raffa K.F. et Sickley T.A., 2006. Response of ground beetle (Carabidae) assemblages to logging history in northern hardwood–hemlock forests. *Forest Ecology and Management* 222 (1-3) : 335-347.
365. Homyack J.A. et Haas C.A., 2009. Long-term effects of experimental forest harvesting on abundance and reproductive demography of terrestrial salamanders. *Biological Conservation* 142 (1) : 110-121.
366. Hocking D.J., Connette G.M., Conner C.A., Scheffers B.R., Pittman S.E., Peterman W.E. et Semlitsch R.D., 2013. Effects of experimental forest management on a terrestrial, woodland salamander in Missouri. *Forest Ecology and Management* 287 : 32-39.
367. Monnot J.-G., 1987. Les actions diverses financées par le Fonds forestier national. *Revue Forestière Française* 39 (n° spécial) : 137-140.
368. Augusto L., De Schrijver A., Vesterdal L., Smolander A., Prescott C. et Ranger J., 2015. Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews* 90 (2) : 444-466.
369. Cavard X., Macdonald S.E., Bergeron Y. et Chen H.Y., 2011. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environmental Reviews* 19 (NA) : 142-161.
370. Sobek S., Goßner M.M., Scherber C., Steffan-Dewenter I. et Tschardt T., 2009. Tree diversity drives abundance and spatiotemporal β -diversity of true bugs (Heteroptera). *Ecological Entomology* 34 (6) : 772-782.
371. Ampoorter E., Barbaro L., Jactel H., Baeten L., Boberg J., Carnol M., Castagneyrol B., Charbonnier Y., Dawud S.M., Deconchat M., Smedt P.D., Wandeler H.D., Guyot V., Hättenschwiler S., Joly F.-X., Koricheva J., Milligan H., Muys B., Nguyen D., Ratcliffe S., Raulund-Rasmussen K., Scherer-Lorenzen M., van der Plas F., Keer J.V., Verheyen K., Vesterdal L. et Allan E., 2020. Tree diversity is key for promoting the diversity and abundance of forest-associated taxa in Europe. *Oikos* 129 (2) : 133-146.
372. Vallet P. et Pérot T., 2011. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: Evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science* 22 (5) : 932-942.
373. Perot T. et Picard N., 2012. Mixture enhances productivity in a two-species forest: Evidence from a modeling approach. *Ecological Research* 27 (1) : 83-94.

374. Lübke T., Schuldt B., Coners H. et Leuschner C., 2016. Species diversity and identity effects on the water consumption of tree sapling assemblages under ample and limited water supply. *Oikos* 125 (1) : 86-97.
375. Steckel M., del Río M., Heym M., Aldea J., Bielak K., Brazaitis G., Černý J., Coll L., Collet C., Ehbrecht M., Jansons A., Nothdurft A., Pach M., Pardos M., Ponette Q., Reventlow D.O.J., Sitko R., Svoboda M., Vallet P., Wolff B. et Pretzsch H., 2020. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management* 461 : 117908.
376. Brandtberg P.O. et Lundkvist H., 2004. Does an admixture of *Betula* species in *Picea abies* stands increase organic matter quality and nitrogen release? *Scandinavian Journal of Forest Research* 19 (2) : 127-141.
377. Koricheva J., Vehviläinen H., Riihimäki J., Ruohomäki K., Kaitaniemi P. et Ranta H., 2006. Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: myth or reality? *Canadian Journal of Forest Research* 36 (2) : 324-336.
378. Jactel H. et Brockerhoff E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10 (9) : 835-848.
379. Zilliox C. et Gosselin F., 2014. Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space. *Forest Ecology and Management* 321 : 105-116.
380. Toigo M., Vallet P., Perot T., Bontemps J.D., Piedallu C. et Courbaud B., 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology* 103 (2) : 502-512.
381. Parrotta J.A., 1999. Productivity, nutrient cycling, and succession in single- and mixed-species plantations of *Casuarina equisetifolia*, *Eucalyptus robusta*, and *Leucaena leucocephala* in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 124 (1) : 45-77.
382. Simmons E.A. et Buckley G.P., 1992. Ground vegetation under planted mixtures of trees. In : *The ecology of mixed-species stands of trees*, Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds). Blackwell Scientific Pub, Oxford (UK), p. 211-231.
383. Vehviläinen H., Koricheva J. et Ruohomäki K., 2008. Effects of stand tree species composition and diversity on abundance of predatory arthropods. *Oikos* 117 (6) : 935-943.
384. Migge S., Maraun M., Scheu S. et Schaefer M., 1998. The oribatid mite community (Acarina) of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Applied Soil Ecology* 9 (1-3) : 115-121.
385. Scheu S., Albers D., Alpei J., Buryan R., Klages U., Migge S., Platner C. et Salamon J.A., 2003. The soil fauna community in pure and mixed stands of beech and spruce of different age: Trophic structure and structuring forces. *Oikos* 101 (2) : 225-238.
386. Oxbrough A., French V., Irwin S., Kelly T.C., Smiddy P. et O'Halloran J., 2012. Can mixed species stands enhance arthropod diversity in plantation forests? *Forest Ecology and Management* 270 : 11-18.
387. Cavard X., Bergeron Y., Chen H.Y. et Paré D., 2011. Effect of forest canopy composition on soil nutrients and dynamics of the understorey: Mixed canopies serve neither vascular nor bryophyte strata. *Journal of Vegetation Science* 22 (6) : 1105-1119.
388. Korboulewsky N., Perez G. et Chauvat M., 2016. How tree diversity affects soil fauna diversity: a review. *Soil Biology and Biochemistry* 94 : 94-106.
389. Smith K.W., 1992. Bird populations: effects of tree species mixtures. In : *The ecology of mixed-species stands of trees*, Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds). Blackwell Scientific Pub, Oxford (UK) p. 233-242.
390. Gosselin M., Fourcin D., Dumas Y., Gosselin F., Korboulewsky N., Toigo M. et Vallet P., 2017. Influence of forest tree species composition on bryophytic diversity in mixed and pure pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stands. *Forest Ecology and Management* 406 : 318-329.
391. Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and human well-being: synthesis. Island Press, Washington DC. 137 p.
392. Vicente-Serrano S.M., Quiring S.M., Peña-Gallardo M., Yuan S. et Domínguez-Castro F., 2020. A review of environmental droughts: Increased risk under global warming? *Earth-Science Reviews* 201 : 102953.
393. Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.H., Allard G., Running S.W., Semerci A. et Cobb N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259 (4) : 660-684.
394. Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogée J., Allard V., Aubinet M., Buchmann N., Bernhofer C., Carrara A., Chevallier F., De Noblet N., Friend A.D., Friedlingstein P., Grünwald T., Heinesch B., Keronen P., Knohl A., Krinner G., Loustau D., Manca G., Matteucci G., Miglietta F., Ourcival J.M., Papale D., Pilegaard K., Rambal S., Seufert G., Soussana J.F., Sanz M.J., Schulze E.D., Vesala T. et Valentini R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437 (7058) : 529-533.
395. Commission Européenne, 2018. Parvenir à la neutralité climatique d'ici 2050. 19 p.
396. Forest Europe, 2020. State of Europe's forests 2020. Unece, FAO. 394 p.
397. Nabuurs G.-J., Lindner M., Verkerk P.J., Gunia K., Deda P., Michalak R. et Grassi G., 2013. First signs of carbon sink saturation in European forest biomass. *Nature Climate Change* 3 (9) : 792-796.
398. Kauppi P.E., Mielikäinen K. et Kuusela K., 1992. Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990. *Science* 256 (5053) : 70-74.

399. Nabuurs G.-J., Schelhaas M.-J., Mohren G.M.J. et Field C.B., 2003. Temporal evolution of the European forest sector carbon sink from 1950 to 1999. *Global Change Biology* 9 (2) : 152-160.
400. Ciais P., Schelhaas M.J., Zaehle S., Piao S.L., Cescatti A., Liski J., Luysaert S., Le-Maire G., Schulze E.D., Bouriaud O., Freibauer A., Valentini R. et Nabuurs G.J., 2008. Carbon accumulation in European forests. *Nature Geoscience* 1 (7) : 425-429.
401. Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Phillips O.L., Shvidenko A., Lewis S.L., Canadell J.G., Ciais P., Jackson R.B., Pacala S.W., McGuire A.D., Piao S., Rautiainen A., Sitch S. et Hayes D., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333 (6045) : 988-993.
402. Büntgen U., Krusic P.J., Piermattei A., Coomes D.A., Esper J., Myglan V.S., Kirilyanov A.V., Camarero J.J., Crivellaro A. et Körner C., 2019. Limited capacity of tree growth to mitigate the global greenhouse effect under predicted warming. *Nature Communications* 10 (1) : 2171.
403. Valade A., Bellassen V., Magand C. et Luysaert S., 2017. Sustaining the sequestration efficiency of the European forest sector. *Forest Ecology and Management* 405 : 44-55.
404. Pingoud K., Pohjola J. et Valsta L., 2010. Assessing the integrated climatic impacts of forestry and wood products. *Silva Fennica* 44 (1) : 155-175.
405. Perez-Garcia J., Lippke B., Comnick J. et Manriquez C., 2005. An assessment of carbon pools, storage, and wood products market substitution using life-cycle analysis results. *Wood and Fiber Science* 37 : 140-148.
406. Nabuurs G.-J., Arets E.J.M.M. et Schelhaas M.-J., 2018. Understanding the implications of the EU-LULUCF regulation for the wood supply from EU forests to the EU. *Carbon Balance and Management* 13 (1) : 18.
407. Pendrill F., Persson U.M., Godar J., Kastner T., Moran D., Schmidt S. et Wood R., 2019. Agricultural and forestry trade drives large share of tropical deforestation emissions. *Global Environmental Change* 56 : 1-10.
408. Blattert C., Lemm R., Thürig E., Stadelmann G., Brändli U.-B. et Temperli C., 2020. Long-term impacts of increased timber harvests on ecosystem services and biodiversity: A scenario study based on national forest inventory data. *Ecosystem Services* 45 : 101150.
409. Chenost C. et Rubio M., 2008. Forêt, bois énergie, bois matériau et carbone. *RDV Techniques ONF* 20 : 41-43.
410. Rossi M., André J. et Vallauri D., 2015. Le carbone forestier en mouvements. Éléments de réflexion pour une politique maximisant les atouts du bois. REFORA, Lyon. 40 p.
411. Vallet P., 2008. Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction puits de carbone des peuplements forestiers. *Forêt Wallonne* (95) : 38-57.
412. Leturcq P., 2011. La neutralité carbone du bois énergie : un concept trompeur? *Revue forestière française* 63 (6) : 723-734.
413. Vallet P., 2005. Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction 'puits de carbone' des peuplements forestiers. Modélisation et simulation à l'échelle de la parcelle. Thèse de Doctorat, Sciences Forestières, ENGREF Paris, 190 p.
414. Hofer P., Taverna R., Werner F., Kaufmann E. et Thürig E., 2007. The CO2 effects of the Swiss forestry and timber industry: scenarios of future potential for climate-change mitigation. Federal Office for the Environment (FOEN), Bern.
415. Roux A., Dhôte J.-F., Bastick C., Colin A., Bailly A., Bastien J.-C., Berthelot A., Bréda N., Caurla S., Carnus J.-M., Gardiner B., Jactel H., Leban J.-M., Lobianco A., Loustau D., Marçais B., MARTEL S., Meredieu C., Moisy C., Pâques L., Deshors-Picart D., Rigolot E., Saint-André L. et Schmitt B., 2017. Quel rôle pour les forêts et la filière forêt-bois françaises dans l'atténuation du changement climatique ? Une étude des freins et leviers forestiers à l'horizon 2050. INRA, IGN, Paris, France. 97 p.
416. Vial E., 2019. L'effet de substitution : des économies d'émissions de CO₂ en remplaçant les matériaux et énergies dominants par le bois. *Forêt Entreprise* (245) : 72-74.
417. du Bus de Warnaffe G. et Angerand S., 2020. Gestion forestière et changement climatique. Une nouvelle approche de la stratégie nationale d'atténuation. Canopée forêts vivantes, FERN, Les Amis de la Terre France. 84 p.
418. Valade A., Bellassen V., Luysaert S., Vallet P. et Njakou Djomo S., 2017. Bilan carbone de la ressource forestière française - Projections du puits de carbone de la filière forêt-bois française et incertitude sur ses déterminants. Auto-saisine. 66 p.
419. Schulze E.D., Korner C.I., Law B.E., Haberl H. et Luysaert S., 2012. Large-scale bioenergy from additional harvest of forest biomass is neither sustainable nor greenhouse gas neutral. *Global Change Biology Bioenergy* 4 (6) : 611-616.
420. Serman J.D., Siegel L. et Rooney-Varga J.N., 2018. Does replacing coal with wood lower CO₂ emissions? Dynamic lifecycle analysis of wood bioenergy. *Environmental Research Letters* 13 (1) : 015007.
421. Prisley S.P., Gaudreault C., Lamers P., Stewart W., Miner R., Junginger H.M., Oneil E., Malmshiemer R. et Volk T.A., 2018. Comment on 'Does replacing coal with wood lower CO₂ emissions? Dynamic lifecycle analysis of wood bioenergy'. *Environmental Research Letters* 13 (12) : 128002.
422. Rubio M., 2008. Forêt et cycle du carbone. *RDV Techniques ONF* 20 : 30-34.
423. Leturcq P., 2014. Wood preservation (carbon sequestration) or wood burning (fossil-fuel substitution), which is better for mitigating climate change? *Annals of Forest Science* 71 (2) : 117-124.

424. Searchinger T.D., Beringer T., Holtzmark B., Kammen D.M., Lambin E.F., Lucht W., Raven P. et van Ypersele J.-P., 2018. Europe's renewable energy directive poised to harm global forests. *Nature Communications* 9 (1) : 3741.
425. Zanchi G., Pena N. et Bird N., 2012. Is woody bioenergy carbon neutral? A comparative assessment of emissions from consumption of woody bioenergy and fossil fuel. *GCB Bioenergy* 4 (6) : 761-772.
426. Smyth C.E., Stinson G., Neilson E., Lemprière T.C., Hafer M., Rampley G.J. et Kurz W.A., 2014. Quantifying the biophysical climate change mitigation potential of Canada's forest sector. *Biogeosciences* 11 (13) : 3515-3529.
427. Pelletier C., 2017. Analyse environnementale et économique des filières bois-énergie. Thèse de Doctorat, Université de Lorraine, 199 p.
428. Hudiburg T.W., Law B.E., Wirth C. et Luysaert S., 2011. Regional carbon dioxide implications of forest bioenergy production. *Nature Climate Change* 1 (8) : 419-423.
429. McKechnie J., Colombo S., Chen J., Mabee W. et MacLean H.L., 2011. Forest bioenergy or forest carbon? Assessing trade-offs in greenhouse gas mitigation with wood-based fuels. *Environmental Science & Technology* 45 (2) : 789-795.
430. Mitchell S.R., Harmon M.E. et O'Connell K.E.B., 2012. Carbon debt and carbon sequestration parity in forest bioenergy production. *GCB Bioenergy* 4 (6) : 818-827.
431. Holtzmark B., 2012. Harvesting in boreal forests and the biofuel carbon debt. *Climatic Change* 112 (2) : 415-428.
432. Bernier P. et Paré D., 2013. Using ecosystem CO₂ measurements to estimate the timing and magnitude of greenhouse gas mitigation potential of forest bioenergy. *GCB Bioenergy* 5 (1) : 67-72.
433. Holtzmark B., 2013. The outcome is in the assumptions: analyzing the effects on atmospheric CO₂ levels of increased use of bioenergy from forest biomass. *GCB Bioenergy* 5 (4) : 467-473.
434. Laganière J., Paré D., Thiffault E. et Bernier P.Y., 2017. Range and uncertainties in estimating delays in greenhouse gas mitigation potential of forest bioenergy sourced from Canadian forests. *GCB Bioenergy* 9 (2) : 358-369.
435. Booth M.S., 2018. Not carbon neutral: Assessing the net emissions impact of residues burned for bioenergy. *Environmental Research Letters* 13 (3) : 035001.
436. Valade A., Luysaert S., Vallet P., Njakou Djomo S., Jesus Van Der Kellen I. et Bellassen V., 2018. Carbon costs and benefits of France's biomass energy production targets. *Carbon Balance and Management* 13 (1) : 26.
437. Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Johnson D.W., Minkkinen K. et Byrne K.A., 2007. How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma* 137 (3) : 253-268.
438. Buchholz T., Friedland A.J., Hornig C.E., Keeton W.S., Zanchi G. et Nunery J., 2014. Mineral soil carbon fluxes in forests and implications for carbon balance assessments. *GCB Bioenergy* 6 (4) : 305-311.
439. Achat D.L., Fortin M., Landmann G., Ringeval B. et Augusto L., 2015. Forest soil carbon is threatened by intensive biomass harvesting. *Scientific Reports* 5 (1) : 15991.
440. Mayer M., Prescott C.E., Abaker W.E.A., Augusto L., Cécillon L., Ferreira G.W.D., James J., Jandl R., Katzensteiner K., Laclau J.-P., Laganière J., Nouvellon Y., Paré D., Stanturf J.A., Vanguelova E.I. et Vesterdal L., 2020. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management* 466 : 118127.
441. Augusto L., Saint-André L., Bureau F., Derrien D., Pousse N. et Cécillon L., 2019. Séquestration de carbone organique dans les sols forestiers : impacts de la gestion sylvicole. *Forêt Entreprise* 245 : 62-66.
442. Nave L.E., Vance E.D., Swanston C.W. et Curtis P.S., 2010. Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 259 (5) : 857-866.
443. James J. et Harrison R., 2016. The effect of harvest on forest soil carbon: a meta-analysis. *Forests* 7 (12) : 308.
444. Gershenson A. et Barsimantov J., 2010. Accounting for carbon in soils. *Climate Action Reserve White Paper* : 47.
445. Tang J., Bolstad P.V. et Martin J.G., 2009. Soil carbon fluxes and stocks in a Great Lakes forest chronosequence. *Global Change Biology* 15 (1) : 145-155.
446. Mund M. et Schulze E.-D., 2006. Impacts of forest management on the carbon budget of European beech (*Fagus sylvatica*) forests. *Allgemeine Forst-und Jagdzeitung* 177 (3-4) : 47-63.
447. Luysaert S., Schulze E.D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B.E., Ciais P. et Grace J., 2008. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455 (7210) : 213-215.
448. Lewis S.L., Lopez-Gonzalez G., Sonké B., Affum-Baffoe K., Baker T.R., Ojo L.O., Phillips O.L., Reitsma J.M., White L., Comiskey J.A., K M.-N.D., Ewango C.E.N., Feldpausch T.R., Hamilton A.C., Gloor M., Hart T., Hladik A., Lloyd J., Lovett J.C., Makana J.-R., Malhi Y., Mbago F.M., Ndangalasi H.J., Peacock J., Peh K.S.H., Sheil D., Sunderland T., Swaine M.D., Taplin J., Taylor D., Thomas S.C., Votere R. et Wöll H., 2009. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature* 457 (7232) : 1003-1006.
449. Nunery J.S. et Keeton W.S., 2010. Forest carbon storage in the northeastern United States: Net effects of harvesting frequency, post-harvest retention, and wood products. *Forest Ecology and Management* 259 (8) : 1363-1375.

450. Keith H., Lindenmayer D., Mackey B., Blair D., Carter L., McBurney L., Okada S. et Konishi-Nagano T., 2014. Managing temperate forests for carbon storage: impacts of logging versus forest protection on carbon stocks. *Ecosphere* 5 (6) : art75.
451. Dupouey J.L., Pignard G., Badeau V., Thimonier A., Dhôte J.F., Nepveu G., Bergès L., Augusto L., Belkacem S. et Nys C., 2000. Stocks et flux de carbone dans les forêts françaises. *Revue Forestière Française* 52 (n° spécial) : 139-154.
452. Keith H., Lindenmayer D., Macintosh A. et Mackey B., 2015. Under what circumstances do wood products from native forests benefit climate change mitigation? *PLOS ONE* 10 (10) : e0139640.
453. Stephenson N.L., Das A.J., Condit R., Russo S.E., Baker P.J., Beckman N.G., Coomes D.A., Lines E.R., Morris W.K., Rüger N., Álvarez E., Blundo C., Bunyavejchewin S., Chuyong G., Davies S.J., Duque Á., Ewango C.N., Flores O., Franklin J.F., Grau H.R., Hao Z., Harmon M.E., Hubbell S.P., Kenfack D., Lin Y., Makana J.R., Malizia A., Malizia L.R., Pabst R.J., Pongpattananurak N., Su S.H., Sun I.F., Tan S., Thomas D., van Mantgem P.J., Wang X., Wiser S.K. et Zavala M.A., 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature* 507 (7490) : 90-93.
454. Tang J., Luysaert S., Richardson A.D., Kutsch W. et Janssens I.A., 2014. Steeper declines in forest photosynthesis than respiration explain age-driven decreases in forest growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (24) : 8856-8860.
455. Coomes D.A., Holdaway R.J., Kobe R.K., Lines E.R. et Allen R.B., 2012. A general integrative framework for modelling woody biomass production and carbon sequestration rates in forests. *Journal of Ecology* 100 (1) : 42-64.
456. Vilen T., Gunia K., Verkerk P.J., Seidl R., Schelhaas M.J., Lindner M. et Bellassen V., 2012. Reconstructed forest age structure in Europe 1950-2010. *Forest Ecology and Management* 286 : 203-218.
457. Bontemps J.-D., Denardou A., Hervé J.-C., Bir J. et Dupouey J.-L., 2020. Unprecedented pluri-decennial increase in the growing stock of French forests is persistent and dominated by private broadleaved forests. *Annals of Forest Science* 77 (4) : 98.
458. Audinot T., Wernsdörfer H. et Bontemps J.-D., 2020. Ancient forest statistics provide centennial perspective over the status and dynamics of forest area in France. *Annals of Forest Science* 77 (3) : 77.
459. Picard O., Robert N., Rubio M. et Toppan E., 2008. Forêt et carbone : les forestiers s'impliquent. *RDV Techniques ONF* 20 : 44-47.
460. Lallemand F. et Guérin A.-J., 2017. Quel avenir pour la forêt européenne face au changement climatique et à l'objectif de neutralité carbone ? *Revue Forestière Française* 69 (3) : 259-271.
461. Colin A. et Thivolle-Cazat A., 2016. Disponibilités forestières pour l'énergie et les matériaux à l'horizon 2035. ADEME, IGN, FCBA, COPACEL. 91 p.
462. Achat D.L., Deleuze C., Landmann G., Pousse N., Ranger J. et Augusto L., 2015. Quantifying consequences of removing harvesting residues on forest soils and tree growth – A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 348 : 124-141.
463. Bouget C., Gosselin M., Gosselin F. et Bergès L., 2009. Conséquences de l'augmentation des prélèvements de biomasse ligneuse pour la biodiversité forestière : chap. 7. In : *Bio2 - Biomasse et Biodiversité Forestière - Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière: implications pour la biodiversité et les ressources naturelles*, Landmann G., Gosselin F. et Bonhême I. (Eds). GIP Ecofor, Paris, p. 73-87.
464. Bouget C., Lassaue A. et Jonsell M., 2012. Effects of fuelwood harvesting on biodiversity - a review focused on the situation in Europe. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 42 (8) : 1421-1432.
465. IUCN, 2015. Bois-énergie et biodiversité forestière, Paris, France. 55 p.
466. Jaupart N., 2021. La contribution du bois-énergie à la transition énergétique, impact sur la forêt. *H & B : la Revue d'Humanité et Biodiversité* 6 - spécial Forêt et Biodiversité : 244-254.
467. Palahí M., Valbuena R., Senf C., Acil N., Pugh T.A.M., Sadler J., Seidl R., Potapov P., Gardiner B., Hetemäki L., Chirici G., Francini S., Hlásny T., Lerink B.J.W., Olsson H., González Olabarria J.R., Ascoli D., Asikainen A., Bauhus J., Berndes G., Donis J., Fridman J., Hanewinkel M., Jactel H., Lindner M., Marchetti M., Marušák R., Sheil D., Tomé M., Trasobares A., Verkerk P.J., Korhonen M. et Nabuurs G.-J., 2021. Concerns about reported harvests in European forests. *Nature* 592 (7856) : E15-E17.
468. Wernick I.K., Ciais P., Fridman J., Högberg P., Korhonen K.T., Nordin A. et Kauppi P.E., 2021. Quantifying forest change in the European Union. *Nature* 592 (7856) : E13-E14.
469. Seidl R., Schelhaas M.-J., Rammer W. et Verkerk P.J., 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change* 4 (9) : 806-810.
470. Picard N., Leban J.-M., Guehl J.-M., Dreyer E., Bouriaud O., Bontemps J.-D., Landmann G., Colin A., Peyron J.-L. et Marty P., 2021. Recent increase in European forest harvests as based on area estimates (Ceccherini et al. 2020a) not confirmed in the French case. *Annals of Forest Science* 78 (1) : 9.
471. Ceccherini G., Duveiller G., Grassi G., Lemoine G., Avitabile V., Pilli R. et Cescatti A., 2021. Reply to Wernick, I. K. et al.; Palahí, M. et al. *Nature* 592 (7856) : E18-E23.
472. Senf C. et Seidl R., 2021. Mapping the forest disturbance regimes of Europe. *Nature Sustainability* 4 (1) : 63-70.

473. Pichancourt J.-B., Firm J., Chadès I. et Martin T.G., 2014. Growing biodiverse carbon-rich forests. *Global Change Biology* 20 (2) : 382-393.
474. Di Marco M., Watson J.E.M., Currie D.J., Possingham H.P. et Venter O., 2018. The extent and predictability of the biodiversity–carbon correlation. *Ecology Letters* 21 (3) : 365-375.
475. Strassburg B.B.N., Kelly A., Balmford A., Davies R.G., Gibbs H.K., Lovett A., Miles L., Orme C.D.L., Price J., Turner R.K. et Rodrigues A.S.L., 2010. Global congruence of carbon storage and biodiversity in terrestrial ecosystems. *Conservation Letters* 3 (2) : 98-105.
476. Boysen L.R., Lucht W. et Gerten D., 2017. Trade-offs for food production, nature conservation and climate limit the terrestrial carbon dioxide removal potential. *Global Change Biology* 23 (10) : 4303-4317.
477. Bustamante M.M.C., Roitman I., Aide T.M., Alencar A., Anderson L.O., Aragão L., Asner G.P., Barlow J., Berenguer E., Chambers J., Costa M.H., Fanin T., Ferreira L.G., Ferreira J., Keller M., Magnusson W.E., Morales-Barquero L., Morton D., Ometto J.P.H.B., Palace M., Peres C.A., Silvério D., Trumbore S. et Vieira I.C.G., 2016. Toward an integrated monitoring framework to assess the effects of tropical forest degradation and recovery on carbon stocks and biodiversity. *Global Change Biology* 22 (1) : 92-109.
478. Ferreira J., Lennox G.D., Gardner T.A., Thomson J.R., Berenguer E., Lees A.C., Mac Nally R., Aragão L.E.O.C., Ferraz S.F.B., Louzada J., Moura N.G., Oliveira V.H.F., Pardini R., Solar R.R.C., Vieira I.C.G. et Barlow J., 2018. Carbon-focused conservation may fail to protect the most biodiverse tropical forests. *Nature Climate Change* 8 (8) : 744-749.
479. Lecina-Diaz J., Alvarez A., Regos A., Drapeau P., Paquette A., Messier C. et Retana J., 2018. The positive carbon stocks–biodiversity relationship in forests: co-occurrence and drivers across five subclimates. *Ecological Applications* 28 (6) : 1481-1493.
480. Sabatini F.M., de Andrade R.B., Paillet Y., Ódor P., Bouget C., Campagnaro T., Gosselin F., Janssen P., Mattioli W., Nascimbene J., Sitzia T., Kuemmerle T. et Burrascano S., 2019. Trade-offs between carbon stocks and biodiversity in European temperate forests. *Global Change Biology* 25 (2) : 536-548.
481. Evans P.M., Newton A.C., Cantarello E., Martin P., Sanderson N., Jones D.L., Barsoum N., Cottrell J.E., A'Hara S.W. et Fuller L., 2017. Thresholds of biodiversity and ecosystem function in a forest ecosystem undergoing dieback. *Scientific Reports* 7 (1) : 6775.
482. Deere N.J., Guillera-Arroita G., Baking E.L., Bernard H., Pfeifer M., Reynolds G., Wearn O.R., Davies Z.G. et Struebig M.J., 2018. High carbon stock forests provide co-benefits for tropical biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 55 (2) : 997-1008.
483. Edwards D.P., Gilroy J.J., Woodcock P., Edwards F.A., Larsen T.H., Andrews D.J.R., Derhe M.A., Docherty T.D.S., Hsu W.W., Mitchell S.L., Ota T., Williams L.J., Laurance W.F., Hamer K.C. et Wilcove D.S., 2014. Land-sharing versus land-sparing logging: reconciling timber extraction with biodiversity conservation. *Global Change Biology* 20 (1) : 183-191.
484. Law E.A., Bryan B.A., Meijaard E., Mallawaarachchi T., Struebig M.J., Watts M.E. et Wilson K.A., 2017. Mixed policies give more options in multifunctional tropical forest landscapes. *Journal of Applied Ecology* 54 (1) : 51-60.
485. Reside A.E., VanDerWal J. et Moran C., 2017. Trade-offs in carbon storage and biodiversity conservation under climate change reveal risk to endemic species. *Biological Conservation* 207 : 9-16.
486. Schall P., Schulze E.-D., Fischer M., Ayasse M. et Ammer C., 2018. Relations between forest management, stand structure and productivity across different types of Central European forests. *Basic and Applied Ecology* 32 : 39-52.
487. Bouget C., Parmain G., Gilg O., Noblecourt T., Nusillard B., Paillet Y., Pernot C., Larrieu L. et Gosselin F., 2014. Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation* 17 (4) : 342-353.
488. Blattert C., Lemm R., Thees O., Hansen J., Lexer M.J. et Hanewinkel M., 2018. Segregated versus integrated biodiversity conservation: Value-based ecosystem service assessment under varying forest management strategies in a Swiss case study. *Ecological Indicators* 95 : 751-764.
489. Gutsch M., Lasch-Born P., Kollas C., Suckow F. et Reyer C.P.O., 2018. Balancing trade-offs between ecosystem services in Germany's forests under climate change. *Environmental Research Letters* 13 (4) : 045012.
490. Lafond V., Cordonnier T., Mao Z. et Courbaud B., 2017. Trade-offs and synergies between ecosystem services in uneven-aged mountain forests: evidences using Pareto fronts. *European Journal of Forest Research* 136 (5) : 997-1012.
491. Langner A., Irauschek F., Perez S., Pardos M., Zlatanov T., Öhman K., Nordström E.-M. et Lexer M.J., 2017. Value-based ecosystem service trade-offs in multi-objective management in European mountain forests. *Ecosystem Services* 26 : 245-257.
492. Mina M., Bugmann H., Cordonnier T., Irauschek F., Klopčič M., Pardos M. et Cailleret M., 2017. Future ecosystem services from European mountain forests under climate change. *Journal of Applied Ecology* 54 (2) : 389-401.
493. Bastin J.-F., Finegold Y., Garcia C., Mollicone D., Rezende M., Routh D., Zohner C.M. et Crowther T.W., 2019. The global tree restoration potential. *Science* 365 (6448) : 76-79.
494. Lewis S., Wheeler C., Mitchard E. et Koch A., 2019. Restoring natural forests is the best way to remove atmospheric carbon. *Nature* 568 (7750) : 25-28.
495. Griscom B.W., Adams J., Ellis P.W., Houghton R.A., Lomax G., Miteva D.A., Schlesinger W.H., Shoch D., Siikamäki J.V., Smith P., Woodbury P., Zganjar C., Blackman A., Campari J., Conant R.T., Delgado C., Elias P., Gopalakrishna T., Hamsik

- M.R., Herrero M., Kiesecker J., Landis E., Laestadius L., Leavitt S.M., Minnemeyer S., Polasky S., Potapov P., Putz F.E., Sanderman J., Silvius M., Wollenberg E. et Fargione J., 2017. Natural climate solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (44) : 11645-11650.
496. Pörtner H.O., Scholes R.J., Agard J., Archer E., Arneeth A., Bai X., Barnes D., Burrows M., Chan L., Cheung W.L., Diamond S., Donatti C., Duarte C., Eisenhauer N., Foden W., Gasalla M., Handa C., Hickler T., Hoegh-Guldberg O., Ichii K., Jacob U., Insarov G., Kiessling W., Leadley P., Leemans R., Levin L., Lim M., Maharaj S., Managi S., Marquet P., McElwee P., Midgley G., Oberdorff T., Obura D., Osman E., Pandit R., Pascual U., Pires A.P.F., Popp A., Reyes-García V., Sankaran M., Settele J., Shin Y.J., Sintayehu D.W., Smith P., Steiner N., Strassburg B., Sukumar R., Trisos C., Val A.L., Wu J., Aldrian E., Parmesan C., Pichs-Madruga R., Roberts D.C., Rogers A.D., Díaz S., Fischer M., Hashimoto S., Lavorel S., Wu N. et Ngo H.T., 2021. IPBES-IPCC co-sponsored workshop report on biodiversity and climate change. IPBES, IPCC, Bonn, Germany. 28 p.
497. Hermy M. et 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 (3) : 361-371.
498. Bergès L. et Dupouey J.-L., 2021. Historical ecology and ancient forests: Progress, conservation issues and scientific prospects, with some examples from the French case. *Journal of Vegetation Science* 32 (1) : e12846.
499. Burst M., Chauchard S., Dupouey J.L. et Amiaud B., 2017. Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest-grassland interface. *Journal of Vegetation Science* 28 (3) : 515-526.
500. Burst M., Chauchard S., Dambrine E., Dupouey J.-L. et Amiaud B., 2020. Distribution of soil properties along forest-grassland interfaces: Influence of permanent environmental factors or land-use after-effects? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 289 : 106739.
501. Saatkamp A., Henry F. et Dutoit T., 2021. Romans shape today's vegetation and soils: two millennia of land-use legacy dynamics in Mediterranean grasslands. *Ecosystems* 24 : 1268-1280.
502. Moore P.D., 1975. Identifying ancient forest. *Nature* 253 (5490) : 313-314.
503. Daubigny A., 1983. Microtoponymy, archaeology and ancient forests of Saint-Aubin - An archaeological investigation of land cultivation. *Revue Archéologique de l'Est et du Centre-Est* 34 (3-4) : 221-246.
504. Whitney G.G., 1987. An ecological history of the Great-Lakes forest of Michigan. *Journal of Ecology* 75 (3) : 667-684.
505. Dale V.H., Mann L.K., Olson R.J., Johnson D.W. et Dearstone K.C., 1990. The long-term influence of past land-use on the Walker Branch forest. *Landscape Ecology* 4 (4) : 211-224.
506. Glitzenstein J.S., Canham C.D., McDonnell M.J. et Streng D.R., 1990. Effects of environment and land-use history on upland forests of the Cary-Arboretum, Hudson Valley, New-York. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117 (2) : 106-122.
507. Zeitvogel W. et Feger K.H., 1990. Reconstruction of the soil and water acidification history in the northern black-forest based on pollen analysis and the study of land-use history. *Allgemeine Forst Und Jagdzeitung* 161 (6-7) : 136-144.
508. Hallé F., 2014. La condition tropicale : une histoire naturelle, économique et sociale des basses latitudes. Actes Sud, Arles.
509. Hermy M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. et 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 (1) : 9-22.
510. Dupouey J.L., Dambrine E., Laffite J.D. et Moares C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83 (11) : 2978-2984.
511. Matlack G.R., 1994. Plant-species migration in a mixed-history forest landscape in Eastern North-America. *Ecology* 75 (5) : 1491-1502.
512. Foster D.R., 1992. Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in Central New-England, USA. *Journal of Ecology* 80 (4) : 753-772.
513. Compton J.E. et Boone R.D., 2000. Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology* 81 (8) : 2314-2330.
514. Hurtt G.C., Frolking S., Fearon M.G., Moore B., Shevliakova E., Malyshev S., Pacala S.W. et Houghton R.A., 2006. The underpinnings of land-use history: three centuries of global gridded land-use transitions, wood-harvest activity, and resulting secondary lands. *Global Change Biology* 12 (7) : 1208-1229.
515. Westerling A.L., Hidalgo H.G., Cayan D.R. et Swetnam T.W., 2006. Warming and earlier spring increase Western U.S. forest wildfire activity. *Science* 313 (5789) : 940.
516. Nowacki G.J. et Abrams M.D., 2008. The demise of fire and "Mesophication" of forests in the eastern United States. *Bioscience* 58 (2) : 123-138.
517. Harding J.S., Benfield E.F., Bolstad P.V., Helfman G.S. et Jones E.B.D., 1998. Stream biodiversity: The ghost of land use past. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95 (25) : 14843-14847.
518. Aber J.D., Goodale C.L., Ollinger S.V., Smith M.L., Magill A.H., Martin M.E., Hallett R.A. et Stoddard J.L., 2003. Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northeastern forests? *Bioscience* 53 (4) : 375-389.
519. Matson P., Lohse K.A. et Hall S.J., 2002. The globalization of nitrogen deposition: consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio* 31 (2) : 113-119.

520. Magill A.H., Aber J.D., Hendricks J.J., Bowden R.D., Melillo J.M. et Steudler P.A., 1997. Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition. *Ecological Applications* 7 (2) : 402-415.
521. Caspersen J.P., Pacala S.W., Jenkins J.C., Hurrst G.C., Moorcroft P.R. et Birdsey R.A., 2000. Contributions of land-use history to carbon accumulation in US forests. *Science* 290 (5494) : 1148-1151.
522. Keith H., Mackey B.G. et Lindenmayer D.B., 2009. Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 (28) : 11635-11640.
523. Thornton P.E., Doney S.C., Lindsay K., Moore J.K., Mahowald N., Randerson J.T., Fung I., Lamarque J.F., Feddema J.J. et Lee Y.H., 2009. Carbon-nitrogen interactions regulate climate-carbon cycle feedbacks: results from an atmosphere-ocean general circulation model. *Biogeosciences* 6 (10) : 2099-2120.
524. Silver W.L., Ostertag R. et Lugo A.E., 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology* 8 (4) : 394-407.
525. Thomas R.Q., Canham C.D., Weathers K.C. et Goodale C.L., 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience* 3 (1) : 13-17.
526. Aide T.M., Zimmerman J.K., Herrera L., Rosario M. et Serrano M., 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto-Rico. *Forest Ecology and Management* 77 (1-3) : 77-86.
527. Holl K.D. et Aide T.M., 2011. When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management* 261 (10) : 1558-1563.
528. De Keersmaecker L., Onkelinx T., De Vos B., Rogiers N., Vandekerkhove K., Thomaes A., De Schrijver A., Hermy M. et Verheyen K., 2015. The analysis of spatio-temporal forest changes (1775-2000) in Flanders (northern Belgium) indicates habitat-specific levels of fragmentation and area loss. *Landscape Ecology* 30 (2) : 247-259.
529. Peterken G.F., 1977. Habitat conservation priorities in British and European woodlands. *Biological Conservation* 11 (3) : 223-236.
530. Rackham O., 1980. Ancient woodland: its history, vegetation and uses in England. Arnold, London.
531. Goldberg E., Kirby K., Hall J. et Latham J., 2007. The ancient woodland concept as a practical conservation tool in Great Britain. *Journal for Nature Conservation* 15 (2) : 109-119.
532. Birks H.H., Birks H.J.B., Kaland P.E. et Moe D., 1988. The cultural landscape: past, present and future Cambridge University Press, Cambridge, UK.
533. Kirby K.J. et Watkins C., 2015. The forest landscape before farming. In : *Europe's changing woods and forests. From wildwood to managed landscape*, Kirby K.J. et Watkins C. (Eds). CAB International, Wallingford, p. 33-45.
534. Sabatini F.M., Burrascano S., Keeton W.S., Levers C., Lindner M., Pötzschner F., Verkerk P.J., Bauhus J., Buchwald E., Chaskovsky O., Debaive N., Horváth F., Garbarino M., Grigoriadis N., Lombardi F., Marques Duarte I., Meyer P., Midteng R., Mikac S., Mikoláš M., Motta R., Mozgeris G., Nunes L., Panayotov M., Ódor P., Ruete A., Simovski B., Stillhard J., Svoboda M., Szwagrzyk J., Tikkanen O.-P., Volosyanchuk R., Vrska T., Zlatanov T. et Kuemmerle T., 2018. Where are Europe's last primary forests? *Diversity and Distributions* 24 (10) : 1426-1439.
535. Norden B., Dahlberg A., Brandrud T.E., Fritz O., Ejrnaes R. et Ovaskainen O., 2014. Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: A review. *Ecoscience* 21 (1) : 34-45.
536. Cateau E., Larrieu L., Vallauri D., Savoie J.M., Touroult J. et Brustel H., 2015. Ancientness and maturity: Two complementary qualities of forest ecosystems. *Comptes Rendus Biologies* 338 (1) : 58-73.
537. McMullin R.T. et Wiersma Y.F., 2019. Out with OLD growth, in with ecological continNEWity: new perspectives on forest conservation. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17 (3) : 176-181.
538. Janssen P., Bergès L., Fuhr M. et Paillet Y., 2019. Do not drop OLD for NEW: conservation needs both forest continuity and stand maturity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17 (7) : 370-371.
539. Dittrich S., Hauck M., Schweigatz D., Dorfler I., Huhne R., Bade C., Jacob M. et Leuschner C., 2013. Separating forest continuity from tree age effects on plant diversity in the ground and epiphyte vegetation of a Central European mountain spruce forest. *Flora* 208 (4) : 238-246.
540. Janssen P., Bec S., Fuhr M., Taberlet P., Brun J.J. et Bouget C., 2018. Present conditions may mediate the legacy effect of past land-use changes on species richness and composition of above- and below-ground assemblages. *Journal of Ecology* 106 (1) : 306-318.
541. Bergès L. et Dupouey J.-L., 2017. Écologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, avancées et perspectives de la recherche [Historical ecology and continuity of woodland status – concepts, developments and research outlook]. *Revue Forestière Française* 69 (4-5) : 297-318.
542. McGrath M.J., Luyssaert S., Meyfroidt P., Kaplan J.O., Burgi M., Chen Y., Erb K., Gimmi U., McInerney D., Naudts K., Otto J., Pasztor F., Ryder J., Schelhaas M.J. et Valade A., 2015. Reconstructing European forest management from 1600 to 2010. *Biogeosciences* 12 (14) : 4291-4316.

543. Munteanu C., Kuemmerle T., Keuler N.S., Muller D., Balazs P., Dobosz M., Griffiths P., Halada L., Kaim D., Kiraly G., Konkoly-Gyuro E., Kozak J., Lieskovsky J., Ostafin K., Ostapowicz K., Shandra O. et Radeloff V.C., 2015. Legacies of 19th century land use shape contemporary forest cover. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions* 34 : 83-94.
544. Kaplan J.O., Pfeiffer M., Kolen J.C.A. et Davis B.A.S., 2016. Large scale anthropogenic reduction of forest cover in last glacial maximum Europe. *Plos One* 11 (11).
545. Kozak J., Gimmi U., Houet T. et Bolliger J., 2017. Current practices and challenges for modelling past and future land use and land cover changes in mountainous regions. *Regional Environmental Change* 17 (8) : 2187-2191.
546. Sitzia T., Semenzato P. et Trentanovi G., 2010. Natural reforestation is changing spatial patterns of rural mountain and hill landscapes: A global overview. *Forest Ecology and Management* 259 (8) : 1354-1362.
547. Thompson J.R., Carpenter D.N., Cogbill C.V. et Foster D.R., 2013. Four centuries of change in Northeastern United States forests. *PLOS ONE* 8 (9) : e72540.
548. Meyfroidt P. et Lambin E.F., 2011. Global forest transition: prospects for an end to deforestation. *Annual Review of Environment and Resources* 36 : 343-371.
549. Mather A.S., 1992. The forest transition. *Area* 24 (4) : 367-379.
550. Rudel T.K., Coomes O.T., Moran E., Achard F., Angelsen A., Xu J.C. et Lambin E., 2005. Forest transitions: towards a global understanding of land use change. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions* 15 (1) : 23-31.
551. Hall B., Motzkin G., Foster D.R., Syfert M. et Burk J., 2002. Three hundred years of forest and land-use change in Massachusetts, USA. *Journal of Biogeography* 29 (10-11) : 1319-1335.
552. Flinn K.M. et Vellend M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3 (5) : 243-250.
553. Bergès L., Feiss T., Avon C., Martin H., Rochel X., Dauffy-Richard E., Cordonnier T. et Dupouey J.-L., 2017. Response of understorey plant communities and traits to past land use and coniferous plantation. *Applied Vegetation Science* 20 (3) : 468-481.
554. Holmes M.A. et Matlack G.R., 2018. Assembling the forest herb community after abandonment from agriculture: Long-term successional dynamics differ with land-use history. *Journal of Ecology* 106 (5) : 2121-2131.
555. Perring M.P., De Frenne P., Baeten L., Maes S.L., Depauw L., Blondeel H., Caron M.M. et Verheyen K., 2016. Global environmental change effects on ecosystems: the importance of land-use legacies. *Global Change Biology* 22 (4) : 1361-1371.
556. Dambrine E., Dupouey J.L., Laut L., Humbert L., Thion M., Beaufigli T. et Richard H., 2007. Present forest biodiversity patterns in France related to former Roman agriculture. *Ecology* 88 (6) : 1430-1439.
557. Diedhiou A.G., Dupouey J.L., Buee M., Dambrine E., Laut L. et Garbaye J., 2009. Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest. *Soil Biology & Biochemistry* 41 (10) : 2206-2213.
558. Hejcman M., Karlik P., Ondracek J. et Klir T., 2013. Short-term medieval settlement activities irreversibly changed forest soils and vegetation in Central Europe. *Ecosystems* 16 (4) : 652-663.
559. Brasseur B., Spicher F., Lenoir J., Gallet-Moron E., Buridant J. et Horen H., 2018. What deep-soil profiles can teach us on deep-time pH dynamics after land use change? *Land Degradation & Development* 29 (9) : 2951-2961.
560. Hermy M., 2015. Evolution and changes in the understorey of deciduous forests: Lagging behind drivers of change. In : *Europe's Changing Woods and Forests: From Wildwood to Managed Landscapes*, Kirby K.J. et Watkins C. (Eds). CABI, Wallingford, p. 174-192.
561. Kaim D., Kozak J., Kolecka N., Ziolkowska E., Ostafin K., Ostapowicz K., Gimmi U., Munteanu C. et Radeloff V.C., 2016. Broad scale forest cover reconstruction from historical topographic maps. *Applied Geography* 67 : 39-48.
562. Rochel X., Abadie J., Avon C., Bergès L., Chauchard S., Defever S., Jeanmonod J., Leroy N. et Dupouey J.-L., 2017. Quelles sources cartographiques pour la définition des forêts anciennes en France ? [What mapping sources should be used for defining ancient land uses in France?]. *Revue Forestière Française* 69 (4-5) : 353-370.
563. Vallauri D., Grel A., Granier E. et Dupouey J.-L., 2012. The forests of Cassini. A quantitative analysis and comparison to current forests. Report WWF/INRA, Marseille. 64 p.
564. Dupouey J.L., Bachacou J., Cosserat R., Aberdam S., Vallauri D., Chappart G. et Corvisier de Villèle M.A., 2007. Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Le Monde des Cartes* 191 : 85-98.
565. Lallemand T., Touzet T. et Gervaise A., 2017. Une méthodologie nationale pour le géoréférencement et la vectorisation des cartes d'Etat-major, minutes au 1/40 000 [A national methodology for geo-referencing and vectorising Etat-Major, 1/40 000 field sketches]. *Revue Forestière Française* 69 (4-5) : 341-352.
566. Karasiak N., Lomellini A., Herrault P.-A., Fauvel M., Ladet S. et Sheeren D., 2016. Historical Map : un plug-in expérimental QGIS pour la vectorisation de l'occupation des sols dans les minutes de la carte d'État-Major datant du 19ème siècle, Saint-Laurent de la Prée. 14 p.
567. Auffret A.G., Kimberley A., Plue J., Skånes H., Jakobsson S., Waldén E., Wennbom M., Wood H., Bullock J.M., Cousins S.A.O., Gartz M., Hooftman D.A.P. et Tränk L., 2017. HistMapR: Rapid digitization of historical land-use maps in R. *Methods in Ecology and Evolution* 8 (11) : 1453-1457.

568. Ostafin K., Iwanowski M., Kozak J., Cacko A., Gimmi U., Kaim D., Psomas A., Ginzler C. et Ostapowicz K., 2017. Forest cover mask from historical topographic maps based on image processing. *Geoscience Data Journal* 4 (1) : 29-39.
569. Wulf M., Sommer M. et Schmidt R., 2010. Forest cover changes in the Prignitz region (NE Germany) between 1790 and 1960 in relation to soils and other driving forces. *Landscape Ecology* 25 (2) : 299-313.
570. Cinotti B., 1996. Evolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIXème siècle. *Revue Forestière Française* 48 (6) : 547-562.
571. Abadie J., Avon C., Dupouey J.-L., Lopez J.-M., Taton T. et Bergès L., 2018. Land use legacies on forest understory vegetation and soils in the Mediterranean region: Should we use historical maps or in situ land use remnants? *Forest Ecology and Management* 427 : 17-25.
572. Verheyen K., Bossuyt B., Hermy M. et Tack G., 1999. The land use history (1278-1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *Journal of Biogeography* 26 (5) : 1115-1128.
573. Rochel X., 2015. Forest management and species composition: a historical approach in Lorraine, France. In : *Europe's Changing Woods and Forests: from wildwood to cultural landscapes*, Kirby K. et Watkins C. (Eds). CABI, p. 362-375.
574. Bradshaw R.H.W., Jones C.S., Edwards S.J. et Hannon G.E., 2015. Forest continuity and conservation value in Western Europe. *Holocene* 25 (1) : 194-202.
575. Le Jeune Y., Dardignac C. et David S., 2017. Bercé avant la forêt. Premiers résultats des traitements cartographiques et prospections Lidar sur la forêt de Bercé (Sarthe). *Revue Forestière Française* 69 (4-5) : 519-544.
576. Georges-Leroy M., Bock J., Dambrine E., Dupouey J.L. et Etienne D., 2013. Lidar helps to decipher land-use history in Lorraine, France. In : *XVIIth World Congress of the International Union of Prehistoric and Protohistoric Sciences, Sep 2011*. Florianopolis, Brazil: Archaeopress.
577. Woods W.I., Teixeira W.G., Lehmann J., Steiner C., WinklerPrins A. et Rebellato L., 2009. Amazonian dark earths: Wim Sombroek's vision. Springer, Berlin.
578. Ertlen D., Froehlicher L., Dottori B. et Schwartz D., 2017. Reconstitution de la dynamique forestière par l'analyse de la matière organique des sols par spectroscopie dans le proche infrarouge : l'exemple d'un terroir médiéval abandonné, l'Elmerforst (67, France) [Reconstructing forest dynamics by near-infrared spectroscopic analysis of organic matter in soils – The example of Elmerforst, an abandoned medieval locality (Haut-Rhin, France)]. *Revue Forestière Française* 69 (4-5) : 455-466.
579. Vera F.W.M., 2000. Grazing ecology and forest history. CABI Publishing, Wallington.
580. Zanon M., Davis B.A.S., Marquer L., Brewer S. et Kaplan J.O., 2018. European forest cover during the past 12,000 Years: A palynological reconstruction based on modern analogs and remote sensing. *Frontiers in Plant Science* 9.
581. Vellend M., 2004. Parallel effects of land-use history on species diversity and genetic diversity of forest herbs. *Ecology* 85 (11) : 3043-3055.
582. Jacquemyn H., Honnay O., Galbusera P. et Roldan-Ruiz I., 2004. Genetic structure of the forest herb *Primula elatior* in a changing landscape. *Molecular Ecology* 13 (1) : 211-219.
583. Reisch C., Mayer F., Ruther C. et Nelle O., 2007. Forest history affects genetic diversity - molecular variation of *Dryopteris dilatata* (Dryopteridaceae) in ancient and recent forests. *Nordic Journal of Botany* 25 (5-6) : 366-371.
584. Curto M., Nogueira M., Beja P., Amorim F., Schümann M. et Meimberg H., 2015. Influence of past agricultural fragmentation to the genetic structure of *Juniperus oxycedrus* in a Mediterranean landscape. *Tree Genetics & Genomes* 11 (2) : 32.
585. Vandepitte K., Jacquemyn H., Roldan-Ruiz I. et Honnay O., 2007. Landscape genetics of the self-compatible forest herb *Geum urbanum*: effects of habitat age, fragmentation and local environment. *Molecular Ecology* 16 (19) : 4171-4179.
586. Turley N.E. et Brudvig L.A., 2016. Agricultural land-use history causes persistent loss of plant phylogenetic diversity. *Ecology* 97 (9) : 2240-2247.
587. Lalechère E., Jabot F., Archaux F. et Deffuant G., 2018. Projected regional forest plant community dynamics evidence centuries-long effects of habitat turnover. *Journal of Vegetation Science* 29 : 480-490.
588. Wulf M., 1997. Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. *Journal of Vegetation Science* 8 (5) : 635-642.
589. Bellemare J., Motzkin G. et Foster D.R., 2002. Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography* 29 (10-11) : 1401-1420.
590. Graae B.J., Okland R.H.P., Petersen P.M., Jensen K. et Fritzbooger B., 2004. Influence of historical, geographical understory composition and environmental variables on richness in Danish forests. *Journal of Vegetation Science* 15 (4) : 465-474.
591. Vellend M., Verheyen K., Flinn K.M., Jacquemyn H., Kolb A., Van Calster H., Peterken G., Graae B.J., Bellemare J., Honnay O., Brunet J., Wulf M., Gerhardt F. et Hermy M., 2007. Homogenization of forest plant communities and weakening of species-environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology* 95 (3) : 565-573.
592. Verheyen K., Honnay O., Motzkin G., Hermy M. et Foster D.R., 2003. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology* 91 (4) : 563-577.

593. Sciama D., Augusto L., Dupouey J.L., Gonzalez M. et Dominguez C.M., 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and Management* 258 (5) : 600-608.
594. Kimberley A., Blackburn G.A., Whyatt J.D., Kirby K. et Smart S.M., 2013. Identifying the trait syndromes of conservation indicator species: how distinct are British ancient woodland indicator plants from other woodland species? *Applied Vegetation Science* 16 (4) : 667-675.
595. Plue J., Hermy M., Verheyen K., Thuillier P., Saguez R. et Decocq G., 2008. Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1,600 years after human occupation. *Landscape Ecology* 23 (6) : 673-688.
596. Honnay O., Hermy M. et Coppin P., 1999. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation* 87 (1) : 73-84.
597. Jamoneau A., Sonnier G., Chabrierie O., Closset-Kopp D., Saguez R., Gallet-Moron E. et Decocq G., 2011. Drivers of plant species assemblages in forest patches among contrasted dynamic agricultural landscapes. *Journal of Ecology* 99 (5) : 1152-1161.
598. De Keersmaecker L., Onkelinx T., Vandekerckhove K., Thomaes A., Hermy M. et Verheyen K., 2014. A spatially explicit empirical model on actual and potential ancient forest plant diversity in a fragmented landscape. *Landscape and Urban Planning* 130 (1) : 149-158.
599. Wulf M. et Kolk J., 2014. Plant species richness of very small forests related to patch configuration, quality, heterogeneity and history. *Journal of Vegetation Science* 25 (5) : 1267-1277.
600. Dupouey J.L., Sciama D., Dambrine E. et Rameau J.C., 2002. La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française* 54 : 521-532.
601. Bergès L., Avon C., Arnaudet L., Archaux F., Chauchard S. et Dupouey J.-L., 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understorey plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions* 22 (1) : 3-16.
602. Malzieu L. et Renaux B., 2017. La flore des forêts anciennes du Massif central [The flora of the ancient forests of the Massif Central]. *Revue Forestière Française* 69 (4) : 405-426.
603. Abadie J., 2018. Écologie historique des forêts méditerranéennes : déterminants du changement du couvert forestier et effets des usages passés sur les sols et la flore actuels [Historical ecology of Mediterranean forests: drivers of forest cover change and effects of past land use on current soils and vegetation]. Thèse de Doctorat, Ecologie, Aix-Marseille Université, 322 p.
604. Dupouey J.L., Grel A., Larrieu L., Heintz W., Leroy N., Montpied P., Corriol G., Hamdi E., Deconchat M. et Vallauri D., 2017. Cartographie de l'occupation des sols des Pyrénées en 1850 et identification des plantes vasculaires indicatrices de l'ancienneté de l'état boisé, Bagnères-de-Luchon. ? p.
605. Dupouey J.L., Besoain R., Chauchard S., Feiss T., Laigle I., Montpied P., Rochel X., Cordonnier T. et Bergès L., 2014. Identifier les facteurs historiques de vulnérabilité dans la relation sylviculture-biodiversité. Projet FORGECO, programme ANR Systerra, Compte-rendu de fin de projet, Annexe Ia. 52 p.
606. Mölder A., Schmidt M., Engel F., Schönfelder E. et Schulz F., 2015. Bryophytes as indicators of ancient woodlands in Schleswig-Holstein (Northern Germany). *Ecological Indicators* 54 : 12-30.
607. Dyer J.M., 2010. Land-use legacies in a central Appalachian forest: differential response of trees and herbs to historic agricultural practices. *Applied Vegetation Science* 13 (2) : 195-206.
608. Schmidt M., Molder A., Schonfelder E., Engel F., Schmiedel I. et Culmsee H., 2014. Determining ancient woodland indicator plants for practical use: A new approach developed in northwest Germany. *Forest Ecology and Management* 330 : 228-239.
609. Honnay O., Degroote B. et Hermy M., 1998. Ancient-forest plant species in Western Belgium: A species list and possible ecological mechanisms. *Belgian Journal of Botany* 130 (2) : 139-154.
610. Petersen P.M., 1994. Flora, vegetation, and soil in broadleaved ancient and planted woodland, and scrub on Rosnaes, Denmark. *Nordic Journal of Botany* 14 (6) : 693-709.
611. Graae B.J., 2000. The effect of landscape fragmentation and forest continuity on forest floor species in two regions of Denmark. *Journal of Vegetation Science* 11 (6) : 881-892.
612. Graae B.J., Sunde P.B. et Fritzboger B., 2003. Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forests. *Forest Ecology and Management* 177 (1-3) : 179-190.
613. Peterken G.F. et Game M., 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant-species in the woodlands of Central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 72 (1) : 155-182.
614. Kelemen K., Kriván A. et Standovár T., 2014. Effects of land-use history and current management on ancient woodland herbs in Western Hungary. *Journal of Vegetation Science* 25 (1) : 172-183.
615. Perrin P.M. et Daly O.H., 2010. A provisional inventory of ancient and long-established woodland in Ireland. National Parks and Wildlife Service, Dublin. p.
616. De Sanctis M., Alfo M., Attorre F., Francesconi F. et Bruno F., 2010. Effects of habitat configuration and quality on species richness and distribution in fragmented forest patches near Rome. *Journal of Vegetation Science* 21 (1) : 55-65.

617. Ito S., Nakayama R. et Buckley G.P., 2004. Effects of previous land-use on plant species diversity in semi-natural and plantation forests in a warm-temperate region in southeastern Kyushu, Japan. *Forest Ecology and Management* 196 (2-3) : 213-225.
618. Dzwonko Z. et Loster S., 1989. Distribution of vascular plant-species in small woodlands on the Western Carpathian Foothills. *Oikos* 56 (1) : 77-86.
619. Jakubowska-Gabara J. et Mitka J., 2007. Ancient woodland plant species in a landscape park in central Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 76 (3) : 239-249.
620. Orczewska A., 2010. Colonization capacity of herb woodland species in fertile, recent alder woods adjacent to ancient forest sites. *Polish Journal of Ecology* 58 (2) : 297-310.
621. Matuszkiewicz J.M., Kowalska A., Kozłowska A., Roo-Zielińska E. et Solon J., 2013. Differences in plant-species composition, richness and community structure in ancient and post-agricultural pine forests in central Poland. *Forest Ecology and Management* 310 : 567-576.
622. Kowalska A., Matuszkiewicz J., Solon J. et Kozłowska A., 2017. Indicators of ancient forests in nutrient-deficient pine habitats. *Silva Fennica* 51 (1).
623. Brunet J. et von Oheimb G., 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86 (3) : 429-438.
624. Honnay O., Bossuyt B., Verheyen K., Butaye J., Jacquemyn H. et Hermy M., 2002. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 11 (2) : 213-242.
625. Hunt R., Hodgson J.G., Thompson K., Bungener P., Dunnett N.P. et Askew A.P., 2004. A new practical tool for deriving a functional signature for herbaceous vegetation. *Applied Vegetation Science* 7 (2) : 163-170.
626. Wulf M., 2004. Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity. *Forest Ecology and Management* 195 (1-2) : 191-204.
627. Bossuyt B. et Hermy M., 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography* 24 (2) : 225-238.
628. Bossuyt B., Hermy M. et Deckers J., 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology* 87 (4) : 628-638.
629. Orczewska A., 2009. Migration of herbaceous woodland flora into post-agricultural black alder woods planted on wet and fertile habitats in south western Poland. *Plant Ecology* 204 (1) : 83-96.
630. Brunet J., De Frenne P., Holmstrom E. et Mayr M.L., 2012. Life-history traits explain rapid colonization of young post-agricultural forests by understory herbs. *Forest Ecology and Management* 278 : 55-62.
631. Gillespie R.G., Baldwin B.G., Waters J.M., Fraser C.I., Nikula R. et Roderick G.K., 2012. Long-distance dispersal: a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology & Evolution* 27 (1) : 47-56.
632. Matlack G.R., 2005. Slow plants in a fast forest: local dispersal as a predictor of species frequencies in a dynamic landscape. *Journal of Ecology* 93 (1) : 50-59.
633. Grierson C.S., Barnes S.R., Chase M.W., Clarke M., Grierson D., Edwards K.J., Jellis G.J., Jones J.D., Knapp S., Oldroyd G., Poppy G., Temple P., Williams R. et Bastow R., 2011. One hundred important questions facing plant science research. *New Phytologist* 192 (1) : 6-12.
634. Ehrlén J. et Eriksson O., 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81 (6) : 1667-1674.
635. Orrock J.L., Levey D.J., Danielson B.J. et Damschen E.I., 2006. Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. *Journal of Ecology* 94 (4) : 838-845.
636. Koerner W., Dupouey J.L., Dambrine E. et Benoit M., 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology* 85 (3) : 351-358.
637. Jussy J.H., Koerner W., Dambrine E., Dupouey J.L. et Benoit M., 2002. Influence of former agricultural land use on net nitrate production in forest soils. *European Journal of Soil Science* 53 (3) : 367-374.
638. Graae B.J., Hansen T. et Sunde P.B., 2004. The importance of recruitment limitation in forest plant species colonization: a seed sowing experiment. *Flora* 199 (3) : 263-270.
639. Verheyen K. et Hermy M., 2004. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science* 15 (1) : 125-134.
640. Barker C.A., Turley N.E., Orrock J.L., Ledvina J.A. et Brudvig L.A., 2019. Agricultural land-use history does not reduce woodland understory herb establishment. *Oecologia* 189 (4) : 1049-1060.
641. Baeten L., Hermy M. et Verheyen K., 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. *Journal of Vegetation Science* 20 (2) : 209-223.
642. Fraterrigo J.M., Pearson S.M. et Turner M.G., 2009. The response of understory herbaceous plants to nitrogen fertilization in forests of different land-use history. *Forest Ecology and Management* 257 (10) : 2182-2188.

643. Burton J.I., Mladenoff D.J., Clayton M.K. et Forrester J.A., 2011. The roles of environmental filtering and colonization in the fine-scale spatial patterning of ground-layer plant communities in north temperate deciduous forests. *Journal of Ecology* 99 (3) : 764-776.
644. Turley N.E., Orrock J.L., Ledvina J.A. et Brudvig L.A., 2017. Dispersal and establishment limitation slows plant community recovery in post-agricultural longleaf pine savannas. *Journal of Applied Ecology* 54 (4) : 1100-1109.
645. Butaye J., Jacquemyn H., Honnay O. et Hermy M., 2002. The species pool concept applied to forests in a fragmented landscape: dispersal limitation versus habitat limitation. *Journal of Vegetation Science* 13 (1) : 27-34.
646. Petersen P.M. et Philipp M., 2001. Implantation of forest plants in a wood on former arable land: a ten year experiment. *Flora* 196 (4) : 286-291.
647. Van der Veken S., Rogister J., Verheyen K., Hermy M. et Nathan R., 2007. Over the (range) edge: a 45-year transplant experiment with the perennial forest herb *Hyacinthoides non-scripta*. *Journal of Ecology* 95 (2) : 343-351.
648. Bruun H.H., Valtinat K., Kollmann J. et Brunet J., 2010. Post-dispersal seed predation of woody forest species limits recolonization of forest plantations on ex-arable land. *Preslia* 82 (3) : 345-356.
649. Baeten L., Jacquemyn H., Van Calster H., Van Beek E., Devlaeminck R., Verheyen K. et Hermy M., 2009. Low recruitment across life stages partly accounts for the slow colonization of forest herbs. *Journal of Ecology* 97 (1) : 109-117.
650. Noss R.F., 1987. Corridors in real landscapes: a reply to Simberloff and Cox. *Conservation biology* 1 (2) : 159-164.
651. Simberloff D. et Cox J., 1987. Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology* 1 (1) : 63-71.
652. Hobbs R.J., 1992. The role of corridors in conservation: Solution or bandwagon? *Trends in Ecology & Evolution* 7 (11) : 389-392.
653. Andren H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - a review. *Oikos* 71 (3) : 355-366.
654. Andren H., 1999. Habitat fragmentation, the random sample hypothesis and critical thresholds. *Oikos* 84 (2) : 306-308.
655. Fahrig L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40 (9) : 1649-1663.
656. Saunders D.A., Hobbs R.J. et Margules C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology* 5 (1) : 18-32.
657. Haila Y., 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12 (2) : 321-334.
658. Martinson H.M. et Fagan W.F., 2014. Trophic disruption: a meta-analysis of how habitat fragmentation affects resource consumption in terrestrial arthropod systems. *Ecology Letters* 17 (9) : 1178-1189.
659. Debinski D.M. et Holt R.D., 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation biology* 14 (2) : 342-355.
660. Didham R.K., Kapos V. et Ewers R.M., 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121 (2) : 161-170.
661. Brudvig L.A., Leroux S.J., Albert C.H., Bruna E.M., Davies K.F., Ewers R.M., Levey D.J., Pardini R. et Resasco J., 2017. Evaluating conceptual models of landscape change. *Ecography* 40 (1) : 74-84.
662. Collins C.D., Banks-Leite C., Brudvig L.A., Foster B.L., Cook W.M., Damschen E.I., Andrade A., Austin M., Camargo J.L., Driscoll D.A., Holt R.D., Laurance W.F., Nicholls A.O. et Orrock J.L., 2017. Fragmentation affects plant community composition over time. *Ecography* 40 (1) : 119-130.
663. Ewers R.M., Andrade A., Laurance S.G., Camargo J.L., Lovejoy T.E. et Laurance W.F., 2017. Predicted trajectories of tree community change in Amazonian rainforest fragments. *Ecography* 40 (1) : 26-35.
664. Auffret A.G., Rico Y., Bullock J.M., Hooftman D.A.P., Pakeman R.J., Soons M.B., Suárez-Esteban A., Traveset A., Wagner H.H. et Cousins S.A.O., 2017. Plant functional connectivity – integrating landscape structure and effective dispersal. *Journal of Ecology* 105 (6) : 1648-1656.
665. Schupp E.W., Jordano P. et Gómez J.M., 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New phytologist* 188 (2) : 333-353.
666. Thomson F.J., Moles A.T., Auld T.D. et Kingsford R.T., 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* 99 (6) : 1299-1307.
667. Tammé R., Gotzenberger L., Zobel M., Bullock J.M., Hooftman D.A.P., Kaasik A. et Partel M., 2014. Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. *Ecology* 95 (2) : 505-513.
668. Hintze C., Heydel F., Hoppe C., Cunze S., König A. et Tackenberg O., 2013. D-3: The Dispersal and Diaspore Database - Baseline data and statistics on seed dispersal. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 15 (3) : 180-192.
669. Moles A.T., Falster D.S., Leishman M.R. et Westoby M., 2004. Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of ecology* 92 (3) : 384-396.

670. Honnay O., Verhaeghe W. et Hermy M., 2001. Plant community assembly along dendritic networks of small forest streams. *Ecology* 82 (6) : 1691-1702.
671. Nathan R., Katul G.G., Horn H.S., Thomas S.M., Oren R., Avissar R., Pacala S.W. et Levin S.A., 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature* 418 (6896) : 409-413.
672. Tackenberg O., 2003. Modeling long-distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecological Monographs* 73 (2) : 173-189.
673. Vittoz P. et Engler R., 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117 (2) : 109-124.
674. Hodkinson D.J. et Thompson K., 1997. Plant dispersal: the role of man. *Journal of Applied Ecology* 34 (6) : 1484-1496.
675. Manzano P. et Malo J.E., 2006. Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4 (5) : 244-248.
676. Wichmann M.C., Alexander M.J., Soons M.B., Galsworthy S., Dunne L., Gould R., Fairfax C., Niggemann M., Hails R.S. et Bullock J.M., 2009. Human-mediated dispersal of seeds over long distances. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1656) : 523-532.
677. Auffret A.G., Berg J. et Cousins S.A., 2014. The geography of human-mediated dispersal. *Diversity and Distributions* 20 (12) : 1450-1456.
678. Bullock J.M. et Pufal G., 2020. Human-mediated dispersal as a driver of vegetation dynamics: A conceptual synthesis. *Journal of Vegetation Science* 31 (6) : 943-953.
679. Schmidt W., 1989. Plant dispersal by motor cars. *Vegetatio* 80 (2) : 147-152.
680. Von der Lippe M. et Kowarik I., 2007. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology* 21 (4) : 986-996.
681. Veldman J.W. et Putz F.E., 2010. Long-distance dispersal of invasive grasses by logging vehicles in a tropical dry forest. *Biotropica* 42 (6) : 697-703.
682. Ware C., Bergstrom D.M., Müller E. et Alsos I.G., 2012. Humans introduce viable seeds to the Arctic on footwear. *Biological Invasions* 14 (3) : 567-577.
683. Ansong M. et Pickering C., 2013. Are weeds hitchhiking a ride on your car? A systematic review of seed dispersal on cars. *Plos One* 8 (11).
684. Auffret A.G. et Cousins S.A., 2013. Grassland connectivity by motor vehicles and grazing livestock. *Ecography* 36 (10) : 1150-1157.
685. Ansong M. et Pickering C., 2014. Weed seeds on clothing: A global review. *Journal of Environmental Management* 144 : 203-211.
686. Niggemann M., Jetzkowitz J., Brunzel S., Wichmann M.C. et Bialozyt R., 2009. Distribution patterns of plants explained by human movement behaviour. *Ecological Modelling* 220 (9-10) : 1339-1346.
687. Couvreur M., Christiaen B., Verheyen K. et Hermy M., 2004. Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science* 7 (2) : 229-236.
688. Cosyns E., Claerhout S., Lamoot I. et Hoffmann M., 2005. Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous landscape. *Plant Ecology* 178 (2) : 149-162.
689. Hogan J. et Phillips C., 2011. Transmission of weed seed by livestock: a review. *Animal Production Science* 51 (5) : 391-398.
690. Auffret A.G., Schmucki R., Reimark J. et Cousins S.A., 2012. Grazing networks provide useful functional connectivity for plants in fragmented systems. *Journal of Vegetation Science* 23 (5) : 970-977.
691. Rico Y., Boehmer H.J. et Wagner H.H., 2012. Determinants of actual functional connectivity for calcareous grassland communities linked by rotational sheep grazing. *Landscape Ecology* 27 (2) : 199-209.
692. Azcárate F.M., Robleño I., Seoane J., Manzano P. et Peco B., 2013. Drove roads as local biodiversity reservoirs: effects on landscape pattern and plant communities in a Mediterranean region. *Applied Vegetation Science* 16 (3) : 480-490.
693. Johst K., Brandl R. et Eber S., 2002. Metapopulation persistence in dynamic landscapes: the role of dispersal distance. *Oikos* 98 (2) : 263-270.
694. Nathan R., 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313 (5788) : 786-788.
695. Damschen E.I., Brudvig L.A., Burt M.A., Fletcher R.J., Haddad N.M., Levey D.J., Orrock J.L., Resasco J. et Tewksbury J.J., 2019. Ongoing accumulation of plant diversity through habitat connectivity in an 18-year experiment. *Science* 365 (6460) : 1478.
696. Tschamntke T., Tylianakis J.M., Rand T.A., Didham R.K., Fahrig L., Batary P., Bengtsson J., Clough Y., Crist T.O., Dormann C.F., Ewers R.M., Frund J., Holt R.D., Holzschuh A., Klein A.M., Kleijn D., Kremen C., Landis D.A., Laurance W., Lindenmayer D., Scherber C., Sodhi N., Steffan-Dewenter I., Thies C., van der Putten W.H. et Westphal C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87 (3) : 661-685.

697. Piessens K., Honnay O., Nackaerts K. et Hermy M., 2004. Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect? *Journal of Biogeography* 31 (10) : 1683-1692.
698. Thiele J., Buchholz S. et Schirmel J., 2017. Using resistance distance from circuit theory to model dispersal through habitat corridors. *Journal of Plant Ecology* 11 (3) : 385-393.
699. Mouquet N. et Loreau M., 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist* 162 (5) : 544-557.
700. Adriaens D., Honnay O. et Hermy M., 2006. No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation* 133 (2) : 212-224.
701. Brückmann S.V., Krauss J. et Steffan-Dewenter I., 2010. Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology* 47 (4) : 799-809.
702. Evju M., Blumentrath S., Skarpaas O., Stabbertorp O.E. et Sverdrup-Thygeson A., 2015. Plant species occurrence in a fragmented grassland landscape: the importance of species traits. *Biodiversity and Conservation* 24 (3) : 547-561.
703. Kimberley A., Hooftman D., Bullock J.M., Honnay O., Krickl P., Lindgren J., Plue J., Poschlod P., Traveset A. et Cousins S.A.O., 2021. Functional rather than structural connectivity explains grassland plant diversity patterns following landscape scale habitat loss. *Landscape Ecology* 36 : 265-280.
704. Uroy L., Mony C. et Ernoult A., 2019. Additive effects of connectivity provided by different habitat types drive plant assembly. *Scientific Reports* 9 (1) : 13952.
705. Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. et Forbes T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12 (12) : 474-478.
706. Piessens K., Honnay O. et Hermy M., 2005. The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. *Biological Conservation* 122 (1) : 61-69.
707. Schleicher A., Biedermann R. et Kleyer M., 2011. Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landscape Ecology* 26 (4) : 529-540.
708. Favre-Bac L., Ernoult A., Mony C., Rantier Y., Nabucet J. et Burel F., 2014. Connectivity and propagule sources composition drive ditch plant metacommunity structure. *Acta Oecologica* 61 : 57-64.
709. Favre-Bac L., Lamberti-Raverot B., Puijalon S., Ernoult A., Burel F., Guillard L. et Mony C., 2017. Plant dispersal traits determine hydrochorous species tolerance to connectivity loss at the landscape scale. *Journal of Vegetation Science* 28 (3) : 605-615.
710. Zambrano J., Garzon-Lopez C.X., Yeager L., Fortunel C., Cordeiro N.J. et Beckman N.G., 2019. The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? *Oecologia* 191 (3) : 505-518.
711. Weiher E. et Keddy P.A., 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion - New questions from old patterns. *Oikos* 74 (1) : 159-164.
712. Grime J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17 (2) : 255-260.
713. Herben T. et Goldberg D.E., 2014. Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: testing the consequences of dispersion of individual traits. *Journal of Ecology* 102 (1) : 156-166.
714. Martin A.E. et Fahrig L., 2012. Measuring and selecting scales of effect for landscape predictors in species-habitat models. *Ecological Applications* 22 (8) : 2277-2292.
715. Jackson H.B. et Fahrig L., 2012. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology* 27 (7) : 929-941.
716. Prevedello J.A. et Vieira M.V., 2010. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation* 19 (5) : 1205-1223.
717. Eigenbrod F., Hecnar S.J. et Fahrig L., 2011. Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. *Biological Conservation* 144 (1) : 298-305.
718. Pasher J., Mitchell S.W., King D.J., Fahrig L., Smith A.C. et Lindsay K.E., 2013. Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology* 28 (3) : 371-383.
719. Watling J.I., Arroyo-Rodríguez V., Pfeifer M., Baeten L., Banks-Leite C., Cisneros L.M., Fang R., Hamel-Leigue A.C., Lachat T., Leal I.R., Lens L., Possingham H.P., Raheem D.C., Ribeiro D.B., Slade E.M., Urbina-Cardona J.N., Wood E.M. et Fahrig L., 2020. Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters* 23 (4) : 674-681.
720. Thornton D.H., Branch L.C. et Sunquist M.E., 2011. The influence of landscape, patch, and within-patch factors on species presence and abundance: a review of focal patch studies. *Landscape Ecology* 26 (1) : 7-18.
721. Wilcox B.A. et Murphy D.D., 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist* 125 (6) : 879-887.
722. Fahrig L., 2015. Just a hypothesis: a reply to Hanski. *Journal of Biogeography* 42 (5) : 993-994.
723. Hanski I., 2015. Habitat fragmentation and species richness. *Journal of Biogeography* 42 (5) : 989-993.

724. Hadley A.S. et Betts M.G., 2016. Refocusing habitat fragmentation research using lessons from the last decade. *Current Landscape Ecology Reports* 1 (2) : 55-66.
725. Martin C.A., 2018. An early synthesis of the habitat amount hypothesis. *Landscape Ecology* 33 (11) : 1831-1835.
726. Miller-Rushing A.J., Primack R.B., Devictor V., Corlett R.T., Cumming G.S., Loyola R., Maas B. et Pejchar L., 2019. How does habitat fragmentation affect biodiversity? A controversial question at the core of conservation biology. *Biological Conservation* 232 : 271-273.
727. Martín-Queller E., Albert C.H., Dumas P.-J. et Saatkamp A., 2017. Islands, mainland, and terrestrial fragments: How isolation shapes plant diversity. *Ecology and Evolution* 7 (17) : 6904-6917.
728. Melo G.L., Sponchiado J., Cáceres N.C. et Fahrig L., 2017. Testing the habitat amount hypothesis for South American small mammals. *Biological Conservation* 209 : 304-314.
729. Rabelo R.M., Bicca-Marques J.C., Aragón S. et Nelson B.W., 2017. Are fluvial islands “real” islands for arboreal mammals? Uncovering the effect of patch size under the species–area relationship. *Journal of Biogeography* 44 (8) : 1802-1812.
730. Archaux F., Lorel C. et Villemey A., 2018. Landscape drivers of butterfly and burnet moth diversity in lowland rural areas. *Landscape Ecology* 33 (10) : 1725-1739.
731. Lindgren J.P. et Cousins S.A.O., 2017. Island biogeography theory outweighs habitat amount hypothesis in predicting plant species richness in small grassland remnants. *Landscape Ecology* 32 (9) : 1895-1906.
732. Bueno A.S. et Peres C.A., 2019. Patch-scale biodiversity retention in fragmented landscapes: Reconciling the habitat amount hypothesis with the island biogeography theory. *Journal of Biogeography* 46 (3) : 621-632.
733. Vieira M.V., Almeida-Gomes M., Delciellos A.C., Cerqueira R. et Crouzeilles R., 2018. Fair tests of the habitat amount hypothesis require appropriate metrics of patch isolation: An example with small mammals in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 226 : 264-270.
734. Seibold S., Bäessler C., Brandl R., Fahrig L., Förster B., Heurich M., Hothorn T., Scheipl F., Thorn S. et Müller J., 2017. An experimental test of the habitat-amount hypothesis for saproxylic beetles in a forested region. *Ecology* 98 (6) : 1613-1622.
735. Fletcher R.J., Didham R.K., Banks-Leite C., Barlow J., Ewers R.M., Rosindell J., Holt R.D., Gonzalez A., Pardini R., Damschen E.I., Melo F.P.L., Ries L., Prevedello J.A., Tscharntke T., Laurance W.F., Lovejoy T. et Haddad N.M., 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation* 226 : 9-15.
736. Gilbert-Norton L., Wilson R., Stevens J.R. et Beard K.H., 2010. A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation Biology* 24 (3) : 660-668.
737. Pfeifer M., Lefebvre V., Gardner T.A., Arroyo-Rodríguez V., Baeten L., Banks-Leite C., Barlow J., Betts M.G., Brunet J. et Cerezo A., 2014. BIOFRAG—a new database for analyzing BIO diversity responses to forest FRAG mentation. *Ecology and Evolution* 4 (9) : 1524-1537.
738. Fahrig L., Arroyo-Rodríguez V., Bennett J.R., Boucher-Lalonde V., Cazetta E., Currie D.J., Eigenbrod F., Ford A.T., Harrison S.P., Jaeger J.A.G., Koper N., Martin A.E., Martin J.-L., Metzger J.P., Morrison P., Rhodes J.R., Saunders D.A., Simberloff D., Smith A.C., Tischendorf L., Vellend M. et Watling J.I., 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation* 230 : 179-186.
739. Dunning J.B., Danielson B.J. et Pulliam H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* : 169-175.
740. Kupfer J.A., Malanson G.P. et Franklin S.B., 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* 15 (1) : 8-20.
741. Watling J.I., Nowakowski A.J., Donnelly M.A. et Orrock J.L., 2011. Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. *Global Ecology and Biogeography* 20 (2) : 209-217.
742. Hovick T.J., Elmore R.D., Fuhlendorf S.D., Engle D.M. et Hamilton R.G., 2015. Spatial heterogeneity increases diversity and stability in grassland bird communities. *Ecological Applications* 25 (3) : 662-672.
743. Rybicki J., Abrego N. et Ovaskainen O., 2020. Habitat fragmentation and species diversity in competitive communities. *Ecology Letters* 23 (3) : 506-517.
744. Liu Z., He C. et Wu J., 2016. The relationship between habitat loss and fragmentation during urbanization: an empirical evaluation from 16 world cities. *PLoS One* 11 (4) : e0154613.
745. Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carre G., Marquez J.R.G., Gruber B., Lafourcade B., Leitao P.J., Munkemüller T., McClean C., Osborne P.E., Reineking B., Schroder B., Skidmore A.K., Zurell D. et Lautenbach S., 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36 (1) : 27-46.
746. Koper N., Schmiegelow F.K. et Merrill E.H., 2007. Residuals cannot distinguish between ecological effects of habitat amount and fragmentation: implications for the debate. *Landscape Ecology* 22 (6) : 811-820.
747. Smith A.C., Koper N., Francis C.M. et Fahrig L., 2009. Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology* 24 (10) : 1271-1285.

748. Shipley B., 2016. Cause and correlation in biology: a user's guide to path analysis, structural equations and causal inference with R. Cambridge University Press.
749. Ruffell J., Banks-Leite C. et Didham R.K., 2016. Accounting for the causal basis of collinearity when measuring the effects of habitat loss versus habitat fragmentation. *Oikos* 125 (1) : 117-125.
750. Saura S., 2021. The Habitat Amount Hypothesis implies negative effects of habitat fragmentation on species richness. *Journal of Biogeography* 48 (1) : 11-22.
751. Fahrig L., 2021. What the habitat amount hypothesis does and does not predict: A reply to Saura. *Journal of Biogeography* 48 (6) : 1530-1535.
752. Saura S., 2021. The habitat amount hypothesis predicts that fragmentation poses a threat to biodiversity: A reply to Fahrig. *Journal of Biogeography* 48 (6) : 1536-1540.
753. Rosenzweig M.L., 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press.
754. Shmida A. et Wilson M.V., 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of biogeography* : 1-20.
755. Amarasekare P., 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6 (12) : 1109-1122.
756. Currie D.J., 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist* 137 (1) : 27-49.
757. Rahbek C. et Graves G.R., 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 (8) : 4534-4539.
758. Stein A., Beck J., Meyer C., Waldmann E., Weigelt P. et Kreft H., 2015. Differential effects of environmental heterogeneity on global mammal species richness. *Global Ecology and Biogeography* 24 (9) : 1072-1083.
759. MacArthur R.H., 1965. Patterns of species diversity. *Biological reviews* 40 (4) : 510-533.
760. Tilman D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton university press.
761. Tews J., Brose U., Grimm V., Tielbörger K., Wichmann M.C., Schwager M. et Jeltsch F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography* 31 (1) : 79-92.
762. Hortal J., Triantis K.A., Meiri S., Thébault E. et Sfenthourakis S., 2009. Island species richness increases with habitat diversity. *The American Naturalist* 174 (6) : E205-E217.
763. Cramer M.D. et Verboom G.A., 2017. Measures of biologically relevant environmental heterogeneity improve prediction of regional plant species richness. *Journal of Biogeography* 44 (3) : 579-591.
764. Ortega J.C., Thomaz S.M. et Bini L.M., 2018. Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. *Oecologia* 188 (1) : 11-22.
765. Ben-Hur E. et Kadmon R., 2020. Heterogeneity–diversity relationships in sessile organisms: a unified framework. *Ecology Letters* 23 (1) : 193-207.
766. Burel F. et Baudry J., 2005. Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: the role of land use systems at various scales in time. *Ecological indicators* 5 (4) : 305-313.
767. Fischer J. et B. Lindenmayer D., 2006. Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* 112 (2) : 473-480.
768. Cushman S.A., McGarigal K. et Neel M.C., 2008. Parsimony in landscape metrics: strength, universality, and consistency. *Ecological indicators* 8 (5) : 691-703.
769. Duflot R., Ernoult A., Aviron S., Fahrig L. et Burel F., 2017. Relative effects of landscape composition and configuration on multi-habitat gamma diversity in agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment* 241 : 62-69.
770. Kadmon R. et Allouche O., 2007. Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. *The American Naturalist* 170 (3) : 443-454.
771. de Souza Júnior M.B., Ferreira F.F. et de Oliveira V.M., 2014. Effects of the spatial heterogeneity on the diversity of ecosystems with resource competition. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications* 393 : 312-319.
772. Bar-Massada A., 2015. Immigration rates and species niche characteristics affect the relationship between species richness and habitat heterogeneity in modeled meta-communities. *PeerJ* 3 : e832.
773. Yang Z., Liu X., Zhou M., Ai D., Wang G., Wang Y., Chu C. et Lundholm J.T., 2015. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Scientific reports* 5 (1) : 1-7.
774. Lundholm J.T., 2009. Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. *Journal of Vegetation Science* 20 (3) : 377-391.
775. Tamme R., Hiiesalu I., Laanisto L., Szava-Kovats R. et Partel M., 2010. Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science* 21 (4) : 796-801.

776. Redon M., Bergès L., Cordonnier T. et Luque S., 2014. Effects of increasing landscape heterogeneity on local plant species richness: how much is enough? *Landscape Ecology* 29 : 773–787.
777. Seiferling I., Proulx R. et Wirth C., 2014. Disentangling the environmental-heterogeneity–species-diversity relationship along a gradient of human footprint. *Ecology* 95 (8) : 2084-2095.
778. Chocron R., Flather C.H. et Kadmon R., 2015. Bird diversity and environmental heterogeneity in North America: a test of the area–heterogeneity trade-off. *Global Ecology and Biogeography* 24 (11) : 1225-1235.
779. Miyashita T., Amano T. et Yamakita T., 2014. Effects of ecosystem diversity on species richness and ecosystem functioning and services: a general conceptualization. In : *Integrative Observations and Assessments*, Nakano S., Yahara T. et Nakashizuka T. (Eds). Ecological Research Monographs. Springer, Tokyo, p. 29-47.
780. Fahrig L., Girard J., Duro D., Pasher J., Smith A., Javorek S., King D., Lindsay K.F., Mitchell S. et Tischendorf L., 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture Ecosystems & Environment* 200 : 219-234.
781. Flather C.H. et Bevers M., 2002. Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *The American Naturalist* 159 (1) : 40-56.
782. Miguet P., Jackson H.B., Jackson N.D., Martin A.E. et Fahrig L., 2016. What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology* 31 (6) : 1177-1194.
783. Wiens J.A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional ecology* 3 (4) : 385-397.
784. Levin S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73 (6) : 1943-1967.
785. Holland J.D., Bert D.G. et Fahrig L., 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. *Bioscience* 54 (3) : 227-233.
786. Smith A.C., Fahrig L. et Francis C.M., 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography* 34 (1) : 103-113.
787. Thornton D.H. et Fletcher Jr R.J., 2014. Body size and spatial scales in avian response to landscapes: a meta-analysis. *Ecography* 37 (5) : 454-463.
788. Carr M.M., Yoshizaki J., van Manen F.T., Pelton M.R., Huygens O.C., Hayashi H. et Maekawa M., 2002. A multi-scale assessment of habitat use by Asiatic black bears in central Japan. *Ursus* : 1-9.
789. Dungan J.L., Perry J.N., Dale M.R.T., Legendre P., Citron-Pousty S., Fortin M.J., Jakomulska A., Miriti M. et Rosenberg M.S., 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25 (5) : 626-640.
790. Graf R.F., Bollmann K., Suter W. et Bugmann H., 2005. The importance of spatial scale in habitat models: capercaillie in the Swiss Alps. *Landscape Ecology* 20 (6) : 703-717.
791. Vos C.C., Verboom J., Opdam P.F.M. et Ter Braak C.J.F., 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *American Naturalist* 157 (1) : 24-41.
792. Meyer C.B. et Thuiller W., 2006. Accuracy of resource selection functions across spatial scales. *Diversity and Distributions* 12 (3) : 288-297.
793. Jackson H.B. et Fahrig L., 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography* 24 (1) : 52-63.
794. Thompson C.M. et McGarigal K., 2002. The influence of research scale on bald eagle habitat selection along the lower Hudson River, New York (USA). *Landscape Ecology* 17 (6) : 569-586.
795. Lechner A.M., Langford W.T., Jones S.D., Bekessy S.A. et Gordon A., 2012. Investigating species–environment relationships at multiple scales: Differentiating between intrinsic scale and the modifiable areal unit problem. *Ecological Complexity* 11 : 91-102.
796. Comfort E.J., Clark D.A., Anthony R.G., Bailey J. et Betts M.G., 2016. Quantifying edges as gradients at multiple scales improves habitat selection models for northern spotted owl. *Landscape Ecology* 31 (6) : 1227-1240.
797. Holland J.D. et Yang S., 2016. Multi-scale studies and the ecological neighborhood. *Current Landscape Ecology Reports* 1 (4) : 135-145.
798. McGarigal K., Wan H.Y., Zeller K.A., Timm B.C. et Cushman S.A., 2016. Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology* 31 (6) : 1161-1175.
799. Cushman S.A. et McGarigal K., 2002. Hierarchical, multi-scale decomposition of species–environment relationships. *Landscape Ecology* 17 (7) : 637-646.
800. Coreau A. et Martin J.-L., 2007. Multi-scale study of bird species distribution and of their response to vegetation change: a Mediterranean example. *Landscape Ecology* 22 (5) : 747-764.
801. Avon C., Bergès L. et Dupouey J.L., 2015. Landscape effects on plants in forests: large-scale context determines local plant response. *Landscape and Urban Planning* 144 : 65-73.
802. Burnham K.P. et Anderson D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach. Springer, New-York, US.

803. Aue B., Ekschmitt K., Hotes S. et Wolters V., 2012. Distance weighting avoids erroneous scale effects in species-habitat models. *Methods in Ecology and Evolution* 3 (1) : 102-111.
804. Chandler R. et Hepinstall-Cymerman J., 2016. Estimating the spatial scales of landscape effects on abundance. *Landscape Ecology* 31 (6) : 1383-1394.
805. Suárez-Castro A.F., Simmonds J.S., Mitchell M.G.E., Maron M. et Rhodes J.R., 2018. The scale-dependent role of biological traits in landscape ecology: a review. *Current Landscape Ecology Reports* 3 (1) : 12-22.
806. Bowman J., 2003. Is dispersal distance of birds proportional to territory size? *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 81 (2) : 195-202.
807. Bowman J., Jaeger J.A. et Fahrig L., 2002. Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology* 83 (7) : 2049-2055.
808. Brouwers N.C. et Newton A.C., 2009. Movement rates of woodland invertebrates: a systematic review of empirical evidence. *Insect Conservation and Diversity* 2 (1) : 10-22.
809. Stevens V.M., Whitmee S., Le Galliard J.F., Clobert J., Böhning-Gaese K., Bonte D., Brändle M., Matthias Dehling D., Hof C. et Trochet A., 2014. A comparative analysis of dispersal syndromes in terrestrial and semi-terrestrial animals. *Ecology Letters* 17 (8) : 1039-1052.
810. Jackson N.D. et Fahrig L., 2014. Landscape context affects genetic diversity at a much larger spatial extent than population abundance. *Ecology* 95 (4) : 871-881.
811. San-José M., Arroyo-Rodríguez V., Jordano P., Meave J.A. et Martínez-Ramos M., 2019. The scale of landscape effect on seed dispersal depends on both response variables and landscape predictor. *Landscape Ecology* 34 (5) : 1069-1080.
812. Cushman S.A. et McGarigal K., 2004. Hierarchical analysis of forest bird species–environment relationships in the Oregon Coast range. *Ecological Applications* 14 (4) : 1090-1105.
813. Martin A.E., 2018. The spatial scale of a species' response to the landscape context depends on which biological response you measure. *Current Landscape Ecology Reports* 3 (1) : 23-33.
814. Huais P.Y., 2018. multifit: an R function for multi-scale analysis in landscape ecology. *Landscape Ecology* 33 (7) : 1023-1028.
815. Carpentier F. et Martin O., 2019. SILand: an R package for estimating the spatial influence of landscape. *bioRxiv* : 692566.
816. Stuber E.F. et Gruber L.F., 2020. Recent methodological solutions to identifying scales of effect in multi-scale modeling. *Current Landscape Ecology Reports* 5 : 127-139.
817. Aviron S., Burel F., Baudry J. et Schermann N., 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108 (3) : 205-217.
818. Martin-Queller E. et Saura S., 2013. Landscape species pools and connectivity patterns influence tree species richness in both managed and unmanaged stands. *Forest Ecology and Management* 289 : 123-132.
819. Laurance W.F., 2010. Beyond island biogeography theory: understanding habitat fragmentation in the real world. In : *The theory of island biogeography revisited*, Losos J.B. et Ricklefs R.E. (Eds). Princetown University Press, p. 214-236.
820. Laurance W.F., Lovejoy T.E., Vasconcelos H.L., Bruna E.M., Didham R.K., Stouffer P.C., Gascon C., Bierregaard R.O., Laurance S.G. et Sampaio E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16 (3) : 605-618.
821. Ries L., Fletcher R.J., Battin J. et Sisk T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35 : 491-522.
822. Trombulak S.C. et Frissell C.A., 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14 (1) : 18-30.
823. Murcia C., 1995. Edge effects in fragmented forests - Implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10 (2) : 58-62.
824. Cadenasso M.L., Pickett S.T.A., Weathers K.C. et Jones C.G., 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience* 53 (8) : 750-758.
825. Ries L., Murphy S.M., Wimp G.M. et Fletcher R.J., 2017. Closing persistent gaps in knowledge about edge ecology. *Current Landscape Ecology Reports* 2 (1) : 30-41.
826. Brothers T.S. et Spingarn A., 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6 (1) : 91-100.
827. Fagan W.F., Cantrell R.S. et Cosner C., 1999. How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist* 153 (2) : 165-182.
828. Harper K.A., Macdonald S.E., Burton P.J., Chen J.Q., Brosnoff K.D., Saunders S.C., Euskirchen E.S., Roberts D., Jaiteh M.S. et Esseen P.A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19 (3) : 768-782.

829. Ewers R.M. et Didham R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81 (1) : 117-142.
830. Marchand P. et Houle G., 2006. Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: What are their determinants? *Forest Ecology and Management* 223 (1-3) : 113-124.
831. Arroyo-Rodriguez V., Saldana-Vazquez R.A., Fahrig L. et Santos B.A., 2017. Does forest fragmentation cause an increase in forest temperature? *Ecological Research* 32 (1) : 81-88.
832. Thimonier A., Dupouey J.L. et Timbal J., 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management* 55 (1-4) : 149-167.
833. Wuyts K., De Schrijver A., Staelens J., Gielis L., Vandenbruwane J. et Verheyen K., 2008. Comparison of forest edge effects on throughfall deposition in different forest types. *Environmental Pollution* 156 (3) : 854-861.
834. Godefroid S. et Koedam N., 2003. Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city-forest ecotone. *Landscape and Urban Planning* 65 (4) : 169-185.
835. Matlack G.R., 1994. Vegetation dynamics of the forest edge - trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82 (1) : 113-123.
836. Wuyts K., De Schrijver A., Staelens J., Van Nevel L., Adriaenssens S. et Verheyen K., 2011. Soil inorganic N leaching in edges of different forest types subject to high N deposition loads. *Ecosystems* 14 (5) : 818-834.
837. Fraver S., 1994. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in the mixed hardwood forests of the Roanoke River Basin, North-Carolina. *Conservation Biology* 8 (3) : 822-832.
838. Gonzalez M., Ladet S., Deconchat M., Cabanettes A., Alard D. et Balent G., 2010. Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants. *Forest Ecology and Management* 259 (3) : 266-274.
839. Gignac L.D. et Dale M.R.T., 2007. Effects of size, shape, and edge on vegetation in remnants of the upland boreal mixed-wood forest in agro-environments of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 85 (3) : 273-284.
840. Honnay O., Verheyen K. et Hermy M., 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161 (1-3) : 109-122.
841. Guirado M., Pino J. et Roda F., 2006. Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecology and Biogeography* 15 (1) : 50-62.
842. Ries L. et Sisk T.D., 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology* 85 (11) : 2917-2926.
843. Villaseñor N.R., Driscoll D.A., Escobar M.A., Gibbons P. et Lindenmayer D.B., 2014. Urbanization impacts on mammals across urban-forest edges and a predictive model of edge effects. *PLoS One* 9 (5) : e97036.
844. Harper K.A. et Macdonald S.E., 2011. Quantifying distance of edge influence: a comparison of methods and a new randomization method. *Ecosphere* 2 : art 94.
845. Gonzalez M., Deconchat M. et Balent G., 2009. Woody plant composition of forest layers: the importance of environmental conditions and spatial configuration. *Plant Ecology* 201 (1) : 305-318.
846. Laurance W.F., Nascimento H.E.M., Laurance S.G., Andrade A., Ewers R.M., Harms K.E., Luizao R.C.C. et Ribeiro J.E., 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *Plos One* 2 (10).
847. Alignier A. et Deconchat M., 2013. Patterns of forest vegetation responses to edge effect as revealed by a continuous approach. *Annals of Forest Science* 70 (6) : 601-609.
848. Chabrerie O., Jamoneau A., Gallet-Moron E. et Decocq G., 2013. Maturation of forest edges is constrained by neighbouring agricultural land management. *Journal of Vegetation Science* 24 (1) : 58-69.
849. 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. et Ouin A., 2018. Edge contrast does not modulate edge effect on plants and pollinators. *Basic and Applied Ecology* 27 : 83-95.
850. Laurance W.F., 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57 (2) : 205-219.
851. Laurance W.F. et Yensen E., 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55 (1) : 77-92.
852. Fletcher R.J., Ries L., Battin J. et Chalfoun A.D., 2007. The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 85 (10) : 1017-1030.
853. Ewers R.M., Thorpe S. et Didham R.K., 2007. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology* 88 (1) : 96-106.
854. Porensky L.P. et Young T.P., 2013. Edge-effect interactions in fragmented and patchy landscapes. *Conservation Biology* 27 (3) : 509-519.

855. Austen M.J., Francis C.M., Burke D.M. et Bradstreet M.S., 2001. Landscape context and fragmentation effects on forest birds in southern Ontario. *The condor* 103 (4) : 701-714.
856. Fletcher R.J., 2005. Multiple edge effects and their implications in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 74 (2) : 342-352.
857. Li Q.L., Chen J.Q., Song B., LaCroix J.J., Bresee M.K. et Radmacher J.A., 2007. Areas influenced by multiple edges and their implications in fragmented landscapes. *Forest Ecology and Management* 242 (2-3) : 99-107.
858. Ewers R.M. et Didham R.K., 2008. Pervasive impact of large-scale edge effects on a beetle community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105 (14) : 5426-5429.
859. Schneider-Maunoury L., Lefebvre V., Ewers R.M., Medina-Rangel G.F., Peres C.A., Somarriba E., Urbina-Cardona N. et Pfeifer M., 2016. Abundance signals of amphibians and reptiles indicate strong edge effects in Neotropical fragmented forest landscapes. *Biological Conservation* 200 : 207-215.
860. Lefebvre V., Pfeifer M. et Ewers R.M., 2016. BioFrag | Edge response—The BioFrag software. <https://github.com/Verol/BioFrag>. p.
861. Benitez-Lopez A., Alkemade R. et Verweij P.A., 2010. The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: A meta-analysis. *Biological Conservation* 143 (6) : 1307-1316.
862. Spellerberg I.F., 1998. Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Global Ecology and Biogeography* 7 (5) : 317-333.
863. Forman R.T.T., Sperling D., Bissonette J.A., Clevenger A.P., Cutshall C.D., Dale V.H., Fahrig L., France R., Goldman C.R., Heanue K., Jones J.A., Swanson F.J., Turrentine T. et Winter T.C., 2003. Road ecology: science and solutions. Island Press, Washington.
864. Rytwinski T. et Fahrig L., 2015. The impacts of roads and traffic on terrestrial animal populations. In : *Handbook of road ecology*, Van der Ree R., Smith D.J. et Grilo C. (Eds), p. 237-246.
865. Bennett V.J., 2017. Effects of road density and pattern on the conservation of species and biodiversity. *Current Landscape Ecology Reports* 2 (1) : 1-11.
866. Teixeira F.Z., Rytwinski T. et Fahrig L., 2020. Inference in road ecology research: what we know versus what we think we know. *Biology Letters* 16 (7) : 20200140.
867. Reed D.F., 1996. Corridors for wildlife. *Science* 271 (5246) : 132-132.
868. Tinker D.B., Resor C.A.C., Beauvais G.P., Kipfmüller K.F., Fernandes C.I. et Baker W.L., 1998. Watershed analysis of forest fragmentation by clearcuts and roads in a Wyoming forest. *Landscape Ecology* 13 (3) : 149-165.
869. Underhill J.E. et Angold P.G., 1999. Effects of roads on wildlife in an intensively modified landscape. *Environmental Reviews* 8 (1) : 21-39.
870. Fahrig L. et Rytwinski T., 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecology and Society* 14 (1) : 21.
871. Rytwinski T. et Fahrig L., 2012. Do species life history traits explain population responses to roads? A meta-analysis. *Biological Conservation* 147 (1) : 87-98.
872. Munoz P.T., Torres F.P. et Megias A.G., 2015. Effects of roads on insects: a review. *Biodiversity and Conservation* 24 (3) : 659-682.
873. Fuller L., Irwin S., Kelly T., O'Halloran J. et Oxbrough A., 2013. The importance of young plantation forest habitat and forest road-verges for grounddwelling spider diversity. *Biology and Environment* 113 B (3).
874. Jackson N.D. et Fahrig L., 2011. Relative effects of road mortality and decreased connectivity on population genetic diversity. *Biological Conservation* 144 (12) : 3143-3148.
875. Poor E.E., Loucks C., Jakes A. et Urban D.L., 2012. Comparing habitat suitability and connectivity modeling methods for conserving Pronghorn migrations. *Plos One* 7 (11).
876. Cushman S.A., Lewis J.S. et Landguth E.L., 2013. Evaluating the intersection of a regional wildlife connectivity network with highways. *Movement Ecology* : 1-12.
877. Santos S.M., Lourenço R., Mira A. et Beja P., 2013. Relative effects of road risk, habitat suitability, and connectivity on wildlife roadkills: the case of tawny owls (*Strix aluco*). *PLoS One* 8 (11) : e79967.
878. Villemey A., Jeusset A., Vargac M., Bertheau Y., Coulon A., Touroult J., Vanpeene S., Castagneyrol B., Jactel H., Witte I., Deniaud N., Flamerie De Lachapelle F., Jaslier E., Roy V., Guinard E., Le Mitouard E., Ruel V. et Sordello R., 2018. Can linear transportation infrastructure verges constitute a habitat and/or a corridor for insects in temperate landscapes? A systematic review. *Environmental Evidence* 7 (1) : 5.
879. Bolger D.T., Scott T.A. et Rotenberry J.T., 2001. Use of corridor-like landscape structures by bird and small mammal species. *Biological Conservation* 102 (2) : 213-224.
880. Tryjanowski P., Sparks T.H., Jerzak L., Rosin Z.M. et Skórka P., 2014. A paradox for conservation: electricity pylons may benefit avian diversity in intensive farmland. *Conservation Letters* 7 (1) : 34-40.

881. Wagner D.L., Ascher J.S. et Bricker N.K., 2014. A transmission right-of-way as habitat for wild bees (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) in Connecticut. *Annals of the Entomological Society of America* 107 (6) : 1110-1120, 11.
882. Clarke D.J., Pearce K.A. et White J.G., 2007. Powerline corridors: degraded ecosystems or wildlife havens? *Wildlife Research* 33 (8) : 615-626.
883. Ouédraogo D.-Y., Villemey A., Vanpeene S., Coulon A., Azambourg V., Hulard M., Guinaud E., Bertheau Y., Flamerie De Lachapelle F. et Ruel V., 2020. Can linear transportation infrastructure verges constitute a habitat and/or a corridor for vertebrates in temperate ecosystems? A systematic review. *Environmental Evidence* 9 : 1-34.
884. IUCN, 1980. World Conservation Strategy. Living Resource Conservation for Sustainable Development. IUCN, UNEP, WWF, Gland, Switzerland. p.
885. Fahrig L., 2020. Why do several small patches hold more species than few large patches? *Global Ecology and Biogeography* 29 (4) : 615-628.
886. Quinn J.F. et Harrison S.P., 1988. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia* 75 (1) : 132-140.
887. Perfecto I. et Vandermeer J., 2010. The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (13) : 5786.
888. Phalan B.T., 2018. What have we learned from the land sparing-sharing model? *Sustainability* 10 (6) : 1760.
889. Fischer J., Brosi B., Daily G.C., Ehrlich P.R., Goldman R., Goldstein J., Lindenmayer D.B., Manning A.D., Mooney H.A. et Pejchar L., 2008. Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? *Frontiers in Ecology and the Environment* 6 (7) : 380-385.
890. Bollmann K. et Braunisch V., 2013. To integrate or to segregate: balancing commodity production and biodiversity conservation in European forests. In : *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*, Kraus D. et Krumm F. (Eds). European Forest Institute, p. 18-31.
891. Doerfler I., Gossner M.M., Müller J., Seibold S. et Weisser W.W., 2018. Deadwood enrichment combining integrative and segregative conservation elements enhances biodiversity of multiple taxa in managed forests. *Biological Conservation* 228 : 70-78.
892. Saunders D.A. et Hobbs R.J., 1991. Nature Conservation 2: the Role of Corridors. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, N.S.W.
893. Hess G.R. et Fischer R.A., 2001. Communicating clearly about conservation corridors. *Landscape and Urban Planning* 55 (3) : 195-208.
894. Beier P. et Noss R.F., 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12 (6) : 1241-1252.
895. Chetkiewicz C.L.B., Clair C.C.S. et Boyce M.S., 2006. Corridors for conservation: Integrating pattern and process. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37 : 317-342.
896. Inglis G. et Underwood A., 1992. Comments on some designs proposed for experiments on the biological importance of corridors. *Conservation Biology* 6 (4) : 581-586.
897. Beier P. et Gregory A.J., 2012. Desperately seeking stable 50-year-old landscapes with patches and long, wide corridors. *Plos Biology* 10 (1).
898. Gregory A.J. et Beier P., 2014. Response variables for evaluation of the effectiveness of conservation corridors. *Conservation Biology* 28 (3) : 689-695.
899. Simberloff D., Farr J.A., Cox J. et Mehlman D.W., 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology* 6 (4) : 493-504.
900. Gilbert F., Gonzalez A. et Evans-Freke I., 1998. Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of a microecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265 (1396) : 577-582.
901. Haddad N.M., Bowne D.R., Cunningham A., Danielson B.J., Levey D.J., Sargent S. et Spira T., 2003. Corridor use by diverse taxa. *Ecology* 84 (3) : 609-615.
902. Damschen E.I., Haddad N.M., Orrock J.L., Tewksbury J.J. et Levey D.J., 2006. Corridors increase plant species richness at large scales. *Science* 313 (5791) : 1284-1286.
903. Haddad N.M., Brudvig L.A., Damschen E.I., Evans D.M., Johnson B.L., Levey D.J., Orrock J.L., Resasco J., Sullivan L.L., Tewksbury J.J., Wagner S.A. et Weldon A.J., 2014. Potential negative ecological effects of corridors. *Conservation Biology* 28 (5) : 1178-1187.
904. Resasco J., 2019. Meta-analysis on a decade of testing corridor efficacy: what new have we learned? *Current Landscape Ecology Reports* 4 (3) : 61-69.
905. Tewksbury J.J., Levey D.J., Haddad N.M., Sargent S., Orrock J.L., Weldon A., Danielson B.J., Brinkerhoff J., Damschen E.I. et Townsend P., 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 (20) : 12923-12926.

906. Orrock J.L., Danielson B.J., Burns M.J. et Levey D.J., 2003. Spatial ecology of predator–prey interactions: corridors and patch shape influence seed predation. *Ecology* 84 (10) : 2589-2599.
907. Levey D.J., Bolker B.M., Tewksbury J.J., Sargent S. et Haddad N.M., 2005. Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science* 309 (5731) : 146-148.
908. Brudvig L.A., Damschen E.I., Haddad N.M., Levey D.J. et Tewksbury J.J., 2015. The influence of habitat fragmentation on multiple plant–animal interactions and plant reproduction. *Ecology* 96 (10) : 2669-2678.
909. Weldon A.J., 2006. How corridors reduce Indigo Bunting nest success. *Conservation Biology* 20 (4) : 1300-1305.
910. Sullivan L.L., Johnson B.L., Brudvig L.A. et Haddad N.M., 2011. Can dispersal mode predict corridor effects on plant parasites? *Ecology* 92 (8) : 1559-1564.
911. Resasco J., Haddad N.M., Orrock J.L., Shoemaker D., Brudvig L.A., Damschen E.I., Tewksbury J.J. et Levey D.J., 2014. Landscape corridors can increase invasion by an exotic species and reduce diversity of native species. *Ecology* 95 (8) : 2033-2039.
912. Fletcher R.J., Burrell N.S., Reichert B.E., Vasudev D. et Austin J.D., 2016. Divergent perspectives on landscape connectivity reveal consistent effects from genes to communities. *Current Landscape Ecology Reports* 1 (2) : 67-79.
913. Fletcher R. et Fortin M.-J., 2018. Connectivity. In : *Spatial Ecology and Conservation Modeling: Applications with R*(Eds). Springer International Publishing, Cham, p. 321-367.
914. Rutz C. et Hays G.C., 2009. New frontiers in biologging science. *Biology Letters* 5 (3) : 289-292.
915. Francesco Ficetola G. et Bonin A., 2011. Conserving adaptive genetic diversity in dynamic landscapes. *Molecular Ecology* 20 (8) : 1569-1571.
916. Lowe W.H. et Allendorf F.W., 2010. What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology* 19 (15) : 3038-3051.
917. Manel S., Schwartz M.K., Luikart G. et Taberlet P., 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution* 18 (4) : 189-197.
918. Manel S. et Holderegger R., 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology & Evolution* 28 (10) : 614-621.
919. Segelbacher G., Cushman S.A., Epperson B.K., Fortin M.J., Francois O., Hardy O.J., Holderegger R., Taberlet P., Waits L.P. et Manel S., 2010. Applications of landscape genetics in conservation biology: concepts and challenges. *Conservation Genetics* 11 (2) : 375-385.
920. Balkenhol N., Gugerli F., Cushman S.A., Waits L.P., Coulon A., Arntzen J., Holderegger R. et Wagner H.H., 2009. Identifying future research needs in landscape genetics: where to from here? *Landscape Ecology* 24 (4) : 455.
921. Landguth E., Cushman S., Schwartz M., McKelvey K., Murphy M. et Luikart G., 2010. Quantifying the lag time to detect barriers in landscape genetics. *Molecular Ecology* 19 (19) : 4179-4191.
922. Rezvani A., Malakoutikhah S., Fakheran S., Soffianian A., Hemami M.-R. et Senn J., 2020. Comparing landscape suitability and permeability with and without migration data: the influence of species movement behavior. *Turkish Journal of Zoology* 44 (4) : 335-345.
923. Dale M.R., Dixon P., Fortin M.J., Legendre P., Myers D.E. et Rosenberg M.S., 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25 (5) : 558-577.
924. Kindlmann P. et Burel F., 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape ecology* 23 (8) : 879-890.
925. Adriaenssens F., Chardon J.P., De Blust G., Swinnen E., Villalba S., Gulinck H. et Matthysen E., 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64 (4) : 233-247.
926. Pinto N. et Keitt T.H., 2009. Beyond the least-cost path: evaluating corridor redundancy using a graph-theoretic approach. *Landscape Ecology* 24 (2) : 253-266.
927. Theobald D.M., 2006. Exploring the functional connectivity of landscapes using landscape networks. In : *Connectivity Conservation*, Crooks K.R. et Sanjayan M. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge, p. 416-444.
928. McRae B.H., Dickson B.G., Keitt T.H. et Shah V.B., 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology* 89 (10) : 2712-2724.
929. Ovaskainen O., Luoto M., Ikonen I., Rekola H., Meyke E. et Kuussaari M., 2008. An empirical test of a diffusion model: predicting clouded apollo movements in a novel environment. *The American Naturalist* 171 (5) : 610-619.
930. Grimm V. et Railsback S.F., 2005. Individual-based modeling and ecology. Princeton University Press.
931. Bunn A.G., Urban D.L. et Keitt T.H., 2000. Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management* 59 (4) : 265-278.
932. Urban D. et Keitt T., 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology* 82 (5) : 1205-1218.
933. Drielsma M. et Ferrier S., 2009. Rapid evaluation of metapopulation persistence in highly variegated landscapes. *Biological Conservation* 142 (3) : 529-540.

934. Carroll C., Noss R.F., Paquet P.C. et Schumaker N.H., 2003. Use of population viability analysis and reserve selection algorithms in regional conservation plans. *Ecological Applications* 13 (6) : 1773-1789.
935. Naujokaitis-Lewis I.R., Curtis J.M., Arcese P. et Rosenfeld J., 2009. Sensitivity analyses of spatial population viability analysis models for species at risk and habitat conservation planning. *Conservation Biology* 23 (1) : 225-229.
936. Caswell H., 2006. Matrix population models. John Wiley & Sons Ltd, Hoboken, New Jersey, USA.
937. Caswell H., 2007. Sensitivity analysis of transient population dynamics. *Ecology Letters* 10 (1) : 1-15.
938. Jacobi M.N. et Jonsson P.R., 2011. Optimal networks of nature reserves can be found through eigenvalue perturbation theory of the connectivity matrix. *Ecological Applications* 21 (5) : 1861-1870.
939. Vogt P., Ferrari J.R., Lookingbill T.R., Gardner R.H., Riitters K.H. et Ostapowicz K., 2009. Mapping functional connectivity. *Ecological Indicators* 9 (1) : 64-71.
940. Vogt P. et Riitters K., 2017. GuidosToolbox: universal digital image object analysis. *European Journal of Remote Sensing* 50 (1) : 352-361.
941. McGarigal K., 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
942. Ray N., 2005. PATHMATRIX: a geographical information system tool to compute effective distances among samples. *Molecular Ecology Notes* 5 (1) : 177-180.
943. Moilanen A., 2007. Landscape Zonation, benefit functions and target-based planning: Unifying reserve selection strategies. *Biological Conservation* 134 (4) : 571-579.
944. Watts M.E., Ball I.R., Stewart R.S., Klein C.J., Wilson K., Steinback C., Lourival R., Kircher L. et Possingham H.P., 2009. Marxan with Zones: Software for optimal conservation based land- and sea-use zoning. *Environmental Modelling & Software* 24 (12) : 1513-1521.
945. Daigle R.M., Metaxas A., Balbar A.C., McGowan J., Trembl E.A., Kuempel C.D., Possingham H.P. et Beger M., 2020. Operationalizing ecological connectivity in spatial conservation planning with Marxan Connect. *Methods in Ecology and Evolution* 11 (4) : 570-579.
946. Ciarleglio M., Wesley Barnes J. et Sarkar S., 2009. ConsNet: new software for the selection of conservation area networks with spatial and multi-criteria analyses. *Ecography* 32 (2) : 205-209.
947. Landguth E.L., Hand B.K., Glassy J., Cushman S.A. et Sawaya M.A., 2012. UNICOR: a species connectivity and corridor network simulator. *Ecography* 35 (1) : 9-14.
948. Saura S. et Torné J., 2009. Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling & Software* 24 (1) : 135-139.
949. McRae B.H. et Kavanagh D.M., 2011. Linkage mapper connectivity analysis software, Seattle WA.
950. Foltête J.-C., Clauzel C. et Vuidel G., 2012. A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling & Software* 38 : 316-327.
951. Foltête J.-C., Vuidel G., Savary P., Clauzel C., Sahraoui Y., Girardet X. et Bourgeois M., 2021. Graphab: An application for modeling and managing ecological habitat networks. *Software Impacts* : 100065.
952. Dickson B.G., Albano C.M., Anantharaman R., Beier P., Fargione J., Graves T.A., Gray M.E., Hall K.R., Lawler J.J. et Leonard P.B., 2019. Circuit-theory applications to connectivity science and conservation. *Conservation biology* 33 (2) : 239-249.
953. McRae B.H., 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60 (8) : 1551-1561.
954. McRae B.H. et Beier P., 2007. Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104 (50) : 19885-19890.
955. McRae B., Shah V. et Mohapatra T., 2013. Circuitscape 4 user guide. The Nature Conservancy.
956. Early R. et Thomas C.D., 2007. Multispecies conservation planning: Identifying landscapes for the conservation of viable populations using local and continental species priorities. *Journal of Applied Ecology* 44 (2) : 253-262.
957. Moilanen A., 2005. Methods for reserve selection: interior point search. *Biological Conservation* 124 (4) : 485-492.
958. Leonard P.B., Duffy E.B., Baldwin R.F., McRae B.H., Shah V.B. et Mohapatra T.K., 2017. gflow: software for modelling circuit theory-based connectivity at any scale. *Methods in Ecology and Evolution* 8 (4) : 519-526.
959. Ribeiro J.W., Silveira dos Santos J., Dodonov P., Martello F., Brandão Niebuhr B. et Ribeiro M.C., 2017. LandScape Corridors (lscorridors): a new software package for modelling ecological corridors based on landscape patterns and species requirements. *Methods in Ecology and Evolution* 8 (11) : 1425-1432.
960. van Etten J., 2017. R Package gdistance: distances and routes on geographical grids. *Journal of Statistical Software* 76 (13) : 1-21.
961. Mestre F., Ascensão F. et Barbosa A.M., 2019. gDefrag: A graph-based tool to help defragmenting landscapes divided by linear infrastructures. *Ecological Modelling* 392 : 1-5.

962. Pomianowski W. et Solon J., 2020. Modelling patch mosaic connectivity and ecological corridors with GraphScape. *Environmental Modelling & Software* : 104757.
963. Wanghe K., Guo X., Wang M., Zhuang H., Ahmad S., Khan T.U., Xiao Y., Luan X. et Li K., 2020. Gravity model toolbox: An automated and open-source ArcGIS tool to build and prioritize ecological corridors in urban landscapes. *Global Ecology and Conservation* 22 : e01012.
964. Chubaty A.M., Galpern P. et Doctolero S.C., 2020. The r toolbox grainscape for modelling and visualizing landscape connectivity using spatially explicit networks. *Methods in Ecology and Evolution* 11 (4) : 591-595.
965. Godínez-Gómez O. et Correa Ayram C.A., 2020. Makurhini: Analyzing landscape connectivity (<https://connectscape.github.io/Makurhini/>). p.
966. Moulherat S., Bestion E., Baguette M., Moulherat M., Palmer S.C.F., Travis J.M.J. et Clobert J., 2020. MetaConnect, a new platform for population viability modelling to assist decision makers in conservation and urban planning. *bioRxiv* : 2019.12.30.890921.
967. Calabrese J.M. et Fagan W.F., 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2 (10) : 529-536.
968. Minor E.S. et Urban D.L., 2007. Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in conservation planning. *Ecological Applications* 17 (6) : 1771-1782.
969. Pascual-Hortal L. et 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 (7) : 959-967.
970. Saura S. et Rubio L., 2010. A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography* 33 (3) : 523-537.
971. Saura S. et 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 (2-3) : 91-103.
972. Avon C. et Bergès L., 2013. Outils d'analyse de la connectivité des habitats. Rapport projet DIACOFOR Convention DEB-MEDDE / Irstea. Irstea, Aix-en-Provence. 31 p.
973. Pascual-Hortal L. et Saura S., 2008. Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research* 127 (1) : 23-31.
974. Fu W., Liu S.L., Degloria S.D., Dong S.K. et Beazley R., 2010. Characterizing the "fragmentation-barrier" effect of road networks on landscape connectivity: A case study in Xishuangbanna, Southwest China. *Landscape and Urban Planning* 95 (3) : 122-129.
975. Gurrutxaga M., Rubio L. et Saura S., 2011. Key connectors in protected forest area networks and the impact of highways: A transnational case study from the Cantabrian Range to the Western Alps (SW Europe). *Landscape and Urban Planning* 101 (4) : 310-320.
976. Clauzel C., Girardet X. et Foltete J.C., 2013. Impact assessment of a high-speed railway line on species distribution: Application to the European tree frog (*Hyla arborea*) in Franche-Comté. *Journal of Environmental Management* 127 : 125-134.
977. Girardet X., Foltête J.-C. et Clauzel C., 2013. Designing a graph-based approach to landscape ecological assessment of linear infrastructures. *Environmental Impact Assessment Review* 42 : 10-17.
978. Gurrutxaga M. et Saura S., 2014. Prioritizing highway defragmentation locations for restoring landscape connectivity. *Environmental Conservation* 41 (2) : 157-164.
979. Urban D.L., Minor E.S., Tremblay E.A. et Schick R.S., 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters* 12 (3) : 260-273.
980. Galpern P., Manseau M. et Fall A., 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation* 144 (1) : 44-55.
981. Foltête J.-C., Girardet X. et Clauzel C., 2014. A methodological framework for the use of landscape graphs in land-use planning. *Landscape and Urban Planning* 124 : 140-150.
982. Baranyi G., Saura S., Podani J. et Jordan F., 2011. Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators* 11 (5) : 1301-1310.
983. Rayfield B., Fortin M.J. et Fall A., 2011. Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology* 92 (4) : 847-858.
984. Benedek Z., Nagy A., Rác I.A., Jordán F. et Varga Z., 2011. Landscape metrics as indicators: quantifying habitat network changes of a bush-cricket *Pholidoptera transsylvanica* in Hungary. *Ecological Indicators* 11 (3) : 930-933.
985. Cantwell M.D. et Forman R.T.T., 1993. Landscape graphs - Ecological modeling with graph-theory to detect configurations common to diverse landscapes. *Landscape Ecology* 8 (4) : 239-255.
986. Jordan F., Magura T., Tothmeresz B., Vasas V. et Kodobocz V., 2007. Carabids (Coleoptera : Carabidae) in a forest patchwork: a connectivity analysis of the Bereg Plain landscape graph. *Landscape Ecology* 22 (10) : 1527-1539.

987. Foltête J.-C., Clauzel C., Vuidel G. et Tournant P., 2012. Integrating graph-based connectivity metrics into species distribution models. *Landscape Ecology* 27 (4) : 557-569.
988. Bodin O. et Norberg J., 2007. A network approach for analyzing spatially structured populations in fragmented landscape. *Landscape Ecology* 22 (1) : 31-44.
989. Economo E.P. et Keitt T.H., 2010. Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. *Oikos* 119 (8) : 1355-1363.
990. Estrada E. et Bodin O., 2008. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications* 18 (7) : 1810-1825.
991. Newman M.E., 2005. A measure of betweenness centrality based on random walks. *Social networks* 27 (1) : 39-54.
992. Economo E.P. et Keitt T.H., 2008. Species diversity in neutral metacommunities: a network approach. *Ecology letters* 11 (1) : 52-62.
993. Jantz P. et Goetz S., 2008. Using widely available geospatial data sets to assess the influence of roads and buffers on habitat core areas and connectivity. *Natural Areas Journal* 28 (3) : 261-274.
994. Kininmonth S.J., De'ath G. et Possingham H.P., 2010. Graph theoretic topology of the Great but small Barrier Reef world. *Theoretical Ecology* 3 (2) : 75-88.
995. Lookingbill T.R., Gardner R.H., Ferrari J.R. et Keller C.E., 2010. Combining a dispersal model with network theory to assess habitat connectivity. *Ecological Applications* 20 (2) : 427-441.
996. Freeman L.C., 1977. A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* 40 : 35-41.
997. Brooks C.P., Antonovics J. et Keitt T.H., 2008. Spatial and temporal heterogeneity explain disease dynamics in a spatially explicit network model. *American Naturalist* 172 (2) : 149-159.
998. Jordán F., Báldi A., Orci K.M., Rácz I. et Varga Z., 2003. Characterizing the importance of habitat patches and corridors in maintaining the landscape connectivity of a Pholidoptera transsylvanica (Orthoptera) metapopulation. *Landscape Ecology* 18 (1) : 83-92.
999. Ferrari J.R., Lookingbill T.R. et Neel M.C., 2007. Two measures of landscape-graph connectivity: assessment across gradients in area and configuration. *Landscape Ecology* 22 (9) : 1315-1323.
1000. Minor E.S. et Urban D.L., 2008. A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation Biology* 22 (2) : 297-307.
1001. Saura S., Estreguil C., Mouton C. et Rodriguez-Freire M., 2011. Network analysis to assess landscape connectivity trends: Application to European forests (1990-2000). *Ecological Indicators* 11 (2) : 407-416.
1002. Treml E.A., Halpin P.N., Urban D.L. et Pratson L.F., 2008. Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology* 23 (SUPPL. 1) : 19-36.
1003. Bodin O. et Saura S., 2010. Ranking individual habitat patches as connectivity providers: Integrating network analysis and patch removal experiments. *Ecological Modelling* 221 (19) : 2393-2405.
1004. Beier P. et Loe S., 1992. A checklist for evaluating impacts to wildlife movement corridors. *Wildlife Society Bulletin* 20 (4) : 434-440.
1005. Saura S., Bodin O. et Fortin M.J., 2014. Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology* 51 (1) : 171-182.
1006. Moilanen A., 2011. On the limitations of graph-theoretic connectivity in spatial ecology and conservation. *Journal of Applied Ecology* 48 (6) : 1543-1547.
1007. Gosselin M. et Laroussinie O., 2004. Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver. Synthèse bibliographique. Cemagref Editions, Antony.
1008. Gosselin M. et Paillet Y., 2017. Mieux intégrer la biodiversité dans la gestion forestière. Editions Quae, Versailles.
1009. Parviainen J., 2005. Virgin and natural forests in the temperate zone of Europe. *Forest Snow and Landscape Research* 79 (1-2) : 9-18.
1010. Angelstam P.K., 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9 (4) : 593-602.
1011. Wesolowski T., 2005. Virtual conservation: How the European Union is turning a blind eye to its vanishing primeval forests. *Conservation Biology* 19 (5) : 1349-1358.
1012. Bengtsson J., Nilsson S.G., Franc A. et Menozzi P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132 (1) : 39-50.
1013. Emborg J., Christensen M. et Heilmann-Clausen J., 2000. The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 126 (2) : 173-189.

1014. Larrieu L., Cabanettes A., Gonin P., Lachat T., Paillet Y., Winter S., Bouget C. et Deconchat M., 2014. Deadwood and tree microhabitat dynamics in unharvested temperate mountain mixed forests: A life-cycle approach to biodiversity monitoring. *Forest Ecology and Management* 334 : 163-173.
1015. Paillet Y., Archaux F., Boulanger V., Debaive N., Fuhr M., Gilg O., Gosselin F. et Guilbert E., 2017. Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *Forest Ecology and Management* 389 : 176-186.
1016. Kuuluvainen T., Penttinen A., Leinonen K. et Nygren M., 1996. Statistical opportunities for comparing stand structural heterogeneity in managed and primeval forests: an example from boreal spruce forest in southern Finland. *Silva Fennica* 30 (2-3) : 315-328.
1017. Commarmot B., Bachofen H., Bundziak Y., Bürgi A., Ramp B., Shparyk Y., Sukhariuk D., Viter R. et Zingg A., 2005. Structures of virgin and managed beech forests in Uholka (Ukraine) and Sihlwald (Switzerland): a comparative study. *Forest Snow and Landscape Research* 79 (1/2) : 45-56.
1018. Økland T., Rydgren K., Økland R.H., Storaunet K.O. et Rolstad J., 2003. Variation in environmental conditions, understorey species number, abundance and composition among natural and managed *Picea abies* forest stands. *Forest ecology and management* 177 (1-3) : 17-37.
1019. Schmidt W., 2005. Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. *For. Snow Landsc. Res* 79 (1-2) : 111-125.
1020. Väisänen R., Biström O. et Heliövaara K., 1993. Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests? *Biodiversity & Conservation* 2 (2) : 95-113.
1021. Desender K., Eryvynck A. et Tack G., 1999. Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. *Belgian Journal of Zoology* 129 (1) : 139-155.
1022. Peterken G., 1981. Woodland conservation and management. Chapman et Hall, London, UK.
1023. Parviainen J., Bücking W., Vandekerkhove K., Schuck A. et Päivinen R., 2000. Strict forest reserves in Europe: efforts to enhance biodiversity and research on forests left for free development in Europe (EU-COST-Action E4). *Forestry* 73 (2) : 107-118.
1024. Stephens S.S. et Wagner M.R., 2007. Forest plantations and biodiversity: A fresh perspective. *Journal of Forestry* 105 (6) : 307-313.
1025. Arnqvist G. et Wooster D., 1995. Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 10 (6) : 236-240.
1026. Gurevitch J. et Hedges L.V., 1999. Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology* 80 (4) : 1142-1149.
1027. Gurevitch J., Curtis P.S. et Jones M.H., 2001. Meta-analysis in ecology. In : *Advances in Ecological Research*(Eds). Academic Press, p. 199-247.
1028. Pullin A.S. et Stewart G.B., 2006. Guidelines for systematic review in conservation and environmental management. *Conservation biology* 20 (6) : 1647-1656.
1029. Halme P., Toivanen T., Honkanen M., Kotiaho J.S., Mönkkönen M. et Timonen J., 2010. Flawed meta-analysis of biodiversity effects of forest management. *Conservation Biology* 24 (4) : 1154-1156.
1030. 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. et Virtanen R., 2010. Compromises in data selection in a meta-analysis of biodiversity in managed and unmanaged forests: response to Halme et al. *Conservation Biology* 24 (4) : 1157-1160.
1031. Lelli C., Bruun H.H., Chiarucci A., Donati D., Frascaroli F., Fritz Ö., Goldberg I., Nascimbene J., Tøttrup A.P., Rahbek C. et Heilmann-Clausen J., 2019. Biodiversity response to forest structure and management: Comparing species richness, conservation relevant species and functional diversity as metrics in forest conservation. *Forest Ecology and Management* 432 : 707-717.
1032. Barbier S., Balandier P. et Gosselin F., 2009. Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review. *Annals of Forest Science* 66 (6).
1033. MCPFE, 2003. Improved pan-European indicators for sustainable forest management. In : *Fourth ministerial conference on the protection of forests in Europe. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe*. Vienna, Austria.
1034. MAAF et IGN, 2016. Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines, édition 2015, Résultats. MAAF, IGN. 343 p.
1035. Barbier S., Chevalier R., Loussot P., Bergès L. et 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.
1036. Barbier S., 2007. Influence de la diversité, de la composition et de l'abondance des essences forestières sur la diversité floristique des forêts tempérées. Thèse de Doctorat, Ecologie, Université d'Orléans, 273 p.
1037. Michalet R., Rolland C., Joud D., Gafta D. et Callaway R., 2003. Associations between canopy and understory species increase along a rainshadow gradient in the Alps: habitat heterogeneity or facilitation? *Plant Ecology* 165 (2) : 145-160.

1038. Korb J.E., Daniels M.L., Laughlin D.C. et Fulé P.Z., 2007. Understory communities of warm-dry, mixed-conifer forests in southwestern Colorado. *The Southwestern Naturalist* 52 (4) : 493-503.
1039. Rameau J.C., Mansion D. et Dumé G., 1989. Flore forestière française Tome 1, Plaines et collines. Institut pour le Développement Forestier.
1040. Betts M.G., Diamond A.W., Forbes G.J., Frego K., Loo J.A., Matson B., Roberts M.R., Villard M.A., Wissink R. et Wuest L., 2005. Plantations and biodiversity: A comment on the debate in New Brunswick. *Forestry Chronicle* 81 (2) : 265-269.
1041. Sonohat G., Balandier P. et Ruchaud F., 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science* 61 (7) : 629-641.
1042. Brewer R., 1980. A half-century of changes in the herb layer of a climax deciduous forest in Michigan. *The Journal of Ecology* : 823-832.
1043. Ponge J.F., Chevalier R. et Loussot P., 2002. Humus index: An integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Science Society of America Journal* 66 (6) : 1996-2001.
1044. Daubenmire R. et Daubenmire J.B., 1968. Forest vegetation of eastern Washington and northern Idaho. Washington State University, College of Agriculture, Washington Agricultural Experiment Station, Pullman, WA. 104 p.
1045. Glenn-Lewin D.C., 1977. Species diversity in North American temperate forests. *Vegetatio* 33 (2-3) : 153-162.
1046. Ewald J., 2002. Multiple controls of understory plant richness in mountain forests of the Bavarian Alps. *Phytocoenologia* 32 (1) : 85-100.
1047. Rogers D.A., Rooney T.P., Olson D. et Waller D.M., 2008. Shifts in southern Wisconsin forest canopy and understory richness, composition, and heterogeneity. *Ecology* 89 (9) : 2482-2492.
1048. Spies T., 1997. Forest stand structure, composition, and function. In : *Creating a forestry for the 21st century: the science of ecosystem management*, Kohn K. et Franklin J.F. (Eds). Island Press, Washington DC, p. 11-30.
1049. Julve P., 2011. Baseflor. Available at: <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm> (accessed October 2011). p.
1050. Burrascano S., Ripullone F., Bernardo L., Borghetti M., Carli E., Colangelo M., Gangale C., Gargano D., Gentilesca T., Luzzi G., Passalacqua N., Pelle L., Rivelli A.R., Sabatini F.M., Schettino A., Siclari A., Uzunov D. et Blasi C., 2018. It's a long way to the top: Plant species diversity in the transition from managed to old-growth forests. *Journal of Vegetation Science* 29 (1) : 98-109.
1051. Boch S., Prati D., Muller J., Socher S., Baumbach H., Buscot F., Gockel S., Hemp A., Hessenmoller D., Kalko E.K.V., Linsenmair K.E., Pfeiffer S., Pommer U., Schoning I., Schulze E.D., Seilwinder C., Weisser W.W., Wells K. et Fischer M., 2013. High plant species richness indicates management-related disturbances rather than the conservation status of forests. *Basic and Applied Ecology* 14 (6) : 496-505.
1052. Saetre P., Saetre L.S., Brandtberg P.-O., Lundkvist H. et Bengtsson J., 1997. Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce-birch stands. *Canadian Journal of Forest Research* 27 (12) : 2034-2042.
1053. Ewald J., 2000. The influence of coniferous canopies on understory vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Applied Vegetation Science* 3 (1) : 123-134.
1054. Müller J., Boch S., Prati D., Socher S.A., Pommer U., Hessenmüller D., Schall P., Schulze E.D. et Fischer M., 2019. Effects of forest management on bryophyte species richness in Central European forests. *Forest Ecology and Management* 432 : 850-859.
1055. Wencélius F., 2002. Tempêtes de décembre 1999 : évaluation des dégâts forestiers par l'Inventaire forestier national. *Revue Forestière Française* 54 (n° spécial) : 20-30.
1056. Mitchell S.J., 2012. Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 86 (2) : 147-157.
1057. Palisaar J. et Poschod, 2000. Bryophyte diversity in cleared and uncleared windthrow gaps and the adjacent forest stands in the Bavarian Forest National Park, SE Germany. *Lindbergia* 26 (1) : 46-47.
1058. Greenberg C.H., 2002. Response of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) to coarse woody debris and microsite use in southern Appalachian treefall gaps. *Forest Ecology and Management* 164 (1) : 57-66.
1059. Blake J.G. et Hoppes W.G., 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. *The Auk* 103 (2) : 328-340.
1060. Greenberg C.H., 2001. Response of reptile and amphibian communities to canopy gaps created by wind disturbance in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 148 (1) : 135-144.
1061. Arpin P., Ponge J.-F., Faille A. et Blandin P., 1998. Diversity and dynamics of eco-units in the biological reserves of the Fontainebleau Forest (France): Contribution of soil biology to a functional approach. *European Journal of Soil Biology* 34 (4) : 167-177.
1062. Nachtergale L., Ghekiere K., De Schrijver A., Muys B., Luysaert S. et Lust N., 2002. Earthworm biomass and species diversity in windthrow sites of a temperate lowland forest. *Pedobiologia* 46 (5) : 440-451.

1063. Bouget C. et Duelli P., 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation* 118 (3) : 281-299.
1064. Bergès L., 2000. Sensibilité des peuplements forestiers face aux dégâts du vent : influences conjointes de la station et de la structure sur la résistance de diverses essences forestières. *Dossier de l'environnement de l'INRA* 20 : 140-152.
1065. Lindenmayer D., Thorn S. et Banks S., 2017. Please do not disturb ecosystems further. *Nature Ecology & Evolution* 1 (2) : 0031.
1066. Gustafsson L., Baker S.C., Bauhus J., Beese W.J., Brodie A., Kouki J., Lindenmayer D.B., Lohmus A., Pastur G.M., Messier C., Neyland M., Palik B., Sverdrup-Thygeson A., Volney W.J.A., Wayne A. et Franklin J.F., 2012. Retention forestry to maintain multifunctional forests: a world perspective. *Bioscience* 62 (7) : 633-645.
1067. Fedrowitz K., Koricheva J., Baker S.C., Lindenmayer D.B., Palik B., Rosenvald R., Beese W., Franklin J.F., Kouki J., Macdonald E., Messier C., Sverdrup-Thygeson A. et Gustafsson L., 2014. Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 51 (6) : 1669-1679.
1068. Gosselin M., 2000. Tempêtes et biodiversité : aubaine ou déveine ? In : *Les écosystèmes forestiers dans les tempêtes*, Bergonzini J.C. et Laroussinie O. (Eds). GIP Ecofor, Paris, p. 77-90.
1069. ONF, 2001. Pour une stratégie de reconstitution durable. Reconstitution des forêts après tempête. Guide. ONF, Direction Technique, Paris. 148 p.
1070. Gosselin F., Bergès L., Bouget C., Perdereau E., Thuault F., Dumas Y., Goujon G., Moliard C. et Legoff G., 2008. Réponse de la biodiversité aux chablis en Brie : influence de l'exploitation et de la taille des trouées. *Forêt Entreprise* 183 : 28-32.
1071. Barden L.S., 1981. Forest development in canopy gaps of a diverse hardwood forest of the southern Appalachian Mountains. *Oikos* : 205-209.
1072. Canham C.D. et Marks P.L., 1985. The response of woody plants to disturbance patterns of establishment and growth. In : *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, Pickett S.T.A. et White P.S. (Eds). Academic Press, New York, p. 197-216.
1073. Runkle J.R., 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* 62 (4) : 1041-1051.
1074. Spies T.A. et Franklin J.F., 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology* 70 (3) : 543-545.
1075. Zhu J., Lu D. et Zhang W., 2014. Effects of gaps on regeneration of woody plants: a meta-analysis. *Journal of Forestry Research* 25 (3) : 501-510.
1076. Muscolo A., Bagnato S., Sidari M. et Mercurio R., 2014. A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal of Forestry Research* 25 (4) : 725-736.
1077. Denslow J.S., 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (2) : 47-55.
1078. Ricklefs R.E., 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist* 111 (978) : 376-381.
1079. Busing R.T. et White P.S., 1997. Species diversity and small-scale disturbance in an old-growth temperate forest: a consideration of gap partitioning concepts. *Oikos* : 562-568.
1080. McClure J.W. et Lee T.D., 1993. Small-scale disturbance in a northern hardwoods forest: effects on tree species abundance and distribution. *Canadian Journal of Forest Research* 23 (7) : 1347-1360.
1081. Van Couwenberghe R., Collet C., Lacombe E., Pierrat J.C. et Gégout J.C., 2010. Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests. *Forest Ecology and Management* 260 (1) : 146-154.
1082. Whitmore T.C., 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70 (3) : 536-538.
1083. Gray A.N. et Spies T.A., 1996. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *Journal of ecology* : 635-645.
1084. Holladay C.-A., Kwit C. et Collins B., 2006. Woody regeneration in and around aging southern bottomland hardwood forest gaps: effects of herbivory and gap size. *Forest Ecology and Management* 223 (1-3) : 218-225.
1085. Hubbell S.P., Foster R.B., O'Brien S.T., Harms K.E., Condit R., Wechsler B., Wright S.J. et de Lao S.L., 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283 (5401) : 554-557.
1086. Dietze M.C. et Clark J.S., 2008. Changing the gap dynamics paradigm: vegetative regeneration control on forest response to disturbance. *Ecological Monographs* 78 (3) : 331-347.
1087. Moore M.R. et Vankat J.L., 1986. Responses of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech-maple forest. *American Midland Naturalist* : 336-347.
1088. Collins B. et Pickett S., 1988. Demographic responses of herb layer species to experimental canopy gaps in a northern hardwoods forest. *Journal of Ecology* 76 (2) : 437-450.
1089. Goldblum D., 1997. The effects of treefall gaps on understory vegetation in New York State. *Journal of Vegetation Science* 8 (1) : 125-132.

1090. Degen T., Devillez F. et Jacquemart A.-L., 2005. Gaps promote plant diversity in beech forests (Luzulo-Fagetum), North Vosges, France. *Annals of Forest Science* 62 (5) : 429-440.
1091. Fahey R.T. et Puettmann K.J., 2007. Ground-layer disturbance and initial conditions influence gap partitioning of understorey vegetation. *Journal of Ecology* 95 (5) : 1098-1109.
1092. Naaf T. et Wulf M., 2007. Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. *Forest Ecology and Management* 244 (1-3) : 141-149.
1093. Kern C.C., Montgomery R.A., Reich P.B. et Strong T.F., 2013. Canopy gap size influences niche partitioning of the ground-layer plant community in a northern temperate forest. *Journal of Plant Ecology* 6 (1) : 101-112.
1094. Schumann M.E., White A.S. et Witham J.W., 2003. The effects of harvest-created gaps on plant species diversity, composition, and abundance in a Maine oak-pine forest. *Forest Ecology and Management* 176 (1-3) : 543-561.
1095. Bouget C., 2005. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests - Part I: Do environmental changes induce a gap effect? *Forest Ecology and Management* 216 (1-3) : 1-14.
1096. Bouget C., 2005. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests - Part II: Effects of gap size and gap isolation. *Forest Ecology and Management* 216 (1-3) : 15-27.
1097. Thuault F., 2003. Réponse à court terme de la biodiversité floristique à l'échelle des micro-habitats dans les trouées de chablis en Brie Francilienne (77). Rapport de stage long de 2ème année, INA-PG, 93 p.
1098. Becker M., 1980. Influence du traitement sylvicole sur la flore forestière : cas de la futaie et du taillis-sous-futaie. *Vegetatio* 40 (3) : 155-161.
1099. Decocq G., Aubert M., Dupont F., Alard D., Saguez R., Wattez-Franger A., De Foucault B., Delelis-Dusollier A. et Bardat J., 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology* 41 (6) : 1065-1079.
1100. Van Calster H., Chevalier R., Van Wyngene B., Archaux F., Verheyen K. et 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 (2) : 251-260.
1101. Strubelt I., Diekmann M., Griesse D. et Zacharias D., 2019. Inter-annual variation in species composition and richness after coppicing in a restored coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management* 432 : 132-139.
1102. Dauffy-Richard E., Bergès L., Bonneil P., Chevalier R. et Gosselin F., 2010. Conversion de chênaies en futaie régulière : quel impact sur la biodiversité ? Illustration en forêt domaniale de Montargis. *RDV Techniques ONF* 5 hors série : 36-44.
1103. Chevalier R., 2003. Sylviculture du chêne et biodiversité végétale spécifique. Etude d'une forêt en conversion vers la futaie régulière : la forêt domaniale de Montargis (45). Mémoire EPHE, Cemagref, 111 p.
1104. Richard E., 2004. Réponse des communautés de carabiques à la conversion en futaie régulière de chêne : aspects écologiques et méthodologiques. Thèse de Doctorat, Sciences de l'Environnement, ENGREF, 446+164 p.
1105. Bonneil P., 2005. Diversité et structure des communautés de Lépidoptères nocturnes en chênaie de plaine dans un contexte de conversion vers la futaie régulière. Thèse de Doctorat, Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 227 p.
1106. Duffy D.C. et Meier A.J., 1992. Do Appalachian herbaceous understories ever recover from clearcutting? *Conservation Biology* 6 (2) : 196-201.
1107. Godefroid S., Rucquoi S. et Koedam N., 2005. To what extent do forest herbs recover after clearcutting in beech forest? *Forest Ecology and Management* 210 (1-3) : 39-53.
1108. Lovett-Doust J. et Kuntz K., 2001. Land ownership and other landscape-level effects on biodiversity in southern Ontario's Niagara Escarpment Biosphere Reserve, Canada. *Landscape Ecology* 16 (8) : 743-755.
1109. Wimberly M.C. et Ohmann J.L., 2004. A multi-scale assessment of human and environmental constraints on forest land cover change on the Oregon (USA) coast range. *Landscape Ecology* 19 (6) : 631-646.
1110. Ohmann J.L., Gregory M.J. et Spies T.A., 2007. Influence of environment, disturbance, and ownership on forest vegetation of Coastal Oregon. *Ecological Applications* 17 (1) : 18-33.
1111. Stanfield B.J., Bliss J.C. et Spies T.A., 2002. Land ownership and landscape structure: a spatial analysis of sixty-six Oregon (USA) Coast Range watersheds. *Landscape Ecology* 17 (8) : 685-697.
1112. Ko D.W. et He H.S., 2011. Characterizing the historical process of private forestland ownership parcelization and aggregation in the Missouri Ozarks, USA, from 1930 to 2000. *Landscape and Urban Planning* 102 (4) : 262-270.
1113. Johann F. et Schaich H., 2016. Land ownership affects diversity and abundance of tree microhabitats in deciduous temperate forests. *Forest Ecology and Management* 380 : 70-81.
1114. Flensted K.K., Bruun H.H., Ejrnæs R., Eskildsen A., Thomsen P.F. et Heilmann-Clausen J., 2016. Red-listed species and forest continuity – A multi-taxon approach to conservation in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 378 : 144-159.
1115. Mölder A., 2016. Small forest parcels, management diversity and valuable coppice habitats: An 18th century political compromise in the Osnabrück region (NW Germany) and its long-lasting legacy. *IForest* 9 (4) : 518-528.

1116. Cervellini M., Fiorini S., Cavicchi A., Campetella G., Simonetti E., Chelli S., Canullo R. et Gimona A., 2017. Relationships between understory species specialists and local management practices in coppiced forests – Evidence from the Italian Apennines. *Forest Ecology and Management* 385 : 35-45.
1117. Lovett-Doust J., Biernacki M., Page R., Chan M., Natgunarajah R. et Timis G., 2003. Effects of land ownership and landscape-level factors on rare-species richness in natural areas of southern Ontario, Canada. *Landscape Ecology* 18 (6) : 621-633.
1118. Maltamo M., Uuttera J. et Kuusela K., 1997. Differences in forest stand structure between forest ownership groups in central Finland. *Journal of Environmental Management* 51 (2) : 145-167.
1119. Zmihorski M., Chylarecki P., Rejt L. et Mazgajski T.D., 2010. The effects of forest patch size and ownership structure on tree stand characteristics in a highly deforested landscape of central Poland. *European Journal of Forest Research* 129 (3) : 393-400.
1120. Riitters K.H., Coulston J.W. et Wickham J.D., 2012. Fragmentation of forest communities in the eastern United States. *Forest Ecology and Management* 263 : 85-93.
1121. Lunt I.D. et Spooner P.G., 2005. Using historical ecology to understand patterns of biodiversity in fragmented agricultural landscapes. *Journal of Biogeography* 32 (11) : 1859-1873.
1122. Wulf M., 2003. Forest policy in the EU and its influence on the plant diversity of woodlands. *Journal of Environmental Management* 67 (1) : 15-25.
1123. Abadie J., Dupouey J.-L., Avon C., Rochel X., Tatoni T. et Bergès L., 2018. Forest recovery since 1860 in a Mediterranean region: drivers and implications for land use and land cover spatial distribution. *Landscape Ecology* 33 (2) : 289-305.
1124. Gégout J.C., Coudun C., Bailly G. et Jabiol B., 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science* 16 (2) : 257-260.
1125. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. et Pauliflen D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18 : 1-258.
1126. Kühn I., Durka W. et Klotz S., 2004. BioFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions* 10 (5-6) : 363-365.
1127. Reise J., Kukulka F., Flade M. et Winter S., 2019. Characterising the richness and diversity of forest bird species using National Forest Inventory data in Germany. *Forest Ecology and Management* 432 : 799-811.
1128. Mölder A., Tielbe M. et Plieninger T., 2021. On the interplay of ownership patterns, biodiversity, and conservation in past and present temperate forest landscapes of Europe and North America. *Current Forestry Reports*.
1129. Garnier M., 2018. Les forêts anciennes. État des lieux des forêts déjà présentes dans la première moitié du XIXe siècle. *L'IF - La synthèse périodique de l'inventaire forestier* 42 : 16.
1130. Egler F.E., 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition-a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4 : 412-417.
1131. Leidinger J., Seibold S., Weisser W.W., Lange M., Schall P., Türke M. et Gossner M.M., 2019. Effects of forest management on herbivorous insects in temperate Europe. *Forest Ecology and Management* 437 : 232-245.
1132. Schall P., Heinrichs S., Ammer C., Ayasse M., Boch S., Buscot F., Fischer M., Goldmann K., Overmann J., Schulze E.-D., Sikorski J., Weisser W.W., Wubet T. et Gossner M.M., 2020. Can multi-taxa diversity in European beech forest landscapes be increased by combining different management systems? *Journal of Applied Ecology* 57 (7) : 1363-1375.
1133. Deconchat M. et Balent G., 2001. Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Annals of Forest Science* 58 (3) : 315-328.
1134. Grime J.P., 2001. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. Wiley, Chichester, UK.
1135. Kirby K.J., 1990. Changes in the ground flora of a broadleaved wood within a clear fell, group fells and a coppiced block. *Forestry* 63 (3) : 241-249.
1136. Hannerz M. et Hanell B., 1997. Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *Forest Ecology and Management* 90 (1) : 29-49.
1137. Mölder A., Streit M. et Schmidt W., 2014. When beech strikes back: How strict nature conservation reduces herb-layer diversity and productivity in Central European deciduous forests. *Forest Ecology and Management* 319 : 51-61.
1138. Schütz J.-P., 1990. Sylviculture : Principes d'éducation des forêts. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne.
1139. Jarret P., 2004. Guide des sylvicultures. Chênaie atlantique. ONF, Lavoisier, Paris.
1140. Laiho O., Lähde E. et Pukkala T., 2011. Uneven- vs even-aged management in Finnish boreal forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 84 (5) : 547-556.
1141. Kuuluvainen T. et Grenfell R., 2012. Natural disturbance emulation in boreal forest ecosystem management — theories, strategies, and a comparison with conventional even-aged management. *Canadian Journal of Forest Research* 42 (7) : 1185-1203.

1142. Sabatini F., Jiménez-Alfaro B., Burrascano S. et Blasi C., 2014. Drivers of herb-layer species diversity in two unmanaged temperate forests in northern Spain. *Community Ecology* 15 (2) : 147-157.
1143. Dormann C.F., Bagnara M., Boch S., Hinderling J., Janeiro-Otero A., Schäfer D., Schall P. et Hartig F., 2020. Plant species richness increases with light availability, but not variability, in temperate forests understorey. *BMC Ecology* 20 (1) : 43.
1144. Chesson P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics* 31 (1) : 343-366.
1145. Roberts M.R. et Zhu L., 2002. Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous–deciduous forest in New Brunswick, Canada. *Forest Ecology and Management* 155 (1) : 17-31.
1146. Wei L.P., Villemey A., Hulin F., Bilger I., Yann D., Chevalier R., Archaux F. et 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.
1147. Wei L., Hulin F., Chevalier R., Archaux F. et Gosselin F., 2016. Is plant diversity on tractor trails more influenced by disturbance than by soil characteristics? *Forest Ecology and Management* 379 : 173-184.
1148. Lelli C., Nascimbene J., Alberti D., Agostini N., Zoccola A., Piovesan G. et Chiarucci A., 2021. Long-term changes in Italian mountain forests detected by resurvey of historical vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 32 (1) : e12939.
1149. Wei L., Archaux F., Hulin F., Bilger I. et Gosselin F., 2020. Stand attributes or soil micro-environment exert greater influence than management type on understory plant diversity in even-aged oak high forests. *Forest Ecology and Management* 460 : 117897.
1150. Christensen N.L., 1977. Changes in structure, pattern and diversity associated with climax forest maturation in Piedmont, North Carolina. *The American Midland Naturalist* 97 (1) : 176-188.
1151. Howard L.F. et Lee T.D., 2003. Temporal patterns of vascular plant diversity in southeastern New Hampshire forests. *Forest Ecology and Management* 185 (1-2) : 5-20.
1152. Vacher J., 2020. Réponse des bryophytes et des chiropères à la maturité et à d'autres variables environnementales dans les forêts du Haut-Bugey. Rapport de stage de Master 2, Master Patrimoine Naturel et Biodiversité, Université Rennes 1, 34 p.
1153. Horvat V., Heras P., García-Mijangos I. et Biurrún I., 2017. Intensive forest management affects bryophyte diversity in the western Pyrenean silver fir-beech forests. *Biological Conservation* 215 : 81-91.
1154. Dittrich S., Jacob M., Bade C., Leuschner C. et Hauck M., 2014. The significance of deadwood for total bryophyte, lichen, and vascular plant diversity in an old-growth spruce forest. *Plant Ecology* 215 (10) : 1123-1137.
1155. Chmura D., Żarnowiec J. et Staniaszek-Kik M., 2016. Interactions between plant traits and environmental factors within and among montane forest belts: A study of vascular species colonising decaying logs. *Forest Ecology and Management* 379 : 216-225.
1156. Čečko E., Jaroszewicz B., Olejniczak K. et Kwiatkowska-Falińska A.J., 2015. The importance of coarse woody debris for vascular plants in temperate mixed deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research* 45 (9) : 1154-1163.
1157. Penone C., Allan E., Soliveres S., Felipe-Lucia M.R., Gossner M.M., Seibold S., Simons N.K., Schall P., van der Plas F., Manning P., Manzanedo R.D., Boch S., Prati D., Ammer C., Bauhus J., Buscot F., Ehbrecht M., Goldmann K., Jung K., Müller J., Müller J.C., Pena R., Polle A., Renner S.C., Ruess L., Schönig I., Schrupf M., Solly E.F., Tschapka M., Weisser W.W., Wubet T. et Fischer M., 2019. Specialisation and diversity of multiple trophic groups are promoted by different forest features. *Ecology Letters* 22 (1) : 170-180.
1158. Hilmers T., Friess N., Bässler C., Heurich M., Brandl R., Pretzsch H., Seidl R. et Müller J., 2018. Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology* 55 (6) : 2756-2766.
1159. Perry D.A., 1994. Forest ecosystems. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
1160. Roberts M.R. et Gilliam F.S., 1995. Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems - Implications for forest management. *Ecological Applications* 5 (4) : 969-977.
1161. Schnitzler A. et Borlea F., 1998. Lessons from natural forests as keys for sustainable management and improvement of naturalness in managed broadleaved forests. *Forest Ecology and Management* 109 (1-3) : 293-303.
1162. Esseen P.-A., Ehnström B., Ericson L. et Sjöberg K., 1997. Boreal forests. *Ecological Bulletins* : 16-47.
1163. Kuuluvainen T., 2009. Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in northern Europe: the complexity challenge. *Ambio* 38.
1164. Simberloff D., 1999. The role of science in the preservation of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management* 115 (2-3) : 101-111.
1165. Swengel A.B., 2001. A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat. *Biodiversity & Conservation* 10 (7) : 1141-1169.
1166. Mullerova J., Hedl R. et Szabo P., 2015. Coppice abandonment and its implications for species diversity in forest vegetation. *Forest Ecology and Management* 343 : 88-100.

1167. Douda J., Boublik K., Doudova J. et Kyncl M., 2017. Traditional forest management practices stop forest succession and bring back rare plant species. *Journal of Applied Ecology* 54 (3) : 761-771.
1168. Schütz J.-P., 1997. La sylviculture proche de la nature face au conflit économie-écologie : panacée ou illusion? *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 1 (4) : 239-247.
1169. Pommerening A. et Murphy S., 2004. A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry* 77 (1) : 27-44.
1170. de Turckheim B. et Bruciamacchie M., 2005. La futaie irrégulière : théorie et pratique de la sylviculture irrégulière, continue et proche de la nature. Edisud, Aix-en-Provence.
1171. Brunet J., Fritz Ö. et Richnau G., 2010. Biodiversity in European beech forests - a review with recommendations for sustainable forest management. *Ecological Bulletins* (53) : 77-94.
1172. Franklin J.F. et Forman T.T., 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* 1 (1) : 5-18.
1173. Runkle J.R., 1985. Disturbance regimes in temperate forests. In : *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, Pickett S.T.A. et White P.S. (Eds). Academic Press, Orlando, Florida, p. 17-33.
1174. Bergès L., 2004. The effects of felling regimes and silvicultural treatments on forest species with different life history traits: State of the art and management implications. In : *Towards the Sustainable Use of Europe's Forests - Forest Ecosystem and Landscape Research: Scientific Challenges and Opportunities*, Andersson F., Birot Y. et Paivinen R. (Eds). European Forest Institute Proceedings, p. 221-236.
1175. Redon M., Luque S., Gosselin F. et Cordonnier T., 2014. Is generalisation of uneven-aged management in mountain forests the key to improve biodiversity conservation within forest landscape mosaics? *Annals of Forest Science* 71 (7) : 751-760.
1176. Sebek P., Bace R., Bartos M., Benes J., Chlumska Z., Dolezal J., Dvorsky M., Kovar J., Machac O., Mikatova B., Perlik M., Platek M., Polakova S., Skorpik M., Stejskal R., Svoboda M., Trnka F., Vlasin M., Zapletal M. et Cizek L., 2015. Does a minimal intervention approach threaten the biodiversity of protected areas? A multi-taxa short-term response to intervention in temperate oak-dominated forests. *Forest Ecology and Management* 358 : 80-89.
1177. Duflot R., Eyvindson K. et Mönkkönen M., 2022. Management diversification increases habitat availability for multiple biodiversity indicator species in production forests. *Landscape Ecology* 37 (2) : 443-459.
1178. Ribeiro G., 2012. La genèse de la géohistoire chez Fernand Braudel : un chapitre de l'histoire de la pensée géographique. *Annales de géographie* 686 (4) : 329-346.
1179. Rindfuss R.R., Walsh S.J., Turner B.L., Fox J. et Mishra V., 2004. Developing a science of land change: Challenges and methodological issues. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101 (39) : 13976-13981.
1180. Antrop M., 2005. Why landscapes of the past are important for the future. *Landscape and Urban Planning* 70 (1-2) : 21-34.
1181. Rindfuss R.R., Entwisle B., Walsh S.J., Mena C.F., Erlen C.M. et Gray C.L., 2007. Frontier land use change: Synthesis, challenges, and next steps. *Annals of the Association of American Geographers* 97 (4) : 739-754.
1182. van Vliet J., Magliocca N.R., Buchner B., Cook E., Benayas J.M.R., Ellis E.C., Heinimann A., Keys E., Lee T.M., Liu J.G., Mertz O., Meyfroidt P., Moritz M., Poelau C., Robinson B.E., Seppelt R., Seto K.C. et Verburg P.H., 2016. Meta-studies in land use science: Current coverage and prospects. *Ambio* 45 (1) : 15-28.
1183. Lambin E.F., Turner B.L., Geist H.J., Agbola S.B., Angelsen A., Bruce J.W., Coomes O.T., Dirzo R., Fischer G., Folke C., George P.S., Homewood K., Imbernon J., Leemans R., Li X.B., Moran E.F., Mortimore M., Ramakrishnan P.S., Richards J.F., Skanes H., Steffen W., Stone G.D., Svedin U., Veldkamp T.A., Vogel C. et Xu J.C., 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions* 11 (4) : 261-269.
1184. Burgi M., Hersperger A.M. et Schneeberger N., 2004. Driving forces of landscape change - current and new directions. *Landscape Ecology* 19 (8) : 857-868.
1185. Mitsuda Y. et Ito S., 2011. A review of spatial-explicit factors determining spatial distribution of land use/land-use change. *Landscape and Ecological Engineering* 7 (1) : 117-125.
1186. Meyer W.B. et B. L. Turner I., 1992. Human population growth and global land-use/cover change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23 (1) : 39-61.
1187. Plieninger T., Draux H., Fagerholm N., Bieling C., Bürgi M., Kizos T., Kuemmerle T., Primdahl J. et Verburg P.H., 2016. The driving forces of landscape change in Europe: A systematic review of the evidence. *Land Use Policy* 57 : 204-214.
1188. Odgaard M.V., Bøcher P.K., Dalgaard T., Moeslund J.E. et Svenning J.C., 2014. Human-driven topographic effects on the distribution of forest in a flat, lowland agricultural region. *Journal of Geographical Sciences* 24 (1) : 76-92.
1189. Flinn K.M., Vellend M. et Marks P.L., 2005. Environmental causes and consequences of forest clearance and agricultural abandonment in central New York, USA. *Journal of Biogeography* 32 (3) : 439-452.
1190. Schweizer P.E. et Matlack G.R., 2014. Factors driving land use change and forest distribution on the coastal plain of Mississippi, USA. *Landscape and Urban Planning* 121 : 55-64.

1191. Lieskovsky J., Bezak P., Spulerova J., Lieskovsky T., Koleda P., Dobrovodska M., Burgi M. et Gimmi U., 2015. The abandonment of traditional agricultural landscape in Slovakia - Analysis of extent and driving forces. *Journal of Rural Studies* 37 : 75-84.
1192. Crk T., Uriarte M., Corsi F. et Flynn D., 2009. Forest recovery in a tropical landscape: what is the relative importance of biophysical, socioeconomic, and landscape variables? *Landscape Ecology* 24 (5) : 629-642.
1193. Puddu G., Falcucci A. et Maiorano L., 2012. Forest changes over a century in Sardinia: implications for conservation in a Mediterranean hotspot. *Agroforestry Systems* 85 (3) : 319-330.
1194. Van Doorn A.M. et Bakker M.M., 2007. The destination of arable land in a marginal agricultural landscape in South Portugal: an exploration of land use change determinants. *Landscape Ecology* 22 (7) : 1073-1087.
1195. Wulf M., Jahn U. et Meier K., 2016. Land cover composition determinants in the Uckermark (NE Germany) over a 220-year period. *Regional Environmental Change* 16 (6) : 1793-1805.
1196. Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A., Prentice I.C., Ramankutty N. et Snyder P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309 (5734) : 570-574.
1197. Bender O., Boehmer H.J., Jens D. et Schumacher K.P., 2005. Analysis of land-use change in a sector of Upper Franconia (Bavaria, Germany) since 1850 using land register records. *Landscape Ecology* 20 (2) : 149-163.
1198. Bieling C., Plieninger T. et Schaich H., 2013. Patterns and causes of land change: empirical results and conceptual considerations derived from a case study in the Swabian Alb, Germany. *Land Use Policy* 35 : 192-203.
1199. Zhou W.Q., Huang G.L., Pickett S.T.A. et Cadenasso M.L., 2011. 90 years of forest cover change in an urbanizing watershed: spatial and temporal dynamics. *Landscape Ecology* 26 (5) : 645-659.
1200. Abadie J., Dupouey J.-L., Avon C., Rochel X., Salvaudon A., Tatoni T. et Bergès L., 2017. Déterminants du changement du couvert forestier depuis 1860 dans le Parc Naturel Régional du Luberon et implications pour la répartition des forêts actuelles [Factors that have determined forest cover changes since 1860 in the Luberon Regional Natural Park and implications for the distribution of today's forests]. *Revue Forestière Française* 69 (4-5) : 371-386.
1201. Salvaudon A., Hamel A., Grel A., Rossi M. et Vallauri D., 2012. Notice de la carte des forêts anciennes du Parc Naturel Régional du Lubéron (1:40000) avec référence aux autres usages du sol. 18 p.
1202. Goldewijk K.K., 2001. Estimating global land use change over the past 300 years: The HYDE Database. *Global Biogeochemical Cycles* 15 (2) : 417-433.
1203. Ramankutty N. et Foley J.A., 1999. Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles* 13 (4) : 997-1027.
1204. Kareiva P., Watts S., McDonald R. et Boucher T., 2007. Domesticated nature: Shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science* 316 (5833) : 1866-1869.
1205. Tatoni T. et Roche P., 1994. Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. *Journal of Vegetation Science* 5 (3) : 295-302.
1206. Amici V., Santi E., Filibeck G., Diekmann M., Geri F., Landi S., Scoppola A. et Chiarucci A., 2013. Influence of secondary forest succession on plant diversity patterns in a Mediterranean landscape. *Journal of Biogeography* 40 (12) : 2335-2347.
1207. Kouba Y., Martinez-Garcia F., de Frutos A. et Alados C.L., 2015. Effects of previous land-use on plant species composition and diversity in Mediterranean forests. *Plos One* 10 (9).
1208. Bagaria G., Helm A., Roda F. et Pino J., 2015. Assessing coexisting plant extinction debt and colonization credit in a grassland-forest change gradient. *Oecologia* 179 (3) : 823-834.
1209. Bagaria G., Rodà F. et Pino J., 2019. Extinction and colonisation of habitat specialists drive plant species replacement along a Mediterranean grassland-forest succession. *Journal of Vegetation Science* 30 (2) : 331-340.
1210. Tello E., Marull J., Padró R., Cattaneo C. et Coll F., 2020. The loss of landscape ecological functionality in the Barcelona Province (1956–2009): could land-use history involve a legacy for current biodiversity? *Sustainability* 12 (6) : 2238.
1211. Vuorela N., Alho P. et Kalliola R., 2002. Systematic assessment of maps as source information in landscape-change research. *Landscape Research* 27 (2) : 141-166.
1212. Leyk S., Boesch R. et Weibel R., 2006. Saliency and semantic processing: extracting forest cover from historical topographic maps. *Pattern Recognition* 39 (5) : 953-968.
1213. MacDicken K.G., 2015. Global forest resources assessment 2015: what, why and how? *Forest Ecology and Management* 352 : 3-8.
1214. Gilbert Y., 1989. Elevage, forêt et société. Analyse socio-historique. *Forêt méditerranéenne* 11 (3) : 203-216.
1215. Chalvet M., 2006. Paysages et conflits en Provence. Fin XVIIIe siècle-début XIXe siècle. *Rives méditerranéennes* (23) : 11-26.
1216. Ambroise R., Frapa P., Giorgis S., Motte V., Sauvaire R. et Deffontaines P., 1989. Paysages de terrasses. Edisud.

1217. Leuschner C., Wulf M., Bächler P. et Hertel D., 2013. Soil C and nutrient stores under Scots pine afforestations compared to ancient beech forests in the German Pleistocene: The role of tree species and forest history. *Forest Ecology and Management* 310 : 405-415.
1218. Wulf M. et Heinken T., 2008. Colonization of recent coniferous versus deciduous forest stands by vascular plants at the local scale. *Applied Vegetation Science* 11 (3) : 307-316.
1219. Carnus J.M., Parrotta J., Brockerhoff E., Arbez M., Jactel H., Kremer A., Lamb D., O'Hara K. et Walters B., 2006. Planted forests and biodiversity. *Journal of Forestry* 104 (2) : 65-77.
1220. Brockerhoff E.G., Jactel H., Parrotta J.A., Quine C.P. et Sayer J., 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation* 17 (5) : 925-951.
1221. Bremer L.L. et Farley K.A., 2010. Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation* 19 (14) : 3893-3915.
1222. Pirard R., Dal Secco L. et Warman R., 2016. Do timber plantations contribute to forest conservation? *Environmental Science & Policy* 57 : 122-130.
1223. Boothroyd-Roberts K., Gagnon D. et Truax B., 2013. Can hybrid poplar plantations accelerate the restoration of forest understory attributes on abandoned fields? *Forest Ecology and Management* 287 : 77-89.
1224. Aubin I., Messier C. et Bouchard A., 2008. Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biological Conservation* 141 (10) : 2461-2476.
1225. Tullus T., Tullus A., Roosaluuste E., Kaasik A., Lutter R. et Tullus H., 2013. Understorey vegetation in young naturally regenerated and planted birch (*Betula* spp.) stands on abandoned agricultural land. *New Forests* 44 (4) : 591-611.
1226. Kooijman A., 2010. Litter quality effects of beech and hornbeam on undergrowth species diversity in Luxembourg forests on limestone and decalcified marl. *Journal of Vegetation Science* 21 (2) : 248-261.
1227. Thomaes A., De Keersmaeker L., De Schrijver A., Vandekerkhove K., Verschelde P. et Verheyen K., 2011. Can tree species choice influence recruitment of ancient forest species in post-agricultural forest? *Plant Ecology* 212 (4) : 573-584.
1228. Thomaes A., De Keersmaeker L., Van Calster H., De Schrijver A., Vandekerkhove K., Verstraeten G. et Verheyen K., 2012. Diverging effects of two contrasting tree species on soil and herb layer development in a chronosequence of post-agricultural forest. *Forest Ecology and Management* 278 : 90-100.
1229. Thomaes A., De Keersmaeker L., De Schrijver A., Baeten L., Vandekerkhove K., Verstraeten G. et Verheyen K., 2013. Can soil acidity and light help to explain tree species effects on forest herb layer performance in post-agricultural forests? *Plant and Soil* 373 (1-2) : 183-199.
1230. Thomaes A., De Keersmaeker L., Verschelde P., Vandekerkhove K. et Verheyen K., 2014. Tree species determine the colonisation success of forest herbs in post-agricultural forests: Results from a 9 yr introduction experiment. *Biological Conservation* 169 : 238-247.
1231. Garnier E., Shipley B., Roumet C. et Laurent G., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15 (5) : 688-695.
1232. Chevalier R., Archaux F., Berthelot A., Carnnot-Milard L., Duprez M., Gaudin S. et 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 (4) : 375-388.
1233. Motzkin G., Foster D., Allen A., Harrod J. et Boone R., 1996. Controlling site to evaluate history: vegetation patterns of a New England sand plain. *Ecological Monographs* 66 (3) : 345-365.
1234. Kopecky M. et Vojta J., 2009. Land use legacies in post-agricultural forests in the Doupovské Mountains, Czech Republic. *Applied Vegetation Science* 12 (2) : 251-260.
1235. Donohue K., Foster D.R. et Motzkin G., 2000. Effects of the past and the present on species distribution: land-use history and demography of wintergreen. *Journal of Ecology* 88 (2) : 303-316.
1236. Szymura T.H., Murak S., Szymura M. et Radula M.W., 2018. Changes in forest cover in Sudety Mountains during the last 250 years: patterns, drivers, and landscape-scale implications for nature conservation. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 87 (1).
1237. Augusto L., Dupouey J.L. et Ranger J., 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* 60 (8) : 823-831.
1238. Hagen-Thorn A., Callesen I., Armolaitis K. et Nihlgard B., 2004. The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. *Forest Ecology and Management* 195 (3) : 373-384.
1239. Valtinat K., Bruun H.H. et Brunet J., 2008. Restoration of oak forest: Effects of former arable land use on soil chemistry and herb layer vegetation. *Scandinavian Journal of Forest Research* 23 (6) : 513-521.
1240. Vesterdal L., Schmidt I.K., Callesen I., Nilsson L.O. et Gundersen P., 2008. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management* 255 (1) : 35-48.
1241. Hansson K., Olsson B.A., Olsson M., Johansson U. et Kleja D.B., 2011. Differences in soil properties in adjacent stands of Scots pine, Norway spruce and silver birch in SW Sweden. *Forest Ecology and Management* 262 (3) : 522-530.

1242. De Schrijver A., De Frenne P., Staelens J., Verstraeten G., Muys B., Vesterdal L., Wuyts K., van Nevel L., Schelfhout S., De Neve S. et Verheyen K., 2012. Tree species traits cause divergence in soil acidification during four decades of postagricultural forest development. *Global Change Biology* 18 (3) : 1127-1140.
1243. Hansson K., Froberg M., Helmisaari H.S., Kleja D.B., Olsson B.A., Olsson M. et Persson T., 2013. Carbon and nitrogen pools and fluxes above and below ground in spruce, pine and birch stands in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 309 : 28-35.
1244. Holmes M.A. et Matlack G.R., 2017. Agricultural history drives structure and tree species composition of second growth forest over 100 years in southeastern Ohio, USA. *Journal of Vegetation Science* 28 (4) : 736-746.
1245. Jepsen M.R., Kuemmerle T., Muller D., Erb K., Verburg P.H., Haberl H., Vesterager J.P., Andric M., Antrop M., Austrheim G., Bjorn I., Bondeau A., Burgi M., Bryson J., Caspar G., Cassar L.F., Conrad E., Chromy P., Daugirdas V., Van Eetvelde V., Elena-Rossello R., Gimmi U., Izakovicova Z., Jancak V., Jansson U., Kladnik D., Kozak J., Konkoly-Gyuro E., Krausmann F., Mander U., McDonagh J., Parn J., Niedertscheider M., Nikodemus O., Ostapowicz K., Perez-Soba M., Pinto-Correia T., Ribokas G., Rounsevell M., Schistou D., Schmit C., Terkenli T.S., Tretvik A.M., Trzepacz P., Vadineanu A., Walz A., Zhllima E. et Reenberg A., 2015. Transitions in European land-management regimes between 1800 and 2010. *Land Use Policy* 49 : 53-64.
1246. Kolb A. et Diekmann M., 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science* 15 (2) : 199-208.
1247. Arroyo-Rodríguez V., Fahrig L., Tabarelli M., Watling J.I., Tischendorf L., Benchimol M., Cazetta E., Faria D., Leal I.R., Melo F.P.L., Morante-Filho J.C., Santos B.A., Arasa-Gisbert R., Arce-Peña N., Cervantes-López M.J., Cudney-Valenzuela S., Galán-Acedo C., San-José M., Vieira I.C.G., Slik J.W.F., Nowakowski A.J. et Tschardt T., 2020. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters* 23 (9) : 1404-1420.
1248. Liu J. et Ashton P.S., 1999. Simulating effects of landscape context and timber harvest on tree species diversity. *Ecological Applications* 9 (1) : 186-201.
1249. Avon C., 2010. Influences de la composition et de la structure actuelles de la mosaïque paysagère sur la diversité de la flore en forêt. Thèse de Doctorat, Ecologie, Université d'Orléans, 279 p.
1250. Marušák R., Kašpar J., Hlavatý R., Kotek V., Kuželka K. et Vopěnka P., 2015. Alternative modelling approach to spatial harvest scheduling with respect to fragmentation of forest ecosystem. *Environmental Management* 56 (5) : 1134-1147.
1251. Tittler R., Filotas E., Kroese J. et Messier C., 2015. Maximizing conservation and production with intensive forest management: it's all about location. *Environmental Management* 56 (5) : 1104-1117.
1252. Jokimäki J. et Huhta E., 1996. Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: a multi-scale approach. *Ornis Fennica* 73 (3) : 97-113.
1253. Heikkinen R.K., Luoto M., Virkkala R. et Rainio K., 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology* 41 (5) : 824-835.
1254. Hobson K.A., Kirk D.A. et Smith A.R., 2000. A multivariate analysis of breeding bird species of western and central Canadian boreal forests: stand and spatial effects. *Ecoscience* 7 (3) : 267-280.
1255. Barbaro L., Pontcharraud L., Vetillard F., Guyon D. et Jactel H., 2005. Comparative responses of bird, carabid, and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Ecoscience* 12 (1) : 110-121.
1256. Barbaro L., Rossi J.P., Vetillard F., Nezan J. et Jactel H., 2007. The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography* 34 (4) : 652-664.
1257. Deconchat M., Brockerhoff E.G. et Barbaro L., 2009. Effects of surrounding landscape composition on the conservation value of native and exotic habitats for native forest birds. *Forest Ecology and Management* 258 : S196-S204.
1258. Charbonnier Y., Gauzere P., van Halder I., Nezan J., Barnagaud J.Y., Jactel H. et Barbaro L., 2016. Deciduous trees increase bat diversity at stand and landscape scales in mosaic pine plantations. *Landscape Ecology* 31 (2) : 291-300.
1259. Jokimäki J., Huhta E., Itämiies J. et Rahko P., 1998. Distribution of arthropods in relation to forest patch size, edge, and stand characteristics. *Canadian Journal of Forest Research* 28 (7) : 1068-1072.
1260. Charbonneau N.C. et Fahrig L., 2004. Influence of canopy cover and amount of open habitat in the surrounding landscape on proportion of alien plant species in forest sites. *Ecoscience* 11 (3) : 278-281.
1261. Grau H.R., 2004. Landscape context and local-scale environment influence regeneration of pioneer tree species in treefall gaps. *Biotropica* 36 (1) : 52-59.
1262. Torras O., Gil-Tena A. et Saura S., 2008. How does forest landscape structure explain tree species richness in a Mediterranean context? *Biodiversity and Conservation* 17 (5) : 1227-1240.
1263. McGarigal K. et Cushman S.A., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological applications* 12 (2) : 335-345.
1264. Mortelliti A., Fagiani S., Battisti C., Capizzi D. et Boitani L., 2010. Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on forest-dependent birds. *Diversity and Distributions* 16 (6) : 941-951.

1265. Frelich L.E., Sugita S., Reich P.B., Davis M.B. et Friedman S.K., 1998. Neighbourhood effects in forests: implications for within-stand patch structure. *Journal of Ecology* 86 (1) : 149-161.
1266. Bascompte J. et Rodríguez M.Á., 2001. Habitat patchiness and plant species richness. *Ecology Letters* 4 (5) : 417-420.
1267. Hersperger A.M. et Forman R.T., 2003. Adjacency arrangement effects on plant diversity and composition in woodland patches. *Oikos* 101 (2) : 279-290.
1268. Komuro T. et Koike F., 2005. Colonization by woody plants in fragmented habitats of a suburban landscape. *Ecological Applications* 15 (2) : 662-673.
1269. Gégout J.C. et Houllier F., 1996. Canonical correspondence analysis for forest site classification. A case study. *Annales des Sciences Forestières* 53 (5) : 981-990.
1270. Pausas J.G. et Austin M.P., 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science* 12 (2) : 153-166.
1271. Hérault B. et Honnay O., 2005. The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: an emergent group approach. *Journal of Biogeography* 32 (12) : 2069-2081.
1272. Kattge J., Diaz S., Lavorel S., Prentice C., Leadley P., Bonisch G., Garnier E., Westoby M., Reich P.B., Wright I.J., Cornelissen J.H.C., Violle C., Harrison S.P., van Bodegom P.M., Reichstein M., Enquist B.J., Soudzilovskaia N.A., Ackerly D.D., Anand M., Atkin O., Bahn M., Baker T.R., Baldocchi D., Bekker R., Blanco C.C., Blonder B., Bond W.J., Bradstock R., Bunker D.E., Casanoves F., Cavender-Bares J., Chambers J.Q., Chapin F.S., Chave J., Coomes D., Cornwell W.K., Craine J.M., Dobrin B.H., Duarte L., Durka W., Elser J., Esser G., Estiarte M., Fagan W.F., Fang J., Fernandez-Mendez F., Fidelis A., Finegan B., Flores O., Ford H., Frank D., Freschet G.T., Fyllas N.M., Gallagher R.V., Green W.A., Gutierrez A.G., Hickler T., Higgins S.I., Hodgson J.G., Jalili A., Jansen S., Joly C.A., Kerckhoff A.J., Kirkup D., Kitajima K., Kleyer M., Klotz S., Knops J.M.H., Kramer K., Kuhn I., Kurokawa H., Laughlin D., Lee T.D., Leishman M., Lens F., Lenz T., Lewis S.L., Lloyd J., Llusia J., Louault F., Ma S., Mahecha M.D., Manning P., Massad T., Medlyn B.E., Messier J., Moles A.T., Muller S.C., Nadrowski K., Naeem S., Niinemets U., Nollert S., Nuske A., Ogaya R., Oleksyn J., Onipchenko V.G., Onoda Y., Ordonez J., Overbeck G., Ozinga W.A., Patino S., Paula S., Pausas J.G., Penuelas J., Phillips O.L., Pillar V., Poorter H., Poorter L., Poschlod P., Prinzing A., Proulx R., Rammig A., Reinsch S., Reu B., Sack L., Salgado-Negre B., Sardans J., Shiodera S., Shipley B., Siefert A., Sosinski E., Soussana J.F., Swaine E., Swenson N., Thompson K., Thornton P., Waldram M., Weiher E., White M., White S., Wright S.J., Yguel B., Zaehle S., Zanne A.E. et Wirth C., 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17 (9) : 2905-2935.
1273. Hodgson J., Grime J., Hunt R. et Thompson K., 1995. The electronic comparative plant ecology. Springer.
1274. Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'hara B., Simpson G., Solymos P., Stevens M. et Wagner H., 2009. Vegan: Community Ecology Package. R package version 1.15-3. p.
1275. Dray S. et Legendre P., 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89 (12) : 3400-3412.
1276. Godefroid S., Massant W. et Koedam N., 2005. Variation in the herb species response and the humus quality across a 200-year chronosequence of beech and oak plantations in Belgium. *Ecography* 28 (2) : 223-235.
1277. Campagne P., Roche P. et Taton T., 2006. Factors explaining shrub species distribution in hedgerows of a mountain landscape. *Agriculture Ecosystems & Environment* 116 (3-4) : 244-250.
1278. Heinken T., Hanspach H., Raudnitschka D. et Schaumann F., 2002. Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany. *Phytocoenologia* 32 (4) : 627-643.
1279. Heinken T., Schmidt M., Von Oheimb G., Kriebitzsch W.-U. et Ellenberg H., 2006. Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. *Basic and applied ecology* 7 (1) : 31-44.
1280. Brown N.D., Curtis T. et Adams E.C., 2015. Effects of clear-felling versus gradual removal of conifer trees on the survival of understorey plants during the restoration of ancient woodlands. *Forest Ecology and Management* 348 : 15-22.
1281. Kervyn T., Scohy J.-P., Marchal D., Collette O., Hardy B., Delahaye L., Wibail L., Jacquemin F., Dufrière M. et Claessens H., 2017. La gestion patrimoniale des forêts anciennes de Wallonie (Belgique) [Heritage-based management of ancient forests in Wallonia (Belgium)]. *Revue forestière Française* 69 (4-5) : 545-560.
1282. Marini L., Scotton M., Klimek S. et Pecile A., 2008. Patterns of plant species richness in Alpine hay meadows: Local vs. landscape controls. *Basic and Applied Ecology* 9 (4) : 365-372.
1283. Ritchie L.E., Betts M.G., Forbes G. et Vernes K., 2009. Effects of landscape composition and configuration on northern flying squirrels in a forest mosaic. *Forest Ecology and Management* 257 (9) : 1920-1929.
1284. Redon M., 2012. Biodiversité potentielle dans les forêts du Vercors : une approche hiérarchique pour la conservation des espaces forestiers. Thèse de doctorat, Modèles, méthodes et algorithmes en biologie, Université Grenoble Alpes, 194 p.
1285. Eigenbrod F., Hecnar S.J. et Fahrig L., 2008. The relative effects of road traffic and forest cover on anuran populations. *Biological Conservation* 141 (1) : 35-46.
1286. Dzwonko Z., 1993. Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *Journal of Vegetation Science* 4 (5) : 693-698.
1287. Dzwonko Z. et Loster S., 1992. Species richness and seed dispersal to secondary woods in Southern Poland. *Journal of Biogeography* 19 (2) : 195-204.

1288. van Ruremonde R.H.A.C. et Kalkhoven J.T.R., 1991. Effects of woodlot isolation on the dispersion of plants with fleshy fruits. *Journal of Vegetation Science* 2 (3) : 377-384.
1289. Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E. et Wagner H., 2019. Package 'vegan'. Community ecology package, version, 2.5-5. 295 p.
1290. Davies-Colley R.J., Payne G.W. et van Elswijk M., 2000. Microclimate gradients across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology* 24 (2) : 111-121.
1291. Weathers K.C., Cadenasso M.L. et Pickett S.T.A., 2001. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: Potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology* 15 (6) : 1506-1514.
1292. Laurance W.F., 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology & Evolution* 15 (4) : 134-135.
1293. De Schrijver A., Nachtergale L., Roskams P., De Keersmaeker L., Mussche S. et Lust N., 1998. Soil acidification along an ammonium deposition gradient in a Corsican Pine stand in northern Belgium. *Environmental Pollution* 102 : 427-431.
1294. Kennedy F. et Pitman R., 2004. Factors affecting the nitrogen status of soils and ground flora in Beech woodlands. *Forest Ecology and Management* 198 (1-3) : 1-14.
1295. Hofmeister J., Hosek J., Brabec M., Hedl R. et Modry M., 2013. Strong influence of long-distance edge effect on herb-layer vegetation in forest fragments in an agricultural landscape. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 15 (6) : 293-303.
1296. Schmidt M., Ewald J., Fischer A., von Oheimb G., Kriebitzsch W.U., Schmidt W. et Ellenberg H., 2003. Liste der in Deutschland typischen Waldgefäßpflanzen. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft* 212 : 1-35.
1297. Grashof-Bokdam C., 1997. Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: Effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science* 8 (1) : 21-28.
1298. Honnay O., Hermy M. et Coppin P., 1999. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management* 115 (2-3) : 157-170.
1299. Sisk T.D., Haddad N.M. et Ehrlich P.R., 1997. Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecological Applications* 7 (4) : 1170-1180.
1300. Villard M.-A., 1998. On forest-interior species, edge avoidance, area sensitivity, and dogmas in avian conservation. *The Auk* 115 (3) : 801-805.
1301. Mazerolle M.J. et Villard M.-A., 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: A review. *Ecoscience* 6 (1) : 117-124.
1302. Zurita G., Pe'er G., Bellocq M.I. et Hansbauer M.M., 2012. Edge effects and their influence on habitat suitability calculations: a continuous approach applied to birds of the Atlantic forest. *Journal of Applied Ecology* 49 (2) : 503-512.
1303. Palik B.J. et Murphy P.G., 1990. Disturbance versus edge effects in sugar-maple beech forest fragments. *Forest Ecology and Management* 32 (2-4) : 187-202.
1304. de Blois S., Domon G. et Bouchard A., 2001. Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology* 16 (5) : 421-436.
1305. Diekmann M., 1995. Use and improvement of Ellenberg's indicator values in deciduous forests of the boreo-nemoral zone in Sweden. *Ecography* 18 (2) : 178-189.
1306. Hawkes J.C., Pyatt D.G. et White I.M.S., 1997. Using Ellenberg indicator values to assess soil quality in British forests from ground vegetation: A pilot study. *Journal of Applied Ecology* 34 (2) : 375-387.
1307. Diekmann M. et Falkengren-Grerup U., 1998. A new species index for forest vascular plants: development of functional indices based on mineralization rates of various forms of soil nitrogen. *Journal of Ecology* 86 (2) : 269-283.
1308. Ertsen A.C.D., Alkemade J.R.M. et Wassen M.J., 1998. Calibrating Ellenberg indicator values for moisture, acidity, nutrient availability and salinity in the Netherlands. *Plant Ecology* 135 (1) : 113-124.
1309. Schaffers A.P. et Sykora K.V., 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11 (2) : 225-244.
1310. Wamelink G.W.W., Joosten V., van Dobben H.F. et Berendse F., 2002. Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements. *Journal of Vegetation Science* 13 (2) : 269-278.
1311. Diekmann M., 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - a review. *Basic and Applied Ecology* 4 (6) : 493-506.
1312. Gégout J.C., Herve J.C., Houllier F. et Pierrat J.C., 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science* 14 (1) : 55-62.
1313. Tichy L., Hajek M. et Zeleny D., 2010. Imputation of environmental variables for vegetation plots based on compositional similarity. *Journal of Vegetation Science* 21 (1) : 88-95.
1314. Pinto P.E., Dupouey J.-L., Hervé J.-C., Legay M., Wurpillot S., Montpied P. et Gégout J.-C., 2016. Optimizing the bioindication of forest soil acidity, nitrogen and mineral nutrition using plant species. *Ecological Indicators* 71 : 359-367.

1315. Valjavec M.B., Zorn M. et Čarni A., 2018. Bioindication of human-induced soil degradation in enclosed karst depressions (dolines) using Ellenberg indicator values (Classical Karst, Slovenia). *Science of the Total Environment* 640 : 117-126.
1316. Hedwall P.-O., Brunet J. et Diekmann M., 2019. With Ellenberg indicator values towards the north: Does the indicative power decrease with distance from Central Europe? *Journal of Biogeography* 46 (5) : 1041-1053.
1317. Verheyen K., Baeten L., De Frenne P., Bernhardt-Romermann M., Brunet J., Cornelis J., Decocq G., Dierschke H., Eriksson O., Hedl R., Heinken T., Hermy M., Hommel P., Kirby K., Naaf T., Peterken G., Petrik P., Pfadenhauer J., Van Calster H., Walther G.R., Wulf M. et Verstraeten G., 2012. Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology* 100 (2) : 352-365.
1318. Thimonier A., Dupouey J.L., Bost F. et Becker M., 1994. Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in Northeast France. *New Phytologist* 126 (3) : 533-539.
1319. Diekmann M. et Dupré C., 1997. Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. *Journal of Vegetation Science* 8 (6) : 855-864.
1320. Hülber K., Dirnbock T., Kleinbauer I., Willner W., Dullinger S., Karrer G. et Mirtl M., 2008. Long-term impacts of nitrogen and sulphur deposition on forest floor vegetation in the Northern limestone Alps, Austria. *Applied Vegetation Science* 11 (3) : 395-404.
1321. Bergès L., Pellissier V., Avon C., Verheyen K. et Dupouey J.L., 2013. Unexpected long-range edge-to-forest interior environmental gradients. *Landscape Ecology* 28 (3) : 439-453.
1322. Derrière N., Wurrpillot S. et Vidal C., 2013. Un siècle d'expansion des forêts françaises - De la statistique Daubrée à l'inventaire forestier de l'IGN. *L'IF - La synthèse périodique de l'inventaire forestier* 31 : 8.
1323. Mather A.S., Fairbairn J. et Needle C.L., 1999. The course and drivers of the forest transition: The case of France. *Journal of Rural Studies* 15 : 65-90.
1324. Fortin M.J., Drapeau P. et Jacquez G.M., 1996. Quantification of the spatial co-occurrences of ecological boundaries. *Oikos* 77 (1) : 51-60.
1325. Redding T.E., Hope G.D., Schmidt M.G. et Fortin M.J., 2004. Analytical methods for defining stand-clearcut edge effects demonstrated for N mineralization. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 34 (5) : 1018-1024.
1326. Kimberley A., Blackburn G.A., Whyatt J.D. et Smart S.M., 2014. Traits of plant communities in fragmented forests: the relative influence of habitat spatial configuration and local abiotic conditions. *Journal of Ecology* 102 (3) : 632-640.
1327. De Schrijver A., Devlaeminck R., Mertens J., Wuyts K., Hermy M. et Verheyen K., 2007. On the importance of incorporating forest edge deposition for evaluating exceedance of critical pollutant loads. *Applied Vegetation Science* 10 (2) : 293-298.
1328. McCann K.S., Cazelles K., MacDougall A.S., Fussmann G.F., Bieg C., Cristescu M., Fryxell J.M., Gellner G., Lapointe B. et Gonzalez A., 2021. Landscape modification and nutrient-driven instability at a distance. *Ecology Letters* 24 (3) : 398-414.
1329. Bleier N., Lehoczki R., Újváry D., Szemethy L. et Csányi S., 2012. Relationships between wild ungulates density and crop damage in Hungary. *Acta Theriologica* 57 (4) : 351-359.
1330. Albert A., Auffret A.G., Cosyns E., Cousins S.A.O., D'Hondt B., Eichberg C., Eycott A.E., Heinken T., Hoffmann M., Jaroszewicz B., Malo J.E., Mårell A., Mouissie M., Pakeman R.J., Picard M., Plue J., Poschlod P., Provoost S., Schulze K.A. et Baltzinger C., 2015. Seed dispersal by ungulates as an ecological filter: a trait-based meta-analysis. *Oikos* 124 (9) : 1109-1120.
1331. Boulanger V., Baltzinger C., Said S., Ballon P., Picard J.F. et Dupouey J.L., 2015. Decreasing deer browsing pressure influenced understory vegetation dynamics over 30 years. *Annals of Forest Science* 72 (3) : 367-378.
1332. Blondeel H., Perring M.P., Bergès L., Brunet J., Decocq G., Depauw L., Diekmann M., Landuyt D., Liira J., Maes S.L., Vanhellemont M., Wulf M. et Verheyen K., 2019. Context-dependency of agricultural legacies in temperate forest soils. *Ecosystems* 22 (4) : 781-795.
1333. Brudvig L.A., Grman E., Habeck C.W., Orrock J.L. et Ledvina J.A., 2013. Strong legacy of agricultural land use on soils and understory plant communities in longleaf pine woodlands. *Forest Ecology and Management* 310 (0) : 944-955.
1334. Rhemtulla J.M. et Mladenoff D.J., 2007. Why history matters in landscape ecology. *Landscape Ecology* 22 : 1-3.
1335. Metzger J.P., Martensen A.C., Dixo M., Bernacci L.C., Ribeiro M.C., Teixeira A.M.G. et Pardini R., 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological Conservation* 142 (6) : 1166-1177.
1336. Honnay O., Verheyen K., Butaye J., Jacquemyn H., Bossuyt B. et Hermy M., 2002. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters* 5 (4) : 525-530.
1337. Hodgson J.A., Thomas C.D., Wintle B.A. et Moilanen A., 2009. Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of Applied Ecology* 46 (5) : 964-969.
1338. Boston K., 2016. The potential effects of forest roads on the environment and mitigating their impacts. *Current Forestry Reports* 2 (4) : 215-222.

1339. Suarez-Esteban A., Fahrig L., Delibes M. et Fedriani J.M., 2016. Can anthropogenic linear gaps increase plant abundance and diversity? *Landscape Ecology* 31 (4) : 721-729.
1340. Lázaro-Lobo A. et Ervin G.N., 2019. A global examination on the differential impacts of roadsides on native vs. exotic and weedy plant species. *Global Ecology and Conservation* 17 : e00555.
1341. Parendes L.A. et Jones J.A., 2000. Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology* 14 (1) : 64-75.
1342. Buckley D.S., Crow T.R., Nauertz E.A. et Schulz K.E., 2003. Influence of skid trails and haul roads on understory plant richness and composition in managed forest landscapes in Upper Michigan, USA. *Forest Ecology and Management* 175 (1-3) : 509-520.
1343. Watkins R.Z., Chen J.Q., Pickens J. et Brosofske K.D., 2003. Effects of forest roads on understory plants in a managed hardwood landscape. *Conservation Biology* 17 (2) : 411-419.
1344. Flory S.L. et Clay K., 2006. Invasive shrub distribution varies with distance to roads and stand age in eastern deciduous forests in Indiana, USA. *Plant Ecology* 184 (1) : 131-141.
1345. Honu Y.A.K. et Gibson D.J., 2006. Microhabitat factors and the distribution of exotic species across forest edges in temperate deciduous forest of southern Illinois, USA. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133 (2) : 255-266.
1346. Flory S.L. et Clay K., 2009. Effects of roads and forest successional age on experimental plant invasions. *Biological Conservation* 142 (11) : 2531-2537.
1347. Mortensen D.A., Rauschert E.S.J., Nord A.N. et Jones B.P., 2009. Forest roads facilitate the spread of invasive plants. *Invasive Plant Science and Management* 2 (3) : 191-199.
1348. Sera B., 2010. Road-side herbaceous vegetation: life history groups and habitat preferences. *Polish Journal of Ecology* 58 (1) : 69-79.
1349. Dar P.A., Reshi Z.A. et Shah M.A., 2015. Roads act as corridors for the spread of alien plant species in the mountainous regions: A case study of Kashmir Valley, India. *Tropical Ecology* 56 (2) : 183-190.
1350. Ullmann I., Bannister P. et Wilson J.B., 1998. Lateral differentiation and the role of exotic species in roadside vegetation in southern New Zealand. *Flora* 193 (2) : 149-164.
1351. Brudvig L.A., Damschen E.I., Tewksbury J.J., Haddad N.M. et Levey D.J., 2009. Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (23) : 9328-9332.
1352. Angold P.G., 1997. The impact of a road upon adjacent heathland vegetation: effects on plant species composition. *Journal of Applied Ecology* 34 (2) : 409-417.
1353. Müllerová J., Vítková M. et Vítek O., 2011. The impacts of road and walking trails upon adjacent vegetation: Effects of road building materials on species composition in a nutrient poor environment. *Science of the total environment* 409 (19) : 3839-3849.
1354. Proches S., Wilson J.R.U., Veldtman R., Kalwij J.M., Richardson D.M. et Chown S.L., 2005. Landscape corridors: Possible dangers? *Science* 310 (5749) : 779-783.
1355. Spooner P.G. et Lunt I.D., 2004. The influence of land-use history on roadside conservation values in an Australian agricultural landscape. *Australian Journal of Botany* 52 (4) : 445-458.
1356. Baltzinger M., Archaux F., Gosselin M. et Chevalier R., 2011. Contribution of forest management artefacts to plant diversity at a forest scale. *Annals of Forest Science* 68 (2) : 395-406.
1357. Catling P.M. et Kostiuk B., 2011. Some wild Canadian orchids benefit from woodland hiking trails-and the implications. *The Canadian Field-Naturalist* 125 (2) : 105-115.
1358. Suárez-Esteban A., Delibes M. et Fedriani J.M., 2013. Unpaved road verges as hotspots of fleshy-fruited shrub recruitment and establishment. *Biological Conservation* 167 : 50-56.
1359. Irl S.D.H., Steinbauer M.J., Epperlein L., Harter D.E.V., Jentsch A., Pätz S., Wohlfart C. et Beierkuhnlein C., 2014. The Hitchhiker's guide to island endemism: biodiversity and endemic perennial plant species in roadside and surrounding vegetation. *Biodiversity and Conservation* 23 (9) : 2273-2287.
1360. Spooner P.G., 2015. Minor rural road networks: values, challenges, and opportunities for biodiversity conservation. In : *Proceedings of IENE 2014 International Conference on Ecology and Transportation*. Malmö, Sweden: Nature Conservation.
1361. Williams P., Hannah L., Andelman S., Midgley G., Araújo M., Hughes G., Manne L., Martinez-Meyer E. et Pearson R., 2005. Planning for climate change: identifying minimum-dispersal corridors for the Cape proteaceae. *Conservation Biology* 19 (4) : 1063-1074.
1362. Dániel-Ferreira J., Bommarco R., Wissman J. et Öckinger E., 2020. Linear infrastructure habitats increase landscape-scale diversity of plants but not of flower-visiting insects. *Scientific Reports* 10 (1) : 21374.
1363. Ullmann I. et Heindl B., 1989. Geographical and ecological differentiation of roadside vegetation in temperate Europe. *Botanica Acta* 102 (4) : 261-269.

1364. Tikka P.M., Hogmader H. et Koski P.S., 2001. Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landscape Ecology* 16 (7) : 659-666.
1365. Mullen K., Fahy O. et Gormally M., 2003. Ground flora and associated arthropod communities of forest road edges in Connemara, Ireland. *Biodiversity & Conservation* 12 (1) : 87-101.
1366. Pauchard A. et Alaback P.B., 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management* 223 (1-3) : 327-335.
1367. Belinchón R., Martínez I., Escudero A., Aragón G. et Valladares F., 2007. Edge effects on epiphytic communities in a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Journal of Vegetation Science* 18 (1) : 81-90.
1368. Hansen M.J. et Clevenger A.P., 2005. The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. *Biological Conservation* 125 (2) : 249-259.
1369. Greenberg C.H., Crownover S.H. et Gordon D.R., 1997. Roadside soils: A corridor for invasion of xeric scrub by nonindigenous plants. *Natural Areas Journal* 17 (2) : 99-109.
1370. Johnston F.M. et Johnston S.W., 2004. Impacts of road disturbance on soil properties and on exotic plant occurrence in subalpine areas of the Australian Alps. *Arctic Antarctic and Alpine Research* 36 (2) : 201-207.
1371. Tamm C.O. et Troedsson T., 1955. An example of the amounts of plant nutrients supplied to the ground in road dust. *Oikos* 6 (1) : 61-70.
1372. Farmer A.M., 1993. The effects of dust on vegetation - a review. *Environmental Pollution* 79 (1) : 63-75.
1373. Dziadowiec H., Paszek I. et Cereficki R., 2006. Plant cover and properties of upper soil horizons in road/forest ecotones in Gorzno-Lidzbark Landscape Park. *Polish Botanical Studies* 22 : 173-183.
1374. Godefroid S. et Koedam N., 2004. The impact of forest paths upon adjacent vegetation: effects of the path surfacing material on the species composition and soil compaction. *Biological Conservation* 119 (3) : 405-419.
1375. Rodenkirchen H., 1992. Effects of acidic precipitation, fertilization and liming on the ground vegetation in coniferous forests of Southern Germany. *Water Air and Soil Pollution* 61 (3-4) : 279-294.
1376. Dulière J.F., Carnol M., Dalem S., Remacle J. et Malaisse F., 1999. Impact of dolomite lime on the ground vegetation and on potential net N transformations in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Lieb.) stands in the Belgian Ardennes. *Annals of Forest Science* 56 (5) : 361-370.
1377. Misson L., Du Bus de Warnaffe G. et Jonard M., 2001. Effects of fertilization on the vascular ground vegetation of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Lieb.) stands. *Annals of Forest Science* 58 (8) : 829-842.
1378. Jonard M., Misson L. et Ponette Q., 2006. Long-term thinning effects on the forest floor and the foliar nutrient status of Norway spruce stands in the Belgian Ardennes. *Canadian Journal of Forest Research* 36 (10) : 2684-2695.
1379. Gondard H. et Deconchat M., 2003. Effects of soil surface disturbances after logging on plant functional types. *Annals of Forest Science* 60 (7) : 725-732.
1380. Ebrecht L. et Schmidt W., 2003. Nitrogen mineralization and vegetation along skidding tracks. *Annals of Forest Science* 60 (7) : 733-740.
1381. Ebrecht L. et Schmidt W., 2008. Impact of soil seed bank and diaspore transportation by forest machines on the development of vegetation along skid trails. *Forstarchiv* 79 : 91-105.
1382. Zenner E.K. et Berger A.L., 2008. Influence of skidder traffic and canopy removal intensities on the ground flora in a clearcut-with-reserves northern hardwood stand in Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management* 256 (10) : 1785-1794.
1383. Köhl M., Lasco R., Cifuentes M., Jonsson Ö., Korhonen K.T., Mundhenk P., de Jesus Navar J. et Stinson G., 2015. Changes in forest production, biomass and carbon: Results from the 2015 UN FAO Global Forest Resource Assessment. *Forest Ecology and Management* 352 : 21-34.
1384. Laurance W.F., Clements G.R., Sloan S., O'Connell C.S., Mueller N.D., Goosem M., Venter O., Edwards D.P., Phalan B., Balmford A., Van Der Ree R. et Arrea I.B., 2014. A global strategy for road building. *Nature* 513 (7517) : 229-232.
1385. Bouillie J., 2006. État du réseau routier en forêt domaniale. *RDV Techniques ONF* 13 : 53-55.
1386. Pischedda D., 2010. L'étude des chantiers en exploitation forestière. Méthodes et protocoles. *RDV Techniques ONF* 29-30 : 60-70.
1387. Avon C., Bergès L., Dumas Y. et Dupouey J.L., 2010. Does the effect of forest roads extend a few meters or more into the adjacent forest? A study on understory plant diversity in managed oak stands. *Forest Ecology and Management* 259 (8) : 1546-1555.
1388. Bergès L., Avon C., Chevalier R. et Dumas Y., 2012. Impact des routes forestières sur la biodiversité floristique : synthèse de trois études menées en forêts de plaine. *Revue Forestière Française* 64 (4) : 447-466.
1389. Avon C., Dumas Y. et Bergès L., 2013. Management practices increase the impact of roads on plant communities in forests. *Biological Conservation* 159 : 24-31.
1390. Bergès L., Chevalier R. et Avon C., 2013. Influence of forest road, road-surfacing material and stand age on floristic diversity and composition in a nutrient-poor environment. *Applied Vegetation Science* 16 (3) : 470-479.

1391. Mullerova J., Vitkova M. et Vitek O., 2011. The impacts of road and walking trails upon adjacent vegetation: Effects of road building materials on species composition in a nutrient poor environment. *Science of the Total Environment* 409 (19) : 3839-3849.
1392. Gavier-Pizarro G.I., Radeloff V.C., Stewart S.I., Huebner C.D. et Keuler N.S., 2010. Rural housing is related to plant invasions in forests of southern Wisconsin, USA. *Landscape Ecology* 25 (10) : 1505-1518.
1393. Kuhman T.R., Pearson S.M. et Turner M.G., 2011. Agricultural land-use history increases non-native plant invasion in a southern Appalachian forest a century after abandonment. *Canadian Journal of Forest Research* 41 (5) : 920-929.
1394. Pischedda D., 2010. Evolution de l'exploitation forestière et actions de l'ONF. *RDV Techniques ONF* 27-28 : 63-70.
1395. Cacot E., 2008. Organisation des chantiers d'exploitation forestière "traditionnels". *RDV Techniques ONF* 19 : 30-33.
1396. Cacot E., 2008. Observatoire des impacts de l'exploitation forestière. *RDV Techniques ONF* 19 : 26-29.
1397. Pischedda D., 2008. Evolution des systèmes de mobilisation et protection du sol : quelles sont les perspectives ? *RDV Techniques ONF* 19 : 50-54.
1398. Bruciamacchie M., Costa S. et Ibanez L., 2008. Analyse économique des coûts d'exploitation d'un chantier. *RDV Techniques ONF* 19 : 43-49.
1399. Grandjean D., 2006. La conception de la desserte d'un massif dans le cadre de l'aménagement forestier. *RDV Techniques ONF* 13 : 32-36.
1400. Godefroid S., 1999. Study of the roadside vegetation in the Walloon region (South Belgium) and in particular in the Upper Ardennes: Phytosociology, ecology, pedology. *Acta Botanica Gallica* 146 (3) : 291-292.
1401. Fekete R., Nagy T., Bódis J., Biró É., Löki V., Süveges K., Takács A., Tökölyi J. et Molnár V. A., 2017. Roadside verges as habitats for endangered lizard-orchids (*Himantoglossum* spp.): Ecological traps or refuges? *Science of the Total Environment* 607-608 : 1001-1008.
1402. Geldreich P., 2006. Le traitement des chaussées au liant hydraulique : performance technique et environnementale. *RDV Techniques ONF* 13 : 74-77.
1403. Jakobsson S., Bernes C., Bullock J.M., Verheyen K. et Lindborg R., 2018. How does roadside vegetation management affect the diversity of vascular plants and invertebrates? A systematic review. *Environmental Evidence* 7 (1) : 17.
1404. Auestad I., Rydgren K. et Austad I., 2011. Road verges: potential refuges for declining grassland species despite remnant vegetation dynamics. *Annales Botanici Fennici* 48 (4) : 289-303.
1405. Lindborg R., Plue J., Andersson K. et Cousins S.A.O., 2014. Function of small habitat elements for enhancing plant diversity in different agricultural landscapes. *Biological Conservation* 169 : 206-213.
1406. Lemaire G., Hodgson J. et Chabbi A., 2011. Grassland productivity and ecosystem services. Cabi.
1407. Rydgren K., Jørn-Frode N., Ingvild A., Inger A. et Einar H., 2010. Recreating semi-natural grasslands: A comparison of four methods. *Ecological Engineering* 36 (12) : 1672-1679.
1408. Queiroz C., Beilin R., Folke C. et Lindborg R., 2014. Farmland abandonment: threat or opportunity for biodiversity conservation? A global review. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12 (5) : 288-296.
1409. Suárez-Esteban A., Delibes M. et Fedriani J.M., 2013. Barriers or corridors? The overlooked role of unpaved roads in endozoochorous seed dispersal. *Journal of Applied Ecology* 50 (3) : 767-774.
1410. González-Varo J.P., Arroyo J.M. et Jordano P., 2014. Who dispersed the seeds? The use of DNA barcoding in frugivory and seed dispersal studies. *Methods in Ecology and Evolution* 5 (8) : 806-814.
1411. Carlo T.A., García D., Martínez D., Gleditsch J.M. et Morales J.M., 2013. Where do seeds go when they go far? Distance and directionality of avian seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Ecology* 94 (2) : 301-307.
1412. Pons J. et Pausas J.G., 2007. Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia* 153 (4) : 903-911.
1413. Damschen E.I., Baker D.V., Bohrer G., Nathan R., Orrock J.L., Turner J.R., Brudvig L.A., Haddad N.M., Levey D.J. et Tewksbury J.J., 2014. How fragmentation and corridors affect wind dynamics and seed dispersal in open habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (9) : 3484-3489.
1414. Lemke A., Von Der Lippe M. et Kowarik I., 2009. New opportunities for an old method: using fluorescent colours to measure seed dispersal. *Journal of Applied Ecology* 46 (5) : 1122-1128.
1415. Brodie J.F., Helmy O.E., Brockelman W.Y. et Maron J.L., 2009. Functional differences within a guild of tropical mammalian frugivores. *Ecology* 90 (3) : 688-698.
1416. Blomqvist M.M., Vos P., Klinkhamer P.G.L. et ter Keurs W.J., 2003. Declining plant species richness of grassland ditch banks—a problem of colonisation or extinction? *Biological Conservation* 109 (3) : 391-406.
1417. Vanneste T., Van Den Berge S., Riské E., Brunet J., Decocq G., Diekmann M., Graae B.J., Hedwall P.-O., Lenoir J., Liira J., Lindmo S., Litza K., Naaf T., Orczewska A., Wulf M., Verheyen K. et De Frenne P., 2020. Hedging against biodiversity loss: Forest herbs' performance in hedgerows across temperate Europe. *Journal of Vegetation Science* 31 (5) : 817-829.

1418. Garibaldi L.A., Carvalheiro L.G., Vaissière B.E., Gemmill-Herren B., Hipólito J., Freitas B.M., Ngo H.T., Azzu N., Sáez A., Åström J., An J., Blochtein B., Buchori D., García F.J.C., Oliveira da Silva F., Devkota K., Ribeiro M.d.F., Freitas L., Gaglianone M.C., Goss M., Irshad M., Kasina M., Filho A.J.S.P., Kiill L.H.P., Kwapong P., Parra G.N., Pires C., Pires V., Rawal R.S., Rizali A., Saraiva A.M., Veldtman R., Viana B.F., Witter S. et Zhang H., 2016. Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* 351 (6271) : 388-391.
1419. Sirami C., Gross N., Baillod A.B., Bertrand C., Carrié R., Hass A., Henckel L., Miguet P., Vuillot C., Alignier A., Girard J., Batáry P., Clough Y., Violle C., Giral D., Bota G., Badenhauer I., Lefebvre G., Gauffre B., Vialatte A., Calatayud F., Gil-Tena A., Tischendorf L., Mitchell S., Lindsay K., Georges R., Hilaire S., Recasens J., Solé-Senan X.O., Robleño I., Bosch J., Barrientos J.A., Ricarte A., Marcos-García M.Á., Miñano J., Mathevet R., Gibon A., Baudry J., Balent G., Poulin B., Burel F., Tschamntke T., Bretagnolle V., Siriwardena G., Ouin A., Brotons L., Martin J.-L. et Fahrig L., 2019. Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116 (33) : 16442.
1420. Alignier A., Solé-Senan X.O., Robleño I., Baraibar B., Fahrig L., Giral D., Gross N., Martin J.-L., Recasens J., Sirami C., Siriwardena G., Boser Baillod A., Bertrand C., Carrié R., Hass A., Henckel L., Miguet P., Badenhauer I., Baudry J., Bota G., Bretagnolle V., Brotons L., Burel F., Calatayud F., Clough Y., Georges R., Gibon A., Girard J., Lindsay K., Minano J., Mitchell S., Patry N., Poulin B., Tschamntke T., Vialatte A., Violle C., Yaverscovski N. et Batáry P., 2020. Configurational crop heterogeneity increases within-field plant diversity. *Journal of Applied Ecology* 57 (4) : 654-663.
1421. Peterson G.D., Cumming G.S. et Carpenter S.R., 2003. Scenario planning: a tool for conservation in an uncertain world. *Conservation biology* 17 (2) : 358-366.
1422. Allag-Dhuisme F., Amsallem J., Barthod C., Deshayes M., Graffin V., Lefevre C., Salles E., Barnetche C., Brouard-Masson J., Delaunay A., Garnier C.C. et Trouvilliez J., 2010. Guide méthodologique identifiant les enjeux nationaux et transfrontaliers relatifs à la préservation et à la remise en bon état des continuités écologiques et comportant un volet relatif à l'élaboration des schémas régionaux de cohérence écologique – deuxième document en appui à la mise en oeuvre de la Trame verte et bleue en France. Proposition issue du comité opérationnel Trame verte et bleue. MEEDDM. 159 p.
1423. Vanpeene-Bruhier S. et Amsallem J., 2014. Schémas régionaux de cohérence écologique : les questionnements, les méthodes d'identification utilisées, les lacunes. *Sciences Eaux & Territoires* 14 : 2-5.
1424. Luque S., Saura S. et Fortin M.J., 2012. Landscape connectivity analysis for conservation: insights from combining new methods with ecological and genetic data PREFACE. *Landscape Ecology* 27 (2) : 153-157.
1425. Garcia-Feced C., Saura S. et Elena-Rossello R., 2011. Improving landscape connectivity in forest districts: A two-stage process for prioritizing agricultural patches for reforestation. *Forest Ecology and Management* 261 (1) : 154-161.
1426. Bergsten A. et Zetterberg A., 2013. To model the landscape as a network: A practitioner's perspective. *Landscape and Urban Planning* 119 : 35-43.
1427. Avon C. et Bergès L., 2016. Prioritization of habitat patches for landscape connectivity conservation differs between least-cost and resistance distances. *Landscape Ecology* 31 (7) : 1551-1565.
1428. Duflot R., Avon C., Roche P. et Bergès L., 2018. Combining habitat suitability models and spatial graphs for more effective landscape conservation planning: an applied methodological framework and a species case study. *Journal for Nature Conservation* 46 : 38-47.
1429. Tarabon S., Bergès L., Dutoit T. et Isselin-Nondedeu F., 2019. Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling. *Journal of Environmental Management* 241 : 439-449.
1430. Opdam P., Pouwels R., van Rooij S., Steingrover E. et Vos C.C., 2008. Setting biodiversity targets in participatory regional planning: introducing ecoprofiles. *Ecology and Society* 13 (1).
1431. Meurant M., Gonzalez A., Doxa A. et Albert C.H., 2018. Selecting surrogate species for connectivity conservation. *Biological Conservation* 227 : 326-334.
1432. Trakhtenbrot A., Nathan R., Perry G. et Richardson D.M., 2005. The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11 (2) : 173-181.
1433. Awade M., Boscolo D. et Metzger J.P., 2012. Using binary and probabilistic habitat availability indices derived from graph theory to model bird occurrence in fragmented forests. *Landscape Ecology* 27 (2) : 185-198.
1434. Le Roux M., Redon M., Archaux F., Long J., Vincent S. et Luque S., 2017. Conservation planning with spatially explicit models: a case for horseshoe bats in complex mountain landscapes. *Landscape ecology* 32 (5) : 1005-1021.
1435. Lislevand T., Figuerola J. et Székely T., 2007. Avian body sizes in relation to fecundity, mating system, display behavior, and resource sharing. *Ecology* 88 (6) : 1605-1605.
1436. Sahraoui Y., Foltête J.-C. et Clauzel C., 2017. A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity. *Landscape Ecology* 32 (9) : 1819-1835.
1437. Albert C.H., Rayfield B., Dumitru M. et Gonzalez A., 2017. Applying network theory to prioritize multispecies habitat networks that are robust to climate and land-use change. *Conservation Biology* 31 (6) : 1383-1396.
1438. Tucker C.J., 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment* 8 (2) : 127-150.

1439. Fall A., Fortin M.J., Manseau M. et O'Brien D., 2007. Spatial graphs: Principles and applications for habitat connectivity. *Ecosystems* 10 (3) : 448-461.
1440. Sawyer S.C., Epps C.W. et Brashares J.S., 2011. Placing linkages among fragmented habitats: do least-cost models reflect how animals use landscapes? *Journal of Applied Ecology* 48 (3) : 668-678.
1441. Avon C. et Bergès L., 2016. How to prioritize habitat patches for conserving landscape connectivity? Use of least-cost versus resistance distances in graph models. In : *International Conference on Ecological Sciences, sfécologie 2016, 24/10/2016 - 28/10/2016*. Marseille.
1442. Belisle M., 2005. Measuring landscape connectivity: The challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* 86 (8) : 1988-1995.
1443. Coulon A., Aben J., Palmer S.C.F., Stevens V.M., Callens T., Strubbe D., Lens L., Matthysen E., Bagnette M. et Travis J.M.J., 2015. A stochastic movement simulator improves estimates of landscape connectivity. *Ecology* 96 (8) : 2203-2213.
1444. LaPoint S., Gallery P., Wikelski M. et Kays R., 2013. Animal behavior, cost-based corridor models, and real corridors. *Landscape Ecology* 28 (8) : 1615-1630.
1445. Beier P., Majka D.R. et Spencer W.D., 2008. Forks in the road: choices in procedures for designing wildland linkages. *Conservation Biology* 22 (4) : 836-851.
1446. Avon C. et Bergès L., 2015. Graph theory and least-cost path: how their combination improves habitat network connectivity analysis and helps prioritize conservation measures. In : *Abstract book - 27th International Congress for Conservation Biology - 4th European Congress for Conservation Biology - ICCB ECCB 2015 Mission Biodiversity: choosing new paths for conservation*. Montpellier: Society for Conservation Biology.
1447. Avon C., Bergès L. et Roche P., 2014. Comment analyser la connectivité écologique des trames vertes ? Cas d'étude en région méditerranéenne. *Sciences Eaux & Territoires* 14 : 14-19.
1448. Saura S., Bastin L., Battistella L., Mandrici A. et Dubois G., 2017. Protected areas in the world's ecoregions: How well connected are they? *Ecological Indicators* 76 : 144-158.
1449. Saura S., Bertzky B., Bastin L., Battistella L., Mandrici A. et Dubois G., 2018. Protected area connectivity: Shortfalls in global targets and country-level priorities. *Biological Conservation* 219 : 53-67.
1450. Shirabe T., 2018. Buffered or bundled, least-cost paths are not least-cost corridors: Computational experiments on path-based and wide-path-based models for conservation corridor design and effective distance estimation. *Ecological Informatics* 44 : 109-116.
1451. Etherington T.R., 2016. Least-cost modelling and landscape ecology: concepts, applications, and opportunities. *Current Landscape Ecology Reports* 1 (1) : 40-53.
1452. Avon C. et Bergès L., 2020. Connectivité de la trame forestière et rôle des haies bocagères en contexte agricole dans la Basse Vallée de l'Ain, du Rhône et Côtière. Rapport final Projet FEDER Trame verte forestière - Fiche n°10. Semperfloris & INRAE, Grenoble. 23 p.
1453. Amos J.N., Harrisson K.A., Radford J.Q., White M., Newell G., Nally R.M., Sunnucks P. et Pavlova A., 2014. Species-and sex-specific connectivity effects of habitat fragmentation in a suite of woodland birds. *Ecology* 95 (6) : 1556-1568.
1454. Marrotte R., Gonzalez A. et Millien V., 2014. Landscape resistance and habitat combine to provide an optimal model of genetic structure and connectivity at the range margin of a small mammal. *Molecular Ecology* 23 (16) : 3983-3998.
1455. Marrotte R.R. et Bowman J., 2017. The relationship between least-cost and resistance distance. *Plos One* 12 (3).
1456. Roever C.L., van Aarde R.J. et Leggett K., 2013. Functional connectivity within conservation networks: delineating corridors for African elephants. *Biological Conservation* 157 (0) : 128-135.
1457. Koen E.L., Bowman J. et Walpole A.A., 2012. The effect of cost surface parameterization on landscape resistance estimates. *Molecular Ecology Resources* 12 (4) : 686-696.
1458. Correa Ayram C.A.C., Mendoza M.E., Salicrup D.R.P. et Granados E.L., 2014. Identifying potential conservation areas in the Cuitzeo Lake basin, Mexico by multitemporal analysis of landscape connectivity. *Journal for Nature Conservation* 22 (5) : 424-435.
1459. McRae B.H., 2012. Pinch-point mapper connectivity analysis software. The Nature Conservancy, Seattle WA.
1460. Neel M.C., 2008. Patch connectivity and genetic diversity conservation in the federally endangered and narrowly endemic plant species *Astragalus albens* (Fabaceae). *Biological Conservation* 141 (4) : 938-955.
1461. Wang J., 2004. Application of the one-migrant-per-generation rule to conservation and management. *Conservation Biology* 18 (2) : 332-343.
1462. Fletcher R.J., Acevedo M.A. et Robertson E.P., 2014. The matrix alters the role of path redundancy on patch colonization rates. *Ecology* 95 (6) : 1444-1450.
1463. McClure M.L., Hansen A.J. et Inman R.M., 2016. Connecting models to movements: testing connectivity model predictions against empirical migration and dispersal data. *Landscape Ecology* 31 (7) : 1419-1432.

1464. Zeller K.A., Jennings M.K., Vickers T.W., Ernest H.B., Cushman S.A. et Boyce W.M., 2018. Are all data types and connectivity models created equal? Validating common connectivity approaches with dispersal data. *Diversity and Distributions* 24 (7) : 868-879.
1465. Moore J.A., Tallmon D.A., Nielsen J. et Pyare S., 2011. Effects of the landscape on boreal toad gene flow: does the pattern–process relationship hold true across distinct landscapes at the northern range margin? *Molecular Ecology* 20 (23) : 4858-4869.
1466. Laliberté J. et St-Laurent M.-H., 2020. Validation of functional connectivity modeling: The Achilles' heel of landscape connectivity mapping. *Landscape and Urban Planning* 202 : 103878.
1467. Simpkins C.E., Dennis T.E., Etherington T.R. et Perry G.L.W., 2018. Assessing the performance of common landscape connectivity metrics using a virtual ecologist approach. *Ecological Modelling* 367 : 13-23.
1468. Mateo-Sánchez M.C., Balkenhol N., Cushman S., Pérez T., Domínguez A. et Saura S., 2015. Estimating effective landscape distances and movement corridors: comparison of habitat and genetic data. *Ecosphere* 6 (4) : 1-16.
1469. Gangadharan A., Vaidyanathan S. et Clair C.C.S., 2017. Planning connectivity at multiple scales for large mammals in a human-dominated biodiversity hotspot. *Journal for Nature Conservation* 36 : 38-47.
1470. Guisan A. et Zimmermann N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135 (2-3) : 147-186.
1471. Boyce M.S. et McDonald L.L., 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution* 14 (7) : 268-272.
1472. Baldwin R.A., 2009. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy* 11 (4) : 854-866.
1473. Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudik M., Chee Y.E. et Yates C.J., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17 (1) : 43-57.
1474. Phillips S.J., Anderson R.P. et Schapire R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190 (3-4) : 231-259.
1475. Thorn J.S., Nijman V., Smith D. et Nekaris K., 2009. Ecological niche modelling as a technique for assessing threats and setting conservation priorities for Asian slow lorises (Primates: Nycticebus). *Diversity and distributions* 15 (2) : 289-298.
1476. Morato R.G., de Barros K.M.P.M., Ferraz R.C.d.P. et de Campos C.B., 2014. Identification of priority conservation areas and potential corridors for jaguars in the Caatinga biome, Brazil. *PLoS one* 9 (4).
1477. Decout S., Manel S., Miaud C. et Luque S., 2012. Integrative approach for landscape-based graph connectivity analysis: a case study with the common frog (*Rana temporaria*) in human-dominated landscapes. *Landscape Ecology* 27 (2) : 267-279.
1478. Ziolkowska E., Ostapowicz K., Kuemmerle T., Perzanowski K., Radeloff V.C. et Kozak J., 2012. Potential habitat connectivity of European bison (*Bison bonasus*) in the Carpathians. *Biological Conservation* 146 (1) : 188-196.
1479. Almpantidou V., Mazaris A.D., Mertzanis Y., Avraam I., Antoniou I., Pantis J.D. et Sgardelis S.P., 2014. Providing insights on habitat connectivity for male brown bears: A combination of habitat suitability and landscape graph-based models. *Ecological Modelling* 286 : 37-44.
1480. Cianfrani C., Maiorano L., Loy A., Kranz A., Lehmann A., Maggini R. et Guisan A., 2013. There and back again? Combining habitat suitability modelling and connectivity analyses to assess a potential return of the otter to Switzerland. *Animal Conservation* 16 (5) : 584-594.
1481. Teixeira T.S.M., Weber M.M., Dias D., Lorini M.L., Esbérard C.E.L., Novaes R.L.M., Cerqueira R. et Vale M.M., 2014. Combining environmental suitability and habitat connectivity to map rare or Data Deficient species in the Tropics. *Journal for Nature Conservation* 22 (4) : 384-390.
1482. Stewart-Koster B., Olden J.D. et Johnson P.T.J., 2015. Integrating landscape connectivity and habitat suitability to guide offensive and defensive invasive species management. *Journal of Applied Ecology* 52 (2) : 366-378.
1483. Rayfield B., Fortin M.J. et Fall A., 2010. The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values. *Landscape Ecology* 25 (4) : 519-532.
1484. Stevenson-Holt C.D., Watts K., Bellamy C.C., Nevin O.T. et Ramsey A.D., 2014. Defining landscape resistance values in least-cost connectivity models for the invasive Grey Squirrel: a comparison of approaches using expert-opinion and habitat suitability modelling. *PLOS ONE* 9 (11) : e112119.
1485. Wang Y.-H., Yang K.-C., Bridgman C.L. et Lin L.-K., 2008. Habitat suitability modelling to correlate gene flow with landscape connectivity. *Landscape ecology* 23 (8) : 989-1000.
1486. Trainor A.M., Walters J.R., Morris W.F., Sexton J. et Moody A., 2013. Empirical estimation of dispersal resistance surfaces: a case study with red-cockaded woodpeckers. *Landscape Ecology* 28 (4) : 755-767.
1487. Mateo-Sanchez M.C., Balkenhol N., Cushman S., Perez T., Dominguez A. et Saura S., 2015. A comparative framework to infer landscape effects on population genetic structure: are habitat suitability models effective in explaining gene flow? *Landscape Ecology* 30 (8) : 1405-1420.
1488. Keeley A.T.H., Beier P. et Gagnon J.W., 2016. Estimating landscape resistance from habitat suitability: effects of data source and nonlinearities. *Landscape Ecology* 31 (9) : 2151-2162.

1489. Reed G., Litvaitis J., Callahan C., Carroll R., Litvaitis M. et Broman D., 2017. Modeling landscape connectivity for bobcats using expert-opinion and empirically derived models: how well do they work? *Animal Conservation* 20 (4) : 308-320.
1490. MacMillan D.C. et Marshall K., 2006. The Delphi process—an expert-based approach to ecological modelling in data-poor environments. *Animal Conservation* 9 (1) : 11-19.
1491. Abadie J., Dupouey J.-L., Salvaudon A., Gachet S., Videau N., Avon C., Dumont J., Taton T. et Bergès L., 2021. Historical ecology of Mediterranean forests: Land use legacies on current understorey plants differ with time since abandonment and former agricultural use. *Journal of Vegetation Science* 32 (1) : e12860.
1492. Mollier S., Kunstler G., Dupouey J.-L. et Bergès L., en révision. Historical landscape matters for threatened species in temperate French mountain forests. *Biological Conservation*.
1493. Mollier S., Kunstler G., Dupouey J.-L., Montpied P. et Bergès L., en préparation. Former croplands have stronger legacy effects on soil and understory plant communities than former meadows and pastures in subalpine and montane forests. *Applied Vegetation Science*.
1494. Bergès L., Avon C., Bezombes L., Clauzel C., Duflo R., Foltête J.-C., Gaucherand S., Girardet X. et Spiegelberger T., 2020. Environmental mitigation hierarchy and biodiversity offsets revisited by habitat connectivity modelling. *Journal of Environmental Management* 56 : 109950.
1495. Lalechère E. et Bergès L., 2021. A validation procedure for ecological corridor locations. *Land* 10 (12) : 1320.
1496. Lalechère E. et Bergès L., en révision. Importance of climate-induced tree species composition changes on the amount of reachable habitat for forest birds. *Diversity and Distributions*.
1497. Fuhr M., Lalechère E., Monnet J.-M. et Bergès L., soumis. Detecting overmature forests using airborne laser scanning. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*.
1498. Avon C. et Bergès L., en préparation. Long-term variation in forest cover differs from long-term variation in the amount of reachable habitat for forest species: a case study in Northern France over the last 190 years.
1499. Bergès L., Jabot F. et Archaux F., 2018. Effet des contraintes sur la migration effective des plantes du sous-bois face au changement climatique - Approches nationale et régionale. Rapport final projet Vélocité. Convention MEEM-DEB / Irstea 2016-2018 pour la gestion des milieux et la biodiversité. Irstea. 59 p.
1500. Spencer J.W. et Kirby K.J., 1992. An inventory of ancient woodland for England and Wales. *Biological Conservation* 62 (2) : 77-93.
1501. Loran C., Ginzler C. et Burgi M., 2016. Evaluating forest transition based on a multi-scale approach: forest area dynamics in Switzerland 1850-2000. *Regional Environmental Change* 16 (6) : 1807-1818.
1502. Andrieu E., Ladet S., Heintz W. et Deconchat M., 2011. History and spatial complexity of deforestation and logging in small private forests. *Landscape and Urban Planning* 103 (2) : 109-117.
1503. Skalos J., Engstova B., Trpakova I., Santruckova M. et Podrazsky V., 2012. Long-term changes in forest cover 1780-2007 in central Bohemia, Czech Republic. *European Journal of Forest Research* 131 (3) : 871-884.
1504. Fescenko A., Nikodemus O. et Brūmelis G., 2014. Past and contemporary changes in forest cover and forest continuity in relation to soils (Southern Latvia). *Polish Journal of Ecology* 62 (4) : 625-638.
1505. Thomas R.C., Kirby K.J. et Reid C.M., 1997. The conservation of a fragmented ecosystem within a cultural landscape - The case of ancient woodland in England. *Biological Conservation* 82 (3) : 243-252.
1506. Peterken G.F., 1974. A method for assessing woodland flora for conservation using indicator species. *Biological Conservation* 6 (4) : 239-245.
1507. Brunet J., 1993. Environmental and historical factors limiting the distribution of rare forest grasses in South Sweden. *Forest Ecology and Management* 61 (3-4) : 263-275.
1508. Fritz O., Gustafsson L. et Larsson K., 2008. Does forest continuity matter in conservation? A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biological Conservation* 141 (3) : 655-668.
1509. Hofmeister J., Hošek J., Brabec M., Hermy M., Dvořák D., Fellner R., Malíček J., Palice Z., Tenčík A., Holá E., Novozámská E., Kuras T., Trnka F., Zedek M., Kašák J., Gabriš R., Sedláček O., Tajovský K. et Kadlec T., 2019. Shared affinity of various forest-dwelling taxa point to the continuity of temperate forests. *Ecological Indicators* 101 : 904-912.
1510. Stefańska-Krzaczek E., Kaćki Z. et Szypuła B., 2016. Coexistence of ancient forest species as an indicator of high species richness. *Forest Ecology and Management* 365 : 12-21.
1511. Hofmeister J., Hošek J., Brabec M., Dvořák D., Beran M., Deckerová H., Burel J., Kříž M., Borovička J., Běťák J. et Vašutová M., 2014. Richness of ancient forest plant species indicates suitable habitats for macrofungi. *Biodiversity and Conservation* 23 (8) : 2015-2031.
1512. Brin A., Valladares L., Ladet S. et Bouget C., 2016. Effects of forest continuity on flying saproxylic beetle assemblages in small woodlots embedded in agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation* 25 (3) : 587-602.
1513. Surasinghe T. et Baldwin R.F., 2014. Ghost of land-use past in the context of current land cover: evidence from salamander communities in streams of Blue Ridge and Piedmont ecoregions. *Canadian Journal of Zoology* 92 (6) : 527-536.

1514. de la Peña E., Baeten L., Steel H., Viaene N., De Sutter N., De Schrijver A. et Verheyen K., 2016. Beyond plant-soil feedbacks: mechanisms driving plant community shifts due to land-use legacies in post-agricultural forests. *Functional Ecology* 30 (7) : 1073-1085.
1515. Kotiaho J.S., Kaitala V., Komonen A. et Päävinen J., 2005. Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (6) : 1963-1967.
1516. Fischer J. et Lindenmayer D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16 (3) : 265-280.
1517. Lavergne S., Thuiller W., Molina J. et Debussche M., 2005. Environmental and human factors influencing rare plant local occurrence, extinction and persistence: a 115-year study in the Mediterranean region. *Journal of Biogeography* 32 (5) : 799-811.
1518. Dullinger S., Essl F., Rabitsch W., Erb K.H., Gingrich S., Haberl H., Hulber K., Jarosik V., Krausmann F., Kuhn I., Pergl J., Pysek P. et Hulme P.E., 2013. Europe's other debt crisis caused by the long legacy of future extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110 (18) : 7342-7347.
1519. Newbold T., 2010. Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 34 (1) : 3-22.
1520. Graham C.H., Ferrier S., Huettman F., Moritz C. et Peterson A.T., 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology & Evolution* 19 (9) : 497-503.
1521. Troudet J., Grandcolas P., Blin A., Vignes-Lebbe R. et Legendre F., 2017. Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports* 7 (1) : 9132.
1522. Westgate M.J., Barton P.S., Lane P.W. et Lindenmayer D.B., 2014. Global meta-analysis reveals low consistency of biodiversity congruence relationships. *Nature Communications* 5 (1) : 3899.
1523. Paltto H., Norden B., Gotmark F. et Franc N., 2006. At which spatial and temporal scales does landscape context affect local density of Red Data Book and Indicator species? *Biological Conservation* 133 (4) : 442-454.
1524. Fichtner A., von Oheimb G., Hardtle W., Wilken C. et Gutknecht J.L.M., 2014. Effects of anthropogenic disturbances on soil microbial communities in oak forests persist for more than 100 years. *Soil Biology & Biochemistry* 70 : 79-87.
1525. Jangid K., Williams M.A., Franzluebbers A.J., Schmidt T.M., Coleman D.C. et Whitman W.B., 2011. Land-use history has a stronger impact on soil microbial community composition than aboveground vegetation and soil properties. *Soil Biology and Biochemistry* 43 (10) : 2184-2193.
1526. Mennicken S., Kondratow F., Buralli F., Manzi S., Andrieu E., Roy M. et Brin A., 2020. Effects of past and present-day landscape structure on forest soil microorganisms. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8 (118).
1527. Ellis C.J., 2015. Ancient woodland indicators signal the climate change risk for dispersal-limited species. *Ecological Indicators* 53 : 106-114.
1528. Whittet R. et Ellis C.J., 2013. Critical tests for lichen indicators of woodland ecological continuity. *Biological Conservation* 168 : 19-23.
1529. Dymytrava L., Brändli U.-B., Ginzler C. et Scheidegger C., 2018. Forest history and epiphytic lichens: Testing indicators for assessing forest autochthony in Switzerland. *Ecological Indicators* 84 : 847-857.
1530. Marmor L., Tõrra T., Saag L. et Randlane T., 2011. Effects of forest continuity and tree age on epiphytic lichen biota in coniferous forests in Estonia. *Ecological Indicators* 11 (5) : 1270-1276.
1531. Morel L., Dujol B., Courtial C., Vasseur M., Leroy B. et Ysnel F., 2019. Spontaneous recovery of functional diversity and rarity of ground-living spiders shed light on the conservation importance of recent woodlands. *Biodiversity and Conservation* 28 (3) : 687-709.
1532. Buse J., 2012. "Ghosts of the past": flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *Journal of Insect Conservation* 16 (1) : 93-102.
1533. Gossner M., Engel K. et Jessel B., 2008. Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? *Biodiversity and Conservation* 17 (13) : 3165-3180.
1534. Hülsmann M., Boutaud E., Buse J., Schuldt A. et Assmann T., 2019. Land-use legacy and tree age in continuous woodlands: weak effects on overall ground beetle assemblages, but strong effects on two threatened species. *Journal of Insect Conservation* 23 (3) : 623-633.
1535. Matern A., Drees C., Hardtle W., von Oheimb G. et Assmann T., 2011. Historical ecology meets conservation and evolutionary genetics: a secondary contact zone between *Carabus violaceus* (Coleoptera, Carabidae) populations inhabiting ancient and recent woodlands in north-western Germany. *Zookeys* (100) : 545-563.
1536. Bouget C., Brin A., Tellez D. et Archaux F., 2015. Intraspecific variations in dispersal ability of saproxylic beetles in fragmented forest patches. *Oecologia* 177 (3) : 911-920.
1537. Cateau E., Herrault P.A., Sheeren D., Ladet S. et Brustel H., 2018. The influence of spatial and temporal discontinuities of forest habitats on the current presence of flightless saproxylic beetles. *Plos One* 13 (5).

1538. Irmeler U., Arp H. et Notzold R., 2010. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *Journal of Insect Conservation* 14 (3) : 227-235.
1539. Ponge J.F., Dubs F., Gillet S., Sousa J.P. et Lavelle P., 2006. Decreased biodiversity in soil springtail communities: the importance of dispersal and land use history in heterogeneous landscapes. *Soil Biology & Biochemistry* 38 (5) : 1158-1161.
1540. Hahn P.G. et Orrock J.L., 2015. Land-use history alters contemporary insect herbivore community composition and decouples plant-herbivore relationships. *Journal of Animal Ecology* 84 (3) : 745-754.
1541. Dekoninck W., Desender K. et Grootaert P., 2008. Establishment of ant communities in forests growing on former agricultural fields: Colonisation and 25 years of management are not enough (Hymenoptera: Formicidae). *European Journal of Entomology* 105 (4) : 681-689.
1542. Mitchell C.E., Turner M.G. et Pearson S.M., 2002. Effects of historical land use and forest patch size on myrmecochores and ant communities. *Ecological Applications* 12 (5) : 1364-1377.
1543. Herrault P.A., Larrieu L., Cordier S., Gimmi U., Lachat T., Ouin A., Sarthou J.P. et Sheeren D., 2016. Combined effects of area, connectivity, history and structural heterogeneity of woodlands on the species richness of hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Landscape Ecology* 31 (4) : 877-893.
1544. Gargominy O. et Régnier C., 2021. Base de connaissance "Statuts" des espèces en France. Version pour TAXREF v14.0. UMS 2006 Patrimoine Naturel, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. p.
1545. Gargominy O., Terceire S., Régnier C., Dupont P., Daszkiewicz P., Léotard G., Antonetti P., Ramage T., Vandel E., Petiteville M., Leblond S., Idzak L., Boulet V., Denys G., De Massary J.C., Lévêque A., Jourdan H., Rome Q., Dusoulier F., Touroult J., Savouré-Soubelet A., Barbut J., Canard A., Simian G., Le Divelec R., Haffner P., Meyer C., Van Es J., Poncet R., Demerges D., Mehran B., Horellou A., Moulin N., Ah-Peng C., Bernard J.-F., Caesar M., Comolet-Tirman J., Courtecuisse R., Delfosse E., Dewynter M., Hugonnot V., Kondratyeva A., Lavocat Bernard E., Lebouvier M., Lebreton E., Malécot V., Moreau P.A., Muller S., Noblecourt T., Pellens R., Robert Gradstein S., Rodrigues C., Rouhan G. et Véron S., 2020. TAXREF v14, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion. UMS 2006 Patrimoine naturel, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. p.
1546. Barbet-Massin M., Jiguet F., Albert C.H. et Thuiller W., 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution* 3 (2) : 327-338.
1547. Hampton S.E., Strasser C.A., Tewksbury J.J., Gram W.K., Budden A.E., Batcheller A.L., Duke C.S. et Porter J.H., 2013. Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11 (3) : 156-162.
1548. Mobaied S., Machon N. et Porcher E., 2015. Ecological specialization and rarity indices estimated for a large number of plant species in France. *Data in Brief* 3 : 165-168.
1549. Chevalier R., Archaux F., Berthelot A., Carnnot-Milard L., Duprez M., Gaudin S. et 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 [Does the concept of ancient forest apply to cultivated poplar forests? A relevance test in relation to the valleys of the Champagne region]. *Revue Forestière Française* 65 (4) : 375-388.
1550. De Keersmaecker L., Vandekerckhove K., Verstraeten A., Baeten L., Verschelde P., Thomaes A., Hermy M. et Verheyen K., 2011. Clear-felling effects on colonization rates of shade-tolerant forest herbs into a post-agricultural forest adjacent to ancient forest. *Applied Vegetation Science* 14 (1) : 75-83.
1551. Dzwonko Z. et Loster S., 1997. Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition of secondary communities in southern Poland. *Journal of Applied Ecology* 34 (4) : 861-870.
1552. Nordén B., Olsen S.L., Haug S. et Rusch G., 2021. Recent forest on abandoned agricultural land in the boreonemoral zone – Biodiversity of plants and fungi in relation to historical and present tree cover. *Forest Ecology and Management* 489 : 119045.
1553. De Schrijver A., Vesterdal L., Hansen K., De Frenne P., Augusto L., Achat D.L., Staelens J., Baeten L., De Keersmaecker L., De Neve S. et Verheyen K., 2012. Four decades of post-agricultural forest development have caused major redistributions of soil phosphorus fractions. *Oecologia* 169 (1) : 221-234.
1554. Brudvig L.A. et Damschen E.I., 2011. Land-use history, historical connectivity, and land management interact to determine longleaf pine woodland understory richness and composition. *Ecography* 34 (2) : 257-266.
1555. Holmes M.A. et Matlack G.R., 2017. Forest micro-environment develops through time: Changes in physical and structural heterogeneity follow abandonment from two forms of agriculture. *Forest Ecology and Management* 404 : 55-64.
1556. Fraterrigo J.M., Turner M.G., Pearson S.M. et Dixon P., 2005. Effects of past land use on spatial heterogeneity of soil nutrients in southern appalachian forests. *Ecological Monographs* 75 (2) : 215-230.
1557. Matlack G.R., 2009. Long-term changes in soils of second-growth forest following abandonment from agriculture. *Journal of Biogeography* 36 (11) : 2066-2075.
1558. Morel L., Barbe L., Jung V., Clément B., Schnitzler A. et Ysnel F., 2020. Passive rewilding may (also) restore phylogenetically rich and functionally resilient forest plant communities. *Ecological Applications* 30 (1) : e02007.
1559. Baeten L., Verstraeten G., De Frenne P., Vanhellefont M., Wuyts K., Hermy M. et Verheyen K., 2011. Former land use affects the nitrogen and phosphorus concentrations and biomass of forest herbs. *Plant Ecology* 212 (5) : 901-909.

1560. Vellend M., 2005. Land-use history and plant performance in populations of *Trillium grandiflorum*. *Biological Conservation* 124 (2) : 217-224.
1561. Singleton R., Gardescu S., Marks P.L. et Geber M.A., 2001. Forest herb colonization of postagricultural forests in central New York State, USA. *Journal of Ecology* 89 (3) : 325-338.
1562. Gachet S., Vela E. et Taton T., 2005. BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation* 14 (4) : 1023-1034.
1563. Guarino R., Domina G. et Pignatti S., 2012. Ellenberg's Indicator values for the Flora of Italy—first update: Pteridophyta, Gymnospermae and Monocotyledoneae. *Flora Mediterranea* 22 : 197-209.
1564. McLauchlan K., 2006. The nature and longevity of agricultural impacts on soil carbon and nutrients: A review. *Ecosystems* 9 (8) : 1364-1382.
1565. Stanchi S., Freppaz M., Agnelli A., Reinsch T. et Zanini E., 2012. Properties, best management practices and conservation of terraced soils in Southern Europe (from Mediterranean areas to the Alps): A review. *Quaternary International* 265 : 90-100.
1566. Arnáez J., Lana-Renault N., Lasanta T., Ruiz-Flaño P. et Castroviejo J., 2015. Effects of farming terraces on hydrological and geomorphological processes. A review. *CATENA* 128 : 122-134.
1567. Tarolli P., Preti F. et Romano N., 2014. Terraced landscapes: From an old best practice to a potential hazard for soil degradation due to land abandonment. *Anthropocene* 6 : 10-25.
1568. Dupouey J.L., Bergès L., Bouget C., Chauchard S., Cordonnier T., Dauffy-Richard E., Feiss T., Montpied P. et Rochel X., 2013. Impacts des changements d'usages anciens sur la biodiversité et les sols forestiers. In : *FORGECO 2013 – Forêts et écosystèmes cultivés : vers une intensification écologique ?* Grenoble, 3-4 décembre 2013.
1569. Brown A.M., Warton D.I., Andrew N.R., Binns M., Cassis G. et Gibb H., 2014. The fourth-corner solution - using predictive models to understand how species traits interact with the environment. *Methods in Ecology and Evolution* 5 (4) : 344-352.
1570. Warton D.I., Shipley B. et Hastie T., 2015. CATS regression - a model-based approach to studying trait-based community assembly. *Methods in Ecology and Evolution* 6 (4) : 389-398.
1571. Kuemmerle T., Erb K., Meyfroidt P., Muller D., Verburg P.H., Estel S., Haberl H., Hostert P., Jepsen M.R., Kastner T., Levers C., Lindner M., Plutzer C., Verkerk P.J., van der Zanden E.H. et Reenberg A., 2013. Challenges and opportunities in mapping land use intensity globally. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 5 (5) : 484-493.
1572. Dupouey J.-L., Bergès L., Chauchard S., Cordonnier T., Feiss T., Leroy N., Montpied P. et Rochel X., 2017. Forest ecosystems: all ancient human actions do not equally matter. In : *Into the woods - Overlapping perspectives on the history of ancient forests, 18-20 April 2017*. Padua, Italy.
1573. Burgi M., Gimmi U. et Stuber M., 2013. Assessing traditional knowledge on forest uses to understand forest ecosystem dynamics. *Forest Ecology and Management* 289 : 115-122.
1574. Feiss T., Dupouey J.L., Rochel X., Bergès L., Rigolet C. et Chauchard S., 2011. Long-term after effect of overexploitation in forests. A comparison between two ancient silvicultural treatments: coppice versus "quarter in reserve". In : *International Conference: Frontier in historical ecology*. Birmensdorf: WSL.
1575. Van Calster H., Baeten L., De Schrijver A., De Keersmaecker L., Rogister J.E., Verheyen K. et Hermy M., 2007. Management driven changes (1967-2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management* 241 (1-3) : 258-271.
1576. Kirby K.J., Buckley G.P. et Mills J., 2017. Biodiversity implications of coppice decline, transformations to high forest and coppice restoration in British woodland. *Folia Geobotanica* 52 (1) : 5-13.
1577. Tonteri T., Salemaa M., Rautio P., Hallikainen V., Korpela L. et Merilä P., 2016. Forest management regulates temporal change in the cover of boreal plant species. *Forest Ecology and Management* 381 : 115-124.
1578. Muurinen L., Oksanen J., Vanha-Majamaa I. et Virtanen R., 2019. Legacy effects of logging on boreal forest understorey vegetation communities in decadal time scales in northern Finland. *Forest Ecology and Management* 436 : 11-20.
1579. Ollinger S.V., Smith M.L., Martin M.E., Hallett R.A., Goodale C.L. et Aber J.D., 2002. Regional variation in foliar chemistry and N cycling among forests of diverse history and composition. *Ecology* 83 (2) : 339-355.
1580. Gimmi U., Poulter B., Wolf A., Portner H., Weber P. et Burgi M., 2013. Soil carbon pools in Swiss forests show legacy effects from historic forest litter raking. *Landscape Ecology* 28 (5) : 835-846.
1581. Gimmi U., Wohlgemuth T., Rigling A., Hoffmann C.W. et Burgi M., 2010. Land-use and climate change effects in forest compositional trajectories in a dry Central-Alpine valley. *Annals of Forest Science* 67 (7).
1582. Vild O., Šipoš J., Szabó P., Macek M., Chudomelová M., Kopecný M., Suchánková S., Houška J., Kotačka M. et Hédli R., 2018. Legacy of historical litter raking in temperate forest plant communities. *Journal of Vegetation Science* 29 (4) : 596-606.
1583. Szabo P., Mullerova J., Suchankova S. et Kotačka M., 2015. Intensive woodland management in the Middle Ages: spatial modelling based on archival data. *Journal of Historical Geography* 48 : 1-10.
1584. Rochel X., 2016. Paysages naturels, paysages construits. Géographie historique et usages des archives dans l'étude de paysages dits naturels. HDR, Université de Lorraine, 2 volumes, 209 et 348 p.

1585. Essl F., Dullinger S., Rabitsch W., Hulme P.E., Pysek P., Wilson J.R.U. et Richardson D.M., 2015. Historical legacies accumulate to shape future biodiversity in an era of rapid global change. *Diversity and Distributions* 21 (5) : 534-547.
1586. Gosselin F. et Callois J.-M., 2021. On the time lag between human activity and biodiversity in Europe at the national scale. *Anthropocene* 35 : 100303.
1587. Jacobson A.P., Riggio J., M. Tait A. et E. M. Baillie J., 2019. Global areas of low human impact ('Low Impact Areas') and fragmentation of the natural world. *Scientific Reports* 9 (1) : 14179.
1588. Venter O., Sanderson E.W., Magrath A., Allan J.R., Beher J., Jones K.R., Possingham H.P., Laurance W.F., Wood P. et Fekete B.M., 2016. Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009. *Scientific data* 3 (1) : 1-10.
1589. Ellis E.C. et Ramankutty N., 2008. Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6 (8) : 439-447.
1590. Kennedy C.M., Oakleaf J.R., Theobald D.M., Baruch-Mordo S. et Kiesecker J., 2019. Managing the middle: A shift in conservation priorities based on the global human modification gradient. *Global Change Biology* 25 (3) : 811-826.
1591. Vogt P., Riitters K.H., Estreguil C., Kozak J. et Wade T.G., 2007. Mapping spatial patterns with morphological image processing. *Landscape Ecology* 22 (2) : 171-177.
1592. Kempeneers P., Sedano F., Seebach L., Strobl P. et San-Miguel-Ayanz J., 2012. Data fusion of different spatial resolution remote sensing images applied to forest-type mapping. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 49 : 4977-4986.
1593. Estreguil C., Caudullo G., de Rigo D. et San Miguel J., 2013. Forest landscape in Europe: pattern, fragmentation and connectivity. *EUR Scientific and Technical Research* 25717.
1594. Psaralexi M.K., Votsi N.E.P., Selva N., Mazaris A.D. et Pantis J.D., 2017. Importance of roadless areas for the European conservation network. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5.
1595. Strittholt J.R. et Dellasala D.A., 2001. Importance of roadless areas in biodiversity conservation in forested ecosystems: Case study of the Klamath-Siskiyou ecoregion of the United States. *Conservation Biology* 15 (6) : 1742-1754.
1596. Selva N., Kreft S., Kati V., Schluck M., Jonsson B.G., Mihok B., Okarma H. et Ibsch P.L., 2011. Roadless and low-traffic areas as conservation targets in Europe. *Environmental Management* 48 (5) : 865-877.
1597. van der Ree R., Jaeger J.A.G., van der Grift E.A. et Clevenger A.P., 2011. Effects of roads and traffic on wildlife populations and landscape function: road ecology is moving toward larger scales. *Ecology and Society* 16 (1).
1598. Chen X.W. et Roberts K.A., 2008. Roadless areas and biodiversity: a case study in Alabama, USA. *Biodiversity and Conservation* 17 (8) : 2013-2022.
1599. Selva N., Switalski A., Kreft S. et Ibsch P.L., 2015. Why keep areas road-free? The importance of roadless areas. In : *Handbook of road ecology*, Van der Ree R., Smith D.J. et Grilo C. (Eds). John Wiley & Sons, Chichester, UK, p. 16-26.
1600. Ibsch P.L., Hoffmann M.T., Kreft S., Pe'er G., Kati V., Biber-Freudenberger L., DellaSala D.A., Vale M.M., Hobson P.R. et Selva N., 2016. A global map of roadless areas and their conservation status. *Science* 354 (6318) : 1423-1427.
1601. DeVelice R.L. et Martin J.R., 2001. Assessing the extent to which roadless areas complement the conservation of biological diversity. *Ecological Applications* 11 (4) : 1008-1018.
1602. Torres A., Jaeger J.A.G. et Alonso J.C., 2016. Assessing large-scale wildlife responses to human infrastructure development. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (30) : 8472.
1603. Freudenberger L., Hobson P.R., Rupic S., Pe'er G., Schluck M., Sauermann J., Kreft S., Selva N. et Ibsch P.L., 2013. Spatial road disturbance index (SPROADI) for conservation planning: a novel landscape index, demonstrated for the State of Brandenburg, Germany. *Landscape Ecology* 28 (7) : 1353-1369.
1604. Crist M.R., Wilmer B. et Aplet G.H., 2005. Assessing the value of roadless areas in a conservation reserve strategy: biodiversity and landscape connectivity in the northern Rockies. *Journal of Applied Ecology* 42 (1) : 181-191.
1605. Van Der Ree R., Smith D.J. et Grilo C., 2015. Handbook of road ecology. John Wiley & Sons.
1606. Teodorovic D. et Janic M., 2016. Transportation engineering: theory, practice and modeling. Butterworth-Heinemann.
1607. Hofmeister J., Hošek J., Brabec M. et Tenčík A., 2016. Human-sensitive bryophytes retreat into the depth of forest fragments in central European landscape. *European Journal of Forest Research* 135 (3) : 539-549.
1608. Hofmeister J., Hošek J., Brabec M. et Kočvara R., 2017. Spatial distribution of bird communities in small forest fragments in central Europe in relation to distance to the forest edge, fragment size and type of forest. *Forest Ecology and Management* 401 : 255-263.
1609. Cleveland W., Grosse E. et Shyu W., 1992. Local regression models. In : *Statistical models in S*, Chambers J.M. et Hastie T.J. (Eds). Wadsworth & Brooks/Cole, Pacific Grove, CA, p. 309-376.
1610. Bénichou P. et Le Breton O., 1987. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie* 7 : 23-34.
1611. Chen J., Franklin J.F. et Spies T.A., 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 63 (3-4) : 219-237.

1612. Tuff K., Tuff T. et Davies K., 2016. A framework for integrating thermal biology into fragmentation research. *Ecology Letters* 19 (4) : 361-374.
1613. Hofmeister J., Hošek J., Brabec M., Stráalková R., Mýlová P., Bouda M., Pettit J.L., Rydval M. et Svoboda M., 2019. Microclimate edge effect in small fragments of temperate forests in the context of climate change. *Forest Ecology and Management* 448 : 48-56.
1614. Lenzion J. et Leuschner C., 2009. Temperate forest herbs are adapted to high air humidity—evidence from climate chamber and humidity manipulation experiments in the field. *Canadian Journal of Forest Research* 39 (12) : 2332-2342.
1615. Zellweger F., De Frenne P., Lenoir J., Vangansbeke P., Verheyen K., Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Hédil R., Berki I., Brunet J., Van Calster H., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Máliš F., Macek M., Malicki M., Naaf T., Nagel T.A., Ortmann-Ajkai A., Petřík P., Pielech R., Reczyńska K., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Teleki B., Vild O., Wulf M. et Coomes D., 2020. Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science* 368 (6492) : 772-775.
1616. Didham R.K. et Lawton J.H., 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31 (1) : 17-30.
1617. Laurance W.F., Camargo J.L.C., Luizao R.C.C., Laurance S.G., Pimm S.L., Bruna E.M., Stouffer P.C., Williamson G.B., Benitez-Malvido J., Vasconcelos H.L., Van Houtan K.S., Zartman C.E., Boyle S.A., Didham R.K., Andrade A. et Lovejoy T.E., 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological Conservation* 144 (1) : 56-67.
1618. Mendes C.B. et Prevedello J.A., 2020. Does habitat fragmentation affect landscape-level temperatures? A global analysis. *Landscape Ecology* 35 (8) : 1743-1756.
1619. Nowakowski A.J., Frishkoff L.O., Agha M., Todd B.D. et Scheffers B.R., 2018. Changing thermal landscapes: merging climate science and landscape ecology through thermal biology. *Current Landscape Ecology Reports* 3 (4) : 57-72.
1620. Riitters K., Wickham J., Costanza J. et Vogt P., 2016. A global evaluation of forest interior area dynamics using tree cover data from 2000 to 2012. *Landscape Ecology* 31 (1) : 137-148.
1621. Wang Y., Brandt M., Zhao M., Xing K., Wang L., Tong X., Xue F., Kang M., Jiang Y. et Fensholt R., 2020. Do afforestation projects increase core forests? Evidence from the Chinese Loess Plateau. *Ecological Indicators* 117 : 106558.
1622. Goodchild M.F., 2007. Citizens as voluntary sensors: spatial data infrastructure in the world of Web 2.0. *International Journal of Spatial Data Infrastructures Research* 2 (2) : 24-32.
1623. Girres J.-F. et Touya G., 2010. Quality assessment of the French OpenStreetMap dataset. *Transactions in GIS* 14 (4) : 435-459.
1624. Estima J. et Painho M., 2013. Exploratory analysis of OpenStreetMap for land use classification. In : *Proceedings of the second ACM SIGSPATIAL international workshop on crowdsourced and volunteered geographic information*.
1625. Goodchild M.F., 2013. The quality of big (geo) data. *Dialogues in Human Geography* 3 (3) : 280-284.
1626. Jackson S.P., Mullen W., Agouris P., Crooks A., Croitoru A. et Stefanidis A., 2013. Assessing completeness and spatial error of features in volunteered geographic information. *ISPRS International Journal of Geo-Information* 2 (2) : 507-530.
1627. Basiri A., Haklay M., Foody G. et Mooney P., 2019. Crowdsourced geospatial data quality: challenges and future directions. *International Journal of Geographical Information Science* 33 (8) : 1588-1593.
1628. Popp J.N. et Boyle S.P., 2017. Railway ecology: underrepresented in science? *Basic and Applied Ecology* 19 : 84-93.
1629. Barrientos R., Ascensão F., Beja P., Pereira H.M. et Borda-de-Água L., 2019. Railway ecology vs. road ecology: similarities and differences. *European Journal of Wildlife Research* 65 (1) : 12.
1630. Goetz S.J., Jantz P. et Jantz C.A., 2009. Connectivity of core habitat in the Northeastern United States: Parks and protected areas in a landscape context. *Remote Sensing of Environment* 113 (7) : 1421-1429.
1631. Benayas J.R., Martins A., Nicolau J.M. et Schulz J.J., 2007. Abandonment of agricultural land: an overview of drivers and consequences. *CAB reviews: Perspectives in agriculture, veterinary science, nutrition and natural resources* 2 (57) : 1-14.
1632. Montgomery M.R., 2008. The urban transformation of the developing world. *Science* 319 (5864) : 761-764.
1633. Guastella G., Oueslati W. et Pareglio S., 2019. Patterns of urban spatial expansion in European cities. *Sustainability* 11 (8) : 2247.
1634. Navarro L.M. et Pereira H.M., 2012. Rewilding abandoned landscapes in Europe. *Ecosystems* 15 (6) : 900-912.
1635. Fernandez N., Navarro L.M. et Pereira H.M., 2017. Rewilding: a call for boosting ecological complexity in conservation. *Conservation Letters* 10 (3) : 276-278.
1636. Perino A., Pereira H.M., Navarro L.M., Fernández N., Bullock J.M., Ceaușu S., Cortés-Avizanda A., van Klink R., Kuemmerle T., Lomba A., Pe'er G., Plieninger T., Rey Benayas J.M., Sandom C.J., Svenning J.-C. et Wheeler H.C., 2019. Rewilding complex ecosystems. *Science* 364 (6438) : eaav5570.
1637. Ceausu S., Hofmann M., Navarro L.M., Carver S., Verburg P.H. et Pereira H.M., 2015. Mapping opportunities and challenges for rewilding in Europe. *Conservation Biology* 29 (4) : 1017-1027.
1638. Lindenmayer D., 2016. Interactions between forest resource management and landscape structure. *Current Landscape Ecology Reports* 1 (1) : 10-18.

1639. Galán-Acedo C., Arroyo-Rodríguez V., Cudney-Valenzuela S.J. et Fahrig L., 2019. A global assessment of primate responses to landscape structure. *Biological Reviews* 94 (5) : 1605-1618.
1640. Hendershot J.N., Smith J.R., Anderson C.B., Letten A.D., Frishkoff L.O., Zook J.R., Fukami T. et Daily G.C., 2020. Intensive farming drives long-term shifts in avian community composition. *Nature* 579 (7799) : 393-396.
1641. Deere N.J., Guillera-Arroita G., Platts P.J., Mitchell S.L., Baking E.L., Bernard H., Haysom J.K., Reynolds G., Seaman D.J.I., Davies Z.G. et Struebig M.J., 2020. Implications of zero-deforestation commitments: Forest quality and hunting pressure limit mammal persistence in fragmented tropical landscapes. *Conservation Letters* 13 (3) : e12701.
1642. Swift T.L. et Hannon S.J., 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biological Reviews* 85 (1) : 35-53.
1643. Betts M.G., Wolf C., Pfeifer M., Banks-Leite C., Arroyo-Rodríguez V., Ribeiro D.B., Barlow J., Eigenbrod F., Faria D., Fletcher R.J., Hadley A.S., Hawes J.E., Holt R.D., Klingbeil B., Kormann U., Lens L., Levi T., Medina-Rangel G.F., Melles S.L., Mezger D., Morante-Filho J.C., Orme C.D.L., Peres C.A., Phalan B.T., Pidgeon A., Possingham H., Ripple W.J., Slade E.M., Somarriba E., Tobias J.A., Tylianakis J.M., Urbina-Cardona J.N., Valente J.J., Watling J.I., Wells K., Wearn O.R., Wood E., Young R. et Ewers R.M., 2019. Extinction filters mediate the global effects of habitat fragmentation on animals. *Science* 366 (6470) : 1236.
1644. Hanski I. et Ovaskainen O., 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404 (6779) : 755-758.
1645. Lindenmayer D., 2019. Small patches make critical contributions to biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116 (3) : 717-719.
1646. Reider I.J., Donnelly M.A. et Watling J.I., 2018. The influence of matrix quality on species richness in remnant forest. *Landscape Ecology* 33 (7) : 1147-1157.
1647. Taubert F., Fischer R., Groeneveld J., Lehmann S., Müller M.S., Rödiger E., Wiegand T. et Huth A., 2018. Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature* 554 (7693) : 519-522.
1648. Werner S.M. et Raffa K.F., 2000. Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region. *Forest Ecology and Management* 139 (1) : 135-155.
1649. Stiers M., Willim K., Seidel D., Ehbrecht M., Kabal M., Ammer C. et Annighöfer P., 2018. A quantitative comparison of the structural complexity of managed, lately unmanaged and primary European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Forest Ecology and Management* 430 : 357-365.
1650. Tomao A., Antonio Bonet J., Castaño C. et de-Miguel S., 2020. How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi. *Forest Ecology and Management* 457 : 117678.
1651. Lindenmayer D.B. et Franklin J.F., 2002. Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach. Island press.
1652. Côté P., Tittler R., Messier C., Kneeshaw D.D., Fall A. et Fortin M.J., 2010. Comparing different forest zoning options for landscape-scale management of the boreal forest: Possible benefits of the TRIAD. *Forest Ecology and Management* 259 (3) : 418-427.
1653. Tittler R., Messier C. et Fall A., 2012. Concentrating anthropogenic disturbance to balance ecological and economic values: applications to forest management. *Ecological Applications* 22 (4) : 1268-1277.
1654. Fall A. et Fall J., 2001. A domain-specific language for models of landscape dynamics. *Ecological Modelling* 141 (1-3) : 1-18.
1655. Evju M. et Sverdrup-Thygeson A., 2016. Spatial configuration matters: a test of the habitat amount hypothesis for plants in calcareous grasslands. *Landscape Ecology* 31 (9) : 1891-1902.
1656. Thiele J., Kellner S., Buchholz S. et Schirmel J., 2018. Connectivity or area: what drives plant species richness in habitat corridors? *Landscape Ecology* 33 (2) : 173-181.
1657. Lehtilä K., Vinter T. et Dinnetz P., 2020. Plant response to habitat amount and configuration in Swedish forests. *Diversity and Distributions* 26 (3) : 329-339.
1658. Mony C., Abadie J., Gil-Tena A., Burel F. et Ernoult A., 2018. Effects of connectivity on animal-dispersed forest plant communities in agriculture-dominated landscapes. *Journal of Vegetation Science* 29 (2) : 167-178.
1659. Uroy L., 2020. Effet de la connectivité et de sa dynamique temporelle sur la structuration taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales. Thèse de Doctorat, Ecologie et Evolution, Université de Rennes 1, 310 p.
1660. González-Megías A., María Gómez J. et Sánchez-Piñero F., 2007. Diversity-habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. *Ecography* 30 (1) : 31-41.
1661. Savary P., 2021. Utilisation conjointe de graphes génétiques et paysagers pour l'analyse de la connectivité écologique des habitats. Thèse de Doctorat, Ecole Doctorale n°554 Environnements - Santé, Spécialité : Biologie des populations et écologie, Université Bourgogne Franche-Comté, 296 p.
1662. Savary P., Foltête J.-C., Moal H., Vuidel G. et Garnier S., 2021. Analysing landscape effects on dispersal networks and gene flow with genetic graphs. *Molecular Ecology Resources* 21 (4) : 1167-1185.
1663. Ribeiro R., Carretero M.A., Sillero N., Alarcos G., Ortiz-Santaliestra M., Lizana M. et Llorente G.A., 2011. The pond network: can structural connectivity reflect on (amphibian) biodiversity patterns? *Landscape Ecology* 26 (5) : 673-682.

1664. Laroche F., Balbi M., Grébert T., Jabot F. et Archaux F., 2020. Three points of consideration before testing the effect of patch connectivity on local species richness: patch delineation, scaling and variability of metrics. *bioRxiv* : 640995.
1665. Thiele J., Schirmel J. et Buchholz S., 2018. Effectiveness of corridors varies among phytosociological plant groups and dispersal syndromes. *PLOS ONE* 13 (7) : e0199980.
1666. Moritz C., Meynard C.N., Devictor V., Guizien K., Labrune C., Guarini J.-M. et Mouquet N., 2013. Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. *Oikos* 122 (10) : 1401-1410.
1667. Koerner W., Cinotti B., Jussy J.H. et Benoît M., 2000. Evolution des surfaces boisées en France depuis le début du XIX^{ème} siècle : identification et localisation des boisements des territoires agricoles abandonnés [Changes in the wooded area in France since the beginning of the 19th century - Identification and location of abandoned arable land that has been reforested]. *Revue Forestière Française* 52 (3) : 249-269.
1668. Dondina O., Saura S., Bani L. et Mateo-Sanchez M.C.M., 2018. Enhancing connectivity in agroecosystems: focus on the best existing corridors or on new pathways? *Landscape Ecology* 33 (10) : 1741-1756.
1669. Theobald D.M., Crooks K.R. et Norman J.B., 2011. Assessing effects of land use on landscape connectivity: loss and fragmentation of western U.S. forests. *Ecological Applications* 21 (7) : 2445-2458.
1670. Hooftman D.A.P. et Bullock J.M., 2012. Mapping to inform conservation: A case study of changes in semi-natural habitats and their connectivity over 70 years. *Biological Conservation* 145 (1) : 30-38.
1671. Martensen A.C., Saura S. et Fortin M.J., 2017. Spatio-temporal connectivity: assessing the amount of reachable habitat in dynamic landscapes. *Methods in Ecology and Evolution* 8 (10) : 1253-1264.
1672. Jaeger J.A.G., 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecology* 15 (2) : 115-130.
1673. Moser B., Jaeger J.A.G., Tappeiner U., Tasser E. et Eisel B., 2007. Modification of the effective mesh size for measuring landscape fragmentation to solve the boundary problem. *Landscape Ecology* 22 (3) : 447-459.
1674. Polak T., Rhodes J.R., Jones D. et Possingham H.P., 2014. Optimal planning for mitigating the impacts of roads on wildlife. *Journal of Applied Ecology* 51 (3) : 726-734.
1675. Mimet A., Clauzel C. et Foltête J.-C., 2016. Locating wildlife crossings for multispecies connectivity across linear infrastructures. *Landscape Ecology* 31 (9) : 1955-1973.
1676. Polak T., Nicholson E., Grilo C., Bennett J.R. et Possingham H.P., 2019. Optimal planning to mitigate the impacts of roads on multiple species. *Journal of Applied Ecology* 56 (1) : 201-213.
1677. Tarabon S., Bergès L., Dutoit T. et Isselin-Nondedeu F., 2019. Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment. *Journal of Environmental Management* 243 : 340-349.
1678. Ascensão F., Mestre F. et Barbosa A.M., 2019. Prioritizing road defragmentation using graph-based tools. *Landscape and Urban Planning* 192 : 103653.
1679. Huang J.-L., Andrello M., Martensen A.C., Saura S., Liu D.-F., He J.-H. et Fortin M.-J., 2020. Importance of spatio-temporal connectivity to maintain species experiencing range shifts. *Ecography* 43 (4) : 591-603.
1680. Chen I.C., Hill J.K., Ohlemuller R., Roy D.B. et Thomas C.D., 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333 (6045) : 1024-1026.
1681. Thuiller W., Lavergne S., Roquet C., Boulangeat I., Lafourcade B. et Araujo M.B., 2011. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature* 470 (7335) : 531-534.
1682. Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W. et Courchamp F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters* 15 (4) : 365-377.
1683. Franks S.J., Weber J.J. et Aitken S.N., 2014. Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evolutionary Applications* 7 (1) : 123-139.
1684. Garcia R.A., Cabeza M., Rahbek C. et Araújo M.B., 2014. Multiple dimensions of climate change and their implications for biodiversity. *Science* 344 (6183).
1685. Nicotra A.B., Beever E.A., Robertson A.L., Hofmann G.E. et O'Leary J., 2015. Assessing the components of adaptive capacity to improve conservation and management efforts under global change. *Conservation Biology* 29 (5) : 1268-1278.
1686. Corlett R.T. et Westcott D.A., 2013. Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution* 28 (8) : 482-488.
1687. Årevall J., Early R., Estrada A., Wennergren U. et Eklöf A.C., 2018. Conditions for successful range shifts under climate change: The role of species dispersal and landscape configuration. *Diversity and Distributions* 24 (11) : 1598-1611.
1688. Schloss C.A., Nuñez T.A. et Lawler J.J., 2012. Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (22) : 8606-8611.
1689. Travis J.M.J., Delgado M., Bocado G., Baguette M., Bartoń K., Bonte D., Boulangeat I., Hodgson J.A., Kubisch A., Penteriani V., Saastamoinen M., Stevens V.M. et Bullock J.M., 2013. Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos* 122 (11) : 1532-1540.

1690. Littlefield C.E., Krosby M., Michalak J.L. et Lawler J.J., 2019. Connectivity for species on the move: supporting climate-driven range shifts. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17 (5) : 270-278.
1691. Heller N.E. et Zavaleta E.S., 2009. Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation* 142 (1) : 14-32.
1692. Keeley A.T., Ackerly D.D., Cameron D.R., Heller N.E., Huber P.R., Schloss C.A., Thorne J.H. et Merenlender A.M., 2018. New concepts, models, and assessments of climate-wise connectivity. *Environmental Research Letters* 13 (7) : 073002.
1693. Opdam P., Luque S. et Jones K.B., 2009. Changing landscapes to accommodate for climate change impacts: a call for landscape ecology. *Landscape Ecology* 24 (6) : 715-721.
1694. Jones K.R., Watson J.E.M., Possingham H.P. et Klein C.J., 2016. Incorporating climate change into spatial conservation prioritisation: A review. *Biological Conservation* 194 : 121-130.
1695. Kang W., Minor E.S., Woo D., Lee D. et Park C.-R., 2016. Forest mammal roadkills as related to habitat connectivity in protected areas. *Biodiversity and Conservation* 25 (13) : 2673-2686.
1696. Urban M.C., 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348 (6234) : 571-573.
1697. McGuire J.L., Lawler J.J., Mcrae B.H., Nunez T.A. et Theobald D.M., 2016. Achieving climate connectivity in a fragmented landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113 (26) : 7195-7200.
1698. Schmitz O.J., Lawler J.J., Beier P., Groves C., Knight G., Boyce D.A., Bulluck J., Johnston K.M., Klein M.L., Muller K., Pierce D.J., Singleton W.R., Strittholt J.R., Theobald D.M., Trombulak S.C. et Trainor A., 2015. Conserving biodiversity: practical guidance about climate change adaptation approaches in support of land-use planning. *Natural Areas Journal* 35 (1) : 190-203, 14.
1699. Mawdsley J.R., O'Malley R. et Ojima D.S., 2009. A review of climate-change adaptation strategies for wildlife management and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 23 (5) : 1080-1089.
1700. Groves C.R., Game E.T., Anderson M.G., Cross M., Enquist C., Ferdaña Z., Girvetz E., Gondor A., Hall K.R., Higgins J., Marshall R., Popper K., Schill S. et Shafer S.L., 2012. Incorporating climate change into systematic conservation planning. *Biodiversity and Conservation* 21 (7) : 1651-1671.
1701. Vos C.C., Berry P., Opdam P., Baveco H., Nijhof B., O'Hanley J., Bell C. et Kuipers H., 2008. Adapting landscapes to climate change: examples of climate-proof ecosystem networks and priority adaptation zones. *Journal of Applied Ecology* 45 (6) : 1722-1731.
1702. Sordello R., Comolet-Tirman J., Da Costa H., De Massary J.C., Dupont P., Escuder O., Grech G., Haffner P., Rogeon G., Sibley J.P. et Touroult J., 2011. Trame verte et bleue - Critères nationaux de cohérence - Contribution à la définition du critère pour une cohérence interrégionale et transfrontalière. Rapport MNHN-SPN. 54 p.
1703. Ruter S., Vos C.C., van Eupen M. et Ruhmkorf H., 2014. Transboundary ecological networks as an adaptation strategy to climate change: The example of the Dutch - German border. *Basic and Applied Ecology* 15 (8) : 639-650.
1704. Doerr V.A.J., Barrett T. et Doerr E.D., 2011. Connectivity, dispersal behaviour and conservation under climate change: a response to Hodgson et al. *Journal of Applied Ecology* 48 (1) : 143-147.
1705. Hodgson J.A., Thomas C.D., Cinderby S., Cambridge H., Evans P. et Hill J.K., 2011. Habitat re-creation strategies for promoting adaptation of species to climate change. *Conservation Letters* 4 (4) : 289-297.
1706. Sarkar S., Pressey R.L., Faith D.P., Margules C.R., Fuller T., Stoms D.M., Moffett A., Wilson K.A., Williams K.J., Williams P.H. et Andelman S., 2006. Biodiversity conservation planning tools: Present status and challenges for the future. *Annual Review of Environment and Resources* 31 : 123-159.
1707. Bertrand R., Perez V. et 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 (8) : 2648-2660.
1708. Meier E.S., Lischke H., Schmatz D.R. et Zimmermann N.E., 2012. Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees. *Global Ecology and Biogeography* 21 (2) : 164-178.
1709. Nilsson M.C. et Wardle D.A., 2005. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3 (8) : 421-428.
1710. Imbach P.A., Locatelli B., Molina L.G., Ciais P. et Leadley P.W., 2013. Climate change and plant dispersal along corridors in fragmented landscapes of Mesoamerica. *Ecology and Evolution* 3 (9) : 2917-2932.
1711. Lawler J.J., Ruesch A.S., Olden J.D. et McRae B.H., 2013. Projected climate-driven faunal movement routes. *Ecology Letters* 16 (8) : 1014-1022.
1712. Skov F. et Svenning J.C., 2004. Potential impact of climatic change on the distribution of forest herbs in Europe. *Ecography* 27 (3) : 366-380.
1713. Saltré F., Saint-Amant R., Gritti E.S., Brewer S., Gaucherel C., Davis B.A.S. et Chuine I., 2013. Climate or migration: what limited European beech post-glacial colonization? *Global Ecology and Biogeography* 22 (11) : 1217-1227.
1714. Gimona A., Poggio L., Brown I. et Castellazzi M., 2012. Woodland networks in a changing climate: Threats from land use change. *Biological Conservation* 149 (1) : 93-102.

1715. Engler R., Hordijk W. et Guisan A., 2012. The MIGCLIM R package – seamless integration of dispersal constraints into projections of species distribution models. *Ecography* 35 (10) : 872-878.
1716. Phillips S.J., Williams P., Midgley G. et Archer A., 2008. Optimizing dispersal corridors for the cape proteaceae using network flow. *Ecological Applications* 18 (5) : 1200-1211.
1717. Saltré F., Duputié A., Gaucherel C. et Chuisne I., 2015. How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. *Global Change Biology* 21 (2) : 897-910.
1718. Moilanen A., Wilson K. et Possingham H., 2009. Spatial conservation prioritization: quantitative methods and computational tools. Oxford University Press, Oxford, UK.
1719. Carroll C., Dunk J.R. et Moilanen A., 2010. Optimizing resiliency of reserve networks to climate change: multispecies conservation planning in the Pacific Northwest, USA. *Global Change Biology* 16 (3) : 891-904.
1720. Brost B.M. et Beier P., 2012. Comparing linkage designs based on land facets to linkage designs based on focal species. *PLoS One* 7 (11).
1721. Brêthes A., 1989. La typologie des stations forestières. Recommandations méthodologiques. *Revue Forestière Française* 41 (1) : 7-27.
1722. Compton B.W., McGarigal K., Cushman S.A. et Gamble L.R., 2007. A resistant-kernel model of connectivity for amphibians that breed in vernal pools. *Conservation Biology* 21 (3) : 788-799.
1723. Nunez T.A., Lawler J.J., Mcrae B.H., Pierce D.J., Krosby M.B., Kavanagh D.M., Singleton P.H. et Tewksbury J.J., 2013. Connectivity planning to address climate change. *Conservation Biology* 27 (2) : 407-416.
1724. McIntyre N.E., Wright C.K., Swain S., Hayhoe K., Liu G., Schwartz F.W. et Henebry G.M., 2014. Climate forcing of wetland landscape connectivity in the Great Plains. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12 (1) : 59-64.
1725. Kang W., Minor E.S., Lee D. et Park C.-R., 2016. Predicting impacts of climate change on habitat connectivity of *Kalopanax septemlobus* in South Korea. *Acta Oecologica* 71 : 31-38.
1726. Dilts T.E., Weisberg P.J., Leitner P., Matocq M.D., Inman R.D., Nussear K.E. et Esque T.C., 2016. Multiscale connectivity and graph theory highlight critical areas for conservation under climate change. *Ecological Applications* 26 (4) : 1223-1237.
1727. Zhang Y., Clauzel C., Li J., Xue Y., Zhang Y., Wu G., Giraudoux P., Li L. et Li D., 2019. Identifying refugia and corridors under climate change conditions for the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Hubei Province, China. *Ecology and Evolution* 9 (4) : 1680-1690.
1728. Kuhn E., Lenoir J., Piedallu C. et Gégout J.-C., 2016. Early signs of range disjunction of submountainous plant species: an unexplored consequence of future and contemporary climate changes. *Global Change Biology* 22 (6) : 2094-2105.
1729. Thuiller W., Lavorel S. et Araújo M.B., 2005. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14 (4) : 347-357.
1730. Mazaris A.D., Papanikolaou A.D., Barbet-Massin M., Kallimanis A.S., Jiguet F., Schmeller D.S. et Pantis J.D., 2013. Evaluating the connectivity of a protected areas' network under the prism of global change: the efficiency of the European Natura 2000 Network for four birds of prey. *Plos One* 8 (3).
1731. Scriven S.A., Hodgson J.A., McClean C.J. et Hill J.K., 2015. Protected areas in Borneo may fail to conserve tropical forest biodiversity under climate change. *Biological Conservation* 184 : 414-423.
1732. Littlefield C.E., McRae B.H., Michalak J.L., Lawler J.J. et Carroll C., 2017. Connecting today's climates to future climate analogs to facilitate movement of species under climate change. *Conservation Biology* 31 (6) : 1397-1408.
1733. Vitt P., Havens K., Kramer A.T., Sollenberger D. et Yates E., 2010. Assisted migration of plants: changes in latitudes, changes in attitudes. *Biological conservation* 143 (1) : 18-27.
1734. McLachlan J.S., Hellmann J.J. et Schwartz M.W., 2007. A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation biology* 21 (2) : 297-302.
1735. Hewitt N., Klenk N., Smith A.L., Bazely D.R., Yan N., Wood S., MacLellan J.I., Lipsig-Mumme C. et Henriques I., 2011. Taking stock of the assisted migration debate. *Biological Conservation* 144 (11) : 2560-2572.
1736. Loss S.R., Terwilliger L.A. et Peterson A.C., 2011. Assisted colonization: integrating conservation strategies in the face of climate change. *Biological conservation* 144 (1) : 92-100.
1737. Thomas C.D., 2011. Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. *Trends in Ecology & Evolution* 26 (5) : 216-221.
1738. Hannah L., Flint L., Syphard A.D., Moritz M.A., Buckley L.B. et McCullough I.M., 2014. Fine-grain modeling of species' response to climate change: holdouts, stepping-stones, and microrefugia. *Trends in Ecology & Evolution* 29 (7) : 390-397.
1739. Møller A.P., Fiedler W. et Berthold P., 2010. Effects of climate change on birds. Oxford University Press, Oxford.
1740. De Kort H., Bague M., Lenoir J. et Stevens V.M., 2020. Toward reliable habitat suitability and accessibility models in an era of multiple environmental stressors. *Ecology and Evolution* 10 (20) : 10937-10952.
1741. Morin X., Augspurger C. et Chuine I., 2007. Process-based modeling of species' distributions: what limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology* 88 (9) : 2280-2291.

1742. Devictor V., Julliard R., Couvet D. et Jiguet F., 2008. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 (1652) : 2743-2748.
1743. Vissault S., Talluto M.V., Boulangeat I. et Gravel D., 2020. Slow demography and limited dispersal constrain the expansion of north-eastern temperate forests under climate change. *Journal of Biogeography* 47 (12) : 2645-2656.
1744. Jiguet F., Gadot A.-S., Julliard R., Newson S.E. et Couvet D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology* 13 (8) : 1672-1684.
1745. Jiguet F., Gregory R.D., Devictor V., Green R.E., Voříšek P., Van Strien A. et Couvet D., 2010. Population trends of European common birds are predicted by characteristics of their climatic niche. *Global Change Biology* 16 (2) : 497-505.
1746. Barbet-Massin M., Thuiller W. et Jiguet F., 2012. The fate of European breeding birds under climate, land-use and dispersal scenarios. *Global Change Biology* 18 (3) : 881-890.
1747. Ay J.-S., Chakir R., Doyen L., Jiguet F. et Leadley P., 2014. Integrated models, scenarios and dynamics of climate, land use and common birds. *Climatic Change* 126 (1) : 13-30.
1748. Opdam P. et Wascher D., 2004. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation* 117 (3) : 285-297.
1749. Sirami C., Caplat P., Popy S., Clamens A., Arlettaz R., Jiguet F., Brotons L. et Martin J.-L., 2017. Impacts of global change on species distributions: obstacles and solutions to integrate climate and land use. *Global Ecology and Biogeography* 26 (4) : 385-394.
1750. Titeux N., Henle K., Mihoub J.-B., Regos A., Geijzendorffer I.R., Cramer W., Verburg P.H. et Brotons L., 2016. Biodiversity scenarios neglect future land-use changes. *Global Change Biology* 22 (7) : 2505-2515.
1751. He X., Liang J., Zeng G., Yuan Y. et Li X., 2019. The effects of interaction between climate change and land-use/cover change on biodiversity-related ecosystem services. *Global Challenges* 3 (9) : 1800095.
1752. Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M., Vacchiano G., Wild J., Ascoli D., Petr M., Honkaniemi J., Lexer M.J., Trotsiuk V., Mairota P., Svoboda M., Fabrika M., Nagel T.A. et Reyer C.P.O., 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change* 7 (6) : 395-402.
1753. Hanewinkel M., Cullmann D.A., Schelhaas M.-J., Nabuurs G.-J. et Zimmermann N.E., 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* 3 (3) : 203-207.
1754. Dyderski M.K., Paž S., Frelich L.E. et Jagodziński A.M., 2018. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology* 24 (3) : 1150-1163.
1755. Hickler T., Vohland K., Feehan J., Miller P.A., Smith B., Costa L., Giesecke T., Fronzek S., Carter T.R., Cramer W., Kühn I. et Sykes M.T., 2012. Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Global Ecology and Biogeography* 21 (1) : 50-63.
1756. Houballah M., Cordonnier T. et Mathias J.-D., 2020. Which infrastructures for which forest function? Analyzing multifunctionality through the social-ecological system framework. *Ecology and Society* 25 (1).
1757. Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbat A., Garcia-Gonzalo J., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolström M., Lexer M.J. et Marchetti M., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259 (4) : 698-709.
1758. Bolte A., Ammer C., Löf M., Madsen P., Nabuurs G.-J., Schall P., Spathelf P. et Rock J., 2009. Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24 (6) : 473-482.
1759. Hewson C.M., Austin G.E., Gough S.J. et Fuller R.J., 2011. Species-specific responses of woodland birds to stand-level habitat characteristics: The dual importance of forest structure and floristics. *Forest Ecology and Management* 261 (7) : 1224-1240.
1760. Bouvet A., Paillet Y., Archaux F., Tillon L., Denis P., Gilg O. et Gosselin F., 2016. Effects of forest structure, management and landscape on bird and bat communities. *Environmental Conservation* 43 (2) : 148-160.
1761. Lavergne S., Evans M.E., Burfield I.J., Jiguet F. et Thuiller W., 2013. Are species' responses to global change predicted by past niche evolution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368 (1610) : 20120091.
1762. Mason L.R., Green R.E., Howard C., Stephens P.A., Willis S.G., Aunins A., Brotons L., Chodkiewicz T., Chylarecki P., Escandell V., Foppen R.P.B., Herrando S., Husby M., Jiguet F., Kålås J.A., Lindström Å., Massimo D., Moshøj C., Nellis R., Paquet J.-Y., Reif J., Sirkiä P.M., Szép T., Florenzano G.T., Teufelbauer N., Trautmann S., van Strien A., van Turnhout C.A.M., Voříšek P. et Gregory R.D., 2019. Population responses of bird populations to climate change on two continents vary with species' ecological traits but not with direction of change in climate suitability. *Climatic Change* 157 (3) : 337-354.
1763. Riva F. et Nielsen S.E., 2020. Six key steps for functional landscape analyses of habitat change. *Landscape Ecology* 35 (7) : 1495-1504.
1764. Katayama N., Amano T., Naoe S., Yamakita T., Komatsu I., Takagawa S., Sato N., Ueta M. et Miyashita T., 2014. Landscape heterogeneity-biodiversity relationship: effect of range size. *Plos One* 9 (3) : e93359.
1765. Fagan M.E., DeFries R.S., Sessie S.E., Arroyo-Mora J.P. et Chazdon R.L., 2016. Targeted reforestation could reverse declines in connectivity for understory birds in a tropical habitat corridor. *Ecological Applications* 26 (5) : 1456-1474.

1766. Triviño M., Thuiller W., Cabeza M., Hickler T. et Araújo M.B., 2011. The contribution of vegetation and landscape configuration for predicting environmental change impacts on Iberian birds. *PLOS ONE* 6 (12) : e29373.
1767. Costanza J.K. et Terando A.J., 2019. Landscape connectivity planning for adaptation to future climate and land-use change. *Current Landscape Ecology Reports* 4 (1) : 1-13.
1768. EEA, 2017. Landscapes in transition. An account of 25 years of land cover change in Europe. Publications Office of the European Union, Luxembourg. 88 p.
1769. Béchet B., Le Bissonnais Y., Ruas A., Aguilera A., Andrieu H., Barbe E., Billet P., Cavailhès J., Cohen M., Cornu S., Dablan L., Delolme C., Géniaux G., Hedde M., Mering C., Musy M., Polèse M., Weber C., Frémont A., Sophie L.P., Schmitt B., Savini I. et Desrousseaux M., 2017. Sols artificialisés et processus d'artificialisation des sols : déterminants, impacts et leviers d'action. Synthèse du rapport d'expertise scientifique collective (<https://www.inrae.fr/actualites/sols-artificialises-processus-dartificialisation-sols>). IFSTTAR, INRA. 127 p.
1770. Bull J.W., Gordon A., Watson J.E.M. et Maron M., 2016. Seeking convergence on the key concepts in "no net loss" policy. *Journal of Applied Ecology* 53 (6) : 1686-1693.
1771. Alligand G., Hubert S., Legendre T., Millard F. et Müller A., 2018. THEMA Évaluation environnementale - Étude d'aide à la définition des mesures ERC. CGDD, MTES, Paris. 134 p.
1772. Jacob C., Quétier F., Aronson J., Pioch S. et Levrel H., 2015. Vers une politique française de compensation des impacts sur la biodiversité plus efficace : défis et perspectives *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement* 14 (3) : 20.
1773. Maron M., Brownlie S., Bull J.W., Evans M.C., von Hase A., Quétier F., Watson J.E.M. et Gordon A., 2018. The many meanings of no net loss in environmental policy. *Nature Sustainability* 1 (1) : 19-27.
1774. Bezombes L., Gaucherand S., Spiegelberger T., Gouraud V. et Kerbiriou C., 2018. A set of organized indicators to conciliate scientific knowledge, offset policies requirements and operational constraints in the context of biodiversity offsets. *Ecological Indicators* 93 : 1244-1252.
1775. Carreras Gamarra M.J., Lassoie J.P. et Milder J., 2018. Accounting for no net loss: A critical assessment of biodiversity offsetting metrics and methods. *Journal of Environmental Management* 220 : 36-43.
1776. Regnery B., Quétier F., Cozannet N., Gaucherand S., Laroche A., Burylo M., Couvet D. et Kerbiriou C., 2013. Mesures compensatoires pour la biodiversité : comment améliorer les dossiers environnementaux et la gouvernance ? *Sciences Eaux et Territoires* (12) : 1-8.
1777. Bruggeman D.J., Jones M.L., Lupi F. et Scribner K.T., 2005. Landscape equivalency analysis: methodology for estimating spatially explicit biodiversity credits. *Environmental Management* 36 (4) : 518-534.
1778. Underwood J.G., 2011. Combining landscape-level conservation planning and biodiversity offset programs: a case study. *Environmental Management* 47 (1) : 121-129.
1779. Clauzel C., Xiqing D., Gongsheng W., Giraudoux P. et Li L., 2015. Assessing the impact of road developments on connectivity across multiple scales: Application to Yunnan snub-nosed monkey conservation. *Biological Conservation* 192 : 207-217.
1780. Kujala H., Whitehead A.L., Morris W.K. et Wintle B.A., 2015. Towards strategic offsetting of biodiversity loss using spatial prioritization concepts and tools: A case study on mining impacts in Australia. *Biological Conservation* 192 : 513-521.
1781. Wende W., Tucker G., Quétier F., Rayment M. et Darbi M. (Eds), 2018. *Biodiversity Offsets—The European Perspective on No Net Loss of Biodiversity and Ecosystem Services*. Springer, Cham.
1782. Tarabon S., Calvet C., Delbar V., Dutoit T. et Isselin-Nondedeu F., 2020. Integrating a landscape connectivity approach into mitigation hierarchy planning by anticipating urban dynamics. *Landscape and Urban Planning* 202 : 103871.
1783. Li W., Clauzel C., Dai Y., Wu G., Giraudoux P. et Li L., 2017. Improving landscape connectivity for the Yunnan snub-nosed monkey through cropland reforestation using graph theory. *Journal for Nature Conservation* 38 : 46-55.
1784. Kiesecker J.M., Copeland H., Pocewicz A. et McKenney B., 2010. Development by design: blending landscape-level planning with the mitigation hierarchy. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8 (5) : 261-266.
1785. Whitehead A.L., Kujala H. et Wintle B.A., 2017. Dealing with cumulative biodiversity impacts in strategic environmental assessment: a new frontier for conservation planning. *Conservation Letters* 10 (2) : 195-204.
1786. Bigard C., Pioch S. et Thompson J.D., 2017. The inclusion of biodiversity in environmental impact assessment: Policy-related progress limited by gaps and semantic confusion. *Journal of Environmental Management* 200 : 35-45.
1787. Kiesecker J.M., Copeland H., Pocewicz A., Nibbelink N., McKenney B., Dahlke J., Holloran M. et Stroud D., 2009. A framework for implementing biodiversity offsets: selecting sites and determining scale. *Bioscience* 59 (1) : 77-84.
1788. Chaurand J., Bigard C., Vanpeene-Bruhier S. et Thompson J.D., 2019. Articuler la politique Trame verte et bleue et la séquence Éviter-réduire-compenser : complémentarités et limites pour une préservation efficace de la biodiversité en France. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement* 19 (1).
1789. Bergès L., Avon C., Bezombes L., Clauzel C., Dufлот R., Foltête J.-C., Gaucherand S., Girardet X. et Spiegelberger T., 2019. Intégrer la connectivité paysagère dans la séquence ERC : une approche par la quantité d'habitat atteignable. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement* 19 (2).

1790. Girardet X., 2014. Paysage & infrastructures de transport - modélisation des impacts des infrastructures sur les réseaux écologiques. Thèse de Docteur en Géographie, Ecole Doctorale Langues, Espaces, Temps, Sociétés, Université de Franche-Comté, 261 p.
1791. Vasas V., Magura T., Jordan F. et Tothmeresz B., 2009. Graph theory in action: evaluating planned highway tracks based on connectivity measures. *Landscape Ecology* 24 (5) : 581-586.
1792. Eigenbrod F., Hecnar S.J. et Fahrig L., 2008. Accessible habitat: an improved measure of the effects of habitat loss and roads on wildlife populations. *Landscape Ecology* 23 (2) : 159-168.
1793. Quétier F., Regnery B. et Levrel H., 2014. No net loss of biodiversity or paper offsets? A critical review of the French no net loss policy. *Environmental Science & Policy* 38 : 120-131.
1794. Tarabon S., Dutoit T. et Isselin-Nondedeu F., 2021. Pooling biodiversity offsets to improve habitat connectivity and species conservation. *Journal of Environmental Management* 277 : 111425.
1795. de la Fuente B., Mateo-Sánchez M.C., Rodríguez G., Gastón A., Pérez de Ayala R., Colomina-Pérez D., Melero M. et Saura S., 2018. Natura 2000 sites, public forests and riparian corridors: The connectivity backbone of forest green infrastructure. *Land Use Policy* 75 : 429-441.
1796. Tambosi L.R., Martensen A.C., Ribeiro M.C. et Metzger J.P., 2014. A framework to optimize biodiversity restoration efforts based on habitat amount and landscape connectivity. *Restoration Ecology* 22 (2) : 169-177.
1797. Tarabon S., Theuriau F., Bergès L., Dutoit T. et Isselin-Nondedeu F., 2020. Améliorer la prise en compte des fonctionnalités écologiques dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser. *Revue Science Eaux & Territoires* Hors série : 8 p.
1798. Padilla B., Tarabon S., Moulherat S., Boileau J., Soret M., Papet G. et Bergès L., 2022. Planification de la séquence Éviter-Réduire-Compenser à l'échelle du paysage : quel apport de la modélisation des réseaux écologiques à la mise en œuvre des sites naturels de compensation ? *Revue Science Eaux & Territoires* (38) : 56-61.
1799. Humphrey J.W., Watts K., Fuentes-Montemayor E., Macgregor N.A., Peace A.J. et Park K.J., 2015. What can studies of woodland fragmentation and creation tell us about ecological networks? A literature review and synthesis. *Landscape Ecology* 30 (1) : 21-50.
1800. Baudry J., Bunce R.G.H. et Burel F., 2000. Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management* 60 (1) : 7-22.
1801. Kleijn D., Berendse F., Smit R. et Gilissen N., 2001. Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* 413 (6857) : 723-725.
1802. Lüscher G., Whittington A.E. et Gillingham P., 2016. Farmland biodiversity and agricultural management on 237 farms in 13 European and 2 African regions. *Ecology* 97 (6) : 1625.
1803. Grashof-Bokdam C.J., Chardon J.P., Vos C.C., Foppen R.P.B., WallisDeVries M., van der Veen M. et Meeuwsen H.A.M., 2009. The synergistic effect of combining woodlands and green veining for biodiversity. *Landscape Ecology* 24 (8) : 1105-1121.
1804. Davies Z.G. et Pullin A.S., 2007. Are hedgerows effective corridors between fragments of woodland habitat? An evidence-based approach. *Landscape Ecology* 22 (3) : 333-351.
1805. Bailey S., 2007. Increasing connectivity in fragmented landscapes: An investigation of evidence for biodiversity gain in woodlands. *Forest Ecology and Management* 238 (1-3) : 7-23.
1806. Decocq G., Andrieu E., Brunet J., Chabrierie O., De Frenne P., De Smedt P., Deconchat M., Diekmann M., Ehrmann S. et Giffard B., 2016. Ecosystem services from small forest patches in agricultural landscapes. *Current Forestry Reports* 2 (1) : 30-44.
1807. Cadavid-Florez L., Laborde J. et Mclean D.J., 2020. Isolated trees and small woody patches greatly contribute to connectivity in highly fragmented tropical landscapes. *Landscape and Urban Planning* 196 : 103745.
1808. Turner I.M. et Corlett R.T., 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology & Evolution* 11 (8) : 330-333.
1809. Lion M.B., Garda A.A., Santana D.J. et Fonseca C.R., 2016. The conservation value of small fragments for Atlantic Forest reptiles. *Biotropica* 48 (2) : 265-275.
1810. Graham L., Gaulton R., Gerard F. et Staley J.T., 2018. The influence of hedgerow structural condition on wildlife habitat provision in farmed landscapes. *Biological Conservation* 220 : 122-131.
1811. Forman R.T.T. et Baudry J., 1984. Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Environmental Management* 8 (6) : 495-510.
1812. Hinsley S.A., Bellamy P.E., Newton I. et Sparks T.H., 1995. Habitat and landscape factors influencing the presence of individual breeding bird species in woodland fragments. *Journal of Avian Biology* 26 (2) : 94-104.
1813. Bright P.W., 1998. Behaviour of specialist species in habitat corridors: arboreal dormice avoid corridor gaps. *Animal Behaviour* 56 : 1485-1490.
1814. Petit S. et Burel F., 1998. Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 69 (3) : 243-252.

1815. Grashof-Bokdam C.J. et van Langevelde F., 2005. Green veining: landscape determinants of biodiversity in European agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 20 (4) : 417-439.
1816. Vos C.C., Goedhart P.W., Lammertsma D.R. et Spitzen-Van der Sluijs A.M., 2007. Matrix permeability of agricultural landscapes: an analysis of movements of the common frog (*Rana temporaria*). *Herpetological Journal* 17 (3) : 174-182.
1817. Silva M. et Prince M.E., 2008. The conservation value of hedgerows for small mammals in prince Edward Island, Canada. *American Midland Naturalist* 159 (1) : 110-124.
1818. Liira J. et Paal T., 2013. Do forest-dwelling plant species disperse along landscape corridors? *Plant Ecology* 214 (3) : 455-470.
1819. Paal T., Kutt L., Lohmus K. et Liira J., 2017. Both spatiotemporal connectivity and habitat quality limit the immigration of forest plants into wooded corridors. *Plant Ecology* 218 (4) : 417-431.
1820. Lenoir J., Decocq G., Spicher F., Gallet-Moron E., Buridant J. et Closset-Kopp D., 2021. Historical continuity and spatial connectivity ensure hedgerows are effective corridors for forest plants: Evidence from the species–time–area relationship. *Journal of Vegetation Science* 32 (1) : e12845.
1821. Paal T., Zobel K. et Liira J., 2020. Standardized response signatures of functional traits pinpoint limiting ecological filters during the migration of forest plant species into wooded corridors. *Ecological Indicators* 108 : 105688.
1822. Wintle B.A., Kujala H., Whitehead A., Cameron A., Veloz S., Kukkala A., Moilanen A., Gordon A., Lentini P.E. et Cadenhead N.C., 2019. Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116 (3) : 909-914.
1823. Agger P. et Brandt J., 1988. Dynamics of small biotopes in Danish agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 1 (4) : 227-240.
1824. Burel F. et Baudry J., 1995. Social, aesthetic and ecological aspects of hedgerows in rural landscapes as a framework for greenways. *Landscape and Urban Planning* 33 (1) : 327-340.
1825. Barr C.J. et Gillespie M.K., 2000. Estimating hedgerow length and pattern characteristics in Great Britain using Countryside Survey data. *Journal of Environmental Management* 60 (1) : 23-32.
1826. Robinson R.A. et Sutherland W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of applied Ecology* 39 (1) : 157-176.
1827. Báldi A. et Batáry P., 2011. The past and future of farmland birds in Hungary. *Bird Study* 58 (3) : 365-377.
1828. Sutcliffe L.M., Batáry P., Kormann U., Báldi A., Dicks L.V., Herzon I., Kleijn D., Tryjanowski P., Apostolova I. et Arlettaz R., 2015. Harnessing the biodiversity value of Central and Eastern European farmland. *Diversity and Distributions* 21 (6) : 722-730.
1829. Ballet B., 2021. L'occupation du sol entre 1982 et 2018. *Agreste - Les Dossiers* (3) : 32 p.
1830. Donald P.F. et Evans A.D., 2006. Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes. *Journal of Applied Ecology* 43 (2) : 209-218.
1831. Rey Benayas J.M., Altamirano A., Miranda A., Catalán G., Prado M., Lisón F. et Bullock J.M., 2020. Landscape restoration in a mixed agricultural-forest catchment: Planning a buffer strip and hedgerow network in a Chilean biodiversity hotspot. *Ambio* 49 (1) : 310-323.
1832. Belote R.T., Dietz M.S., McRae B.H., Theobald D.M., McClure M.L., Irwin G.H., McKinley P.S., Gage J.A. et Aplet G.H., 2016. Identifying corridors among large protected areas in the United States. *Plos One* 11 (4).
1833. de la Torre J.A., Nunez J.M. et Medellin R.A., 2017. Habitat availability and connectivity for jaguars (*Panthera onca*) in the Southern Mayan Forest: Conservation priorities for a fragmented landscape. *Biological Conservation* 206 : 270-282.
1834. Foltête J.-C., 2018. A parcel-based graph to match connectivity analysis with field action in agricultural landscapes: Is node removal a reliable method? *Landscape and Urban Planning* 178 : 32-42.
1835. Lechner A.M., Sprod D., Carter O. et Lefroy E.C., 2017. Characterising landscape connectivity for conservation planning using a dispersal guild approach. *Landscape Ecology* 32 (1) : 99-113.
1836. Liu W., Hughes A.C., Bai Y., Li Z., Mei C. et Ma Y., 2019. Using landscape connectivity tools to identify conservation priorities in forested areas and potential restoration priorities in rubber plantation in Xishuangbanna, Southwest China. *Landscape Ecology* 35 : 389-402.
1837. Verbeylen G., De Bruyn L., Adriaensen F. et Matthysen E., 2003. Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology* 18 (8) : 791-805.
1838. Beier P., 2019. A rule of thumb for widths of conservation corridors. *Conservation Biology* 33 (4) : 976-978.
1839. Fischer J. et Lindenmayer D.B., 2002. Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in southeastern Australia. *Biological conservation* 106 (1) : 129-136.
1840. Manning A.D., Fischer J. et Lindenmayer D.B., 2006. Scattered trees are keystone structures—implications for conservation. *Biological conservation* 132 (3) : 311-321.
1841. Hall M., Nimmo D., Watson S. et Bennett A.F., 2018. Linear habitats in rural landscapes have complementary roles in bird conservation. *Biodiversity and Conservation* 27 (10) : 2605-2623.

1842. Tiang D.C.F., Morris A., Bell M., Gibbins C.N., Azhar B. et Lechner A.M., 2021. Ecological connectivity in fragmented agricultural landscapes and the importance of scattered trees and small patches. *Ecological Processes* 10 (1) : 20.
1843. Clauzel C., Bannwarth C. et Foltête J.C., 2015. Integrating regional-scale connectivity in habitat restoration: An application for amphibian conservation in eastern France. *Journal for Nature Conservation* 23 : 98-107.
1844. Morin S., Commagnac L. et Benest F., 2019. Caractériser et suivre qualitativement et quantitativement les haies et le bocage en France. *Sciences Eaux & Territoires* 30 (4) : 16-21.
1845. Torrubia S., McRae B.H., Lawler J.J., Hall S.A., Halabisky M., Langdon J. et Case M., 2014. Getting the most connectivity per conservation dollar. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12 (9) : 491-497.
1846. Schmidt J. et Hauck J., 2018. Implementing green infrastructure policy in agricultural landscapes—scenarios for Saxony-Anhalt, Germany. *Regional Environmental Change* 18 (3) : 899-911.
1847. Batáry P., Dicks L.V., Kleijn D. et Sutherland W.J., 2015. The role of agri-environment schemes in conservation and environmental management. *Conservation Biology* 29 (4) : 1006-1016.
1848. Miyashita T., Chishiki Y. et Takagi S.R., 2012. Landscape heterogeneity at multiple spatial scales enhances spider species richness in an agricultural landscape. *Population Ecology* 54 (4) : 573-581.
1849. Batáry P., Fischer J., Báldi A., Crist T.O. et Tschamtko T., 2011. Does habitat heterogeneity increase farmland biodiversity? *Frontiers in Ecology and the Environment* 9 (3) : 152-153.
1850. Perović D., Gámez-Virués S., Börschig C., Klein A.M., Krauss J., Steckel J., Rothenwöhrer C., Erasmi S., Tschamtko T. et Westphal C., 2015. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *Journal of Applied Ecology* 52 (2) : 505-513.
1851. Zhou W., Lee M.-B. et Goodale E., 2018. The relationship between the diversity of herbaceous plants and the extent and heterogeneity of croplands in noncrop vegetation in an agricultural landscape of south China. *Global Ecology and Conservation* 14 : e00399.
1852. Lassauce A., Larrieu L., Paillet Y., Lieutier F. et Bouget C., 2013. The effects of forest age on saproxylic beetle biodiversity: Implications of shortened and extended rotation lengths in a French oak high forest. *Insect Conservation and Diversity* 6 (3) : 396-410.
1853. Gustafsson L., Bauhus J., Kouki J., Löhmus A. et Sverdrup-Thygeson A., 2013. Retention forestry: an integrated approach in practical use. In : *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*, Kraus D. et Krumm F. (Eds). European Forest Institute, Freiburg, Deutschland, p. 74-81.
1854. Lassauce A., Paillet Y., Jactel H. et Bouget C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators* 11 (5) : 1027-1039.
1855. Janssen P., Cateau E., Fuhr M., Nusillard B., Brustel H. et Bouget C., 2016. Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in unfragmented montane forests. *Biodiversity and Conservation* 25 (6) : 1167-1185.
1856. Janssen P., Fuhr M., Cateau E., Nusillard B. et Bouget C., 2017. Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles. *Biological Conservation* 205 : 1-10.
1857. Miller J.E.D., Villella J., Stone D. et Hardman A., 2020. Using lichen communities as indicators of forest stand age and conservation value. *Forest Ecology and Management* 475 : 118436.
1858. Büttler R., Lachat T., Larrieu L. et Paillet Y., 2013. Habitat trees: key elements for forest biodiversity. In : *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*, Kraus D. et Krumm F. (Eds). European Forest Institute, Freiburg, Deutschland, p. 84-91.
1859. Twieg B.D., Durall D.M. et Simard S.W., 2007. Ectomycorrhizal fungal succession in mixed temperate forests. *New Phytologist* 176 (2) : 437-447.
1860. Kyaschenko J., Clemmensen K.E., Hagenbo A., Karlton E. et Lindahl B.D., 2017. Shift in fungal communities and associated enzyme activities along an age gradient of managed *Pinus sylvestris* stands. *The ISME journal* 11 (4) : 863-874.
1861. Percel G., Laroche F. et Bouget C., 2019. The scale of saproxylic beetles response to landscape structure depends on their habitat stability. *Landscape Ecology* 34 (8) : 1905-1918.
1862. Fuhr M., 2018. Protocole terrain d'identification des forêts matures. Projet PSDR OUI-GEF, Rhône Alpes, Série Focus PSDR4. Irstea, Grenoble. 4 p.
1863. Lachat T. et Büttler R., 2009. Identifying conservation and restoration priorities for saproxylic and old-growth forest species: A case study in Switzerland. *Environmental Management* 44 (1) : 105-118.
1864. Vandenaabeele J., 2020. Analyse de la fonctionnalité écologique de la trame des vieilles forêts sur un ENS de l'Ardèche. Rapport de stage de Master 2, Master Biodiversité, Ecologie, Evolution, Université Toulouse III Paul Sabatier, 46 p.
1865. Breiman L., 2001. Random Forests. *Machine Learning* 45 (1) : 5-32.
1866. Liaw A. et Wiener M., 2002. Classification and regression by randomForest. *R news* 2 (3) : 18-22.

1867. Larrieu L., Cabanettes A., Brin A., Bouget C. et Deconchat M., 2014. Tree microhabitats at the stand scale in montane beech-fir forests: Practical information for taxa conservation in forestry. *European Journal of Forest Research* 133 (2) : 355-367.
1868. Courbaud B., Pupin C., Letort A., Cabanettes A. et Larrieu L., 2017. Modelling the probability of microhabitat formation on trees using cross-sectional data. *Methods in Ecology and Evolution* 8 (10) : 1347-1359.
1869. Koen E.L., Bowman J., Sadowski C. et Walpole A.A., 2014. Landscape connectivity for wildlife: development and validation of multispecies linkage maps. *Methods in Ecology and Evolution* 5 (7) : 626-633.
1870. Pinaud D., Claireau F., Leuchtman M. et Kerbirou C., 2018. Modelling landscape connectivity for greater horseshoe bat using an empirical quantification of resistance. *Journal of Applied Ecology* 55 (6) : 2600-2611.
1871. Finch D., Corbacho D.P., Schofield H., Davison S., Wright P.G., Broughton R.K. et Mathews F., 2020. Modelling the functional connectivity of landscapes for greater horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum* at a local scale. *Landscape Ecology* 35 (3) : 577-589.
1872. Foltête J.-C., Savary P., Clauzel C., Bourgeois M., Girardet X., Saharoui Y., Vuidel G. et Garnier S., 2020. Coupling landscape graph modeling and biological data: a review. *Landscape Ecology* 35 : 1035-1052.
1873. Fielding A.H. et Bell J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* : 38-49.
1874. Poli C., Hightower J. et Fletcher Jr. R.J., 2020. Validating network connectivity with observed movement in experimental landscapes undergoing habitat destruction. *Journal of Applied Ecology* 57 (7) : 1426-1437.
1875. Osipova L., Okello M.M., Njumbi S.J., Ngene S., Western D., Hayward M.W. et Balkenhol N., 2019. Validating movement corridors for African elephants predicted from resistance-based landscape connectivity models. *Landscape Ecology* 34 (4) : 865-878.
1876. Thurfjell H., Ciuti S. et Boyce M.S., 2014. Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology* 2 (1) : 4.
1877. Wade A.A., McKelvey K.S. et Schwartz M.K., 2015. Resistance-surface-based wildlife conservation connectivity modeling: Summary of efforts in the United States and guide for practitioners. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-333. US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, Colorado. 93 p.
1878. Forman R.T.T., 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10 (3) : 133-142.
1879. Cushman S.A. et Landguth E.L., 2012. Multi-taxa population connectivity in the Northern Rocky Mountains. *Ecological Modelling* 231 : 101-112.
1880. Santini L., Saura S. et Rondinini C., 2016. A composite network approach for assessing multi-species connectivity: an application to road defragmentation prioritisation. *Plos One* 11 (10).
1881. Ersoy E., Jorgensen A. et Warren P.H., 2019. Identifying multispecies connectivity corridors and the spatial pattern of the landscape. *Urban Forestry & Urban Greening* 40 : 308-322.
1882. Tannier C., Foltête J.-C. et Girardet X., 2012. Assessing the capacity of different urban forms to preserve the connectivity of ecological habitats. *Landscape and Urban Planning* 105 (1-2) : 128-139.
1883. Petsas P., Tsavdaridou A.I. et Mazaris A.D., 2020. A multispecies approach for assessing landscape connectivity in data-poor regions. *Landscape Ecology* 35 : 561-576.
1884. Fleishman E., Murphy D.D. et Brussard P.F., 2000. A new method for selection of umbrella species for conservation planning. *Ecological Applications* 10 (2) : 569-579.
1885. Diniz M.F., Machado R.B., Bispo A.A. et De M. Júnior P., 2018. Can we face different types of storms under the same umbrella? Efficiency and consistency of connectivity umbrellas across different patchy landscape patterns. *Landscape Ecology* 33 (11) : 1911-1923.
1886. Kotaka N. et Matsuoka S., 2002. Secondary users of Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*) nest cavities in urban and suburban forests in Sapporo City, northern Japan. *Ornithological Science* 1 (2) : 117-122.
1887. Boussard H. et Baudry J., 2014. Chloé: a software for landscape pattern analysis. p.
1888. Carroll C., Noss R.F. et Paquet P.C., 2001. Carnivores as focal species for conservation planning in the Rocky Mountain region. *Ecological applications* 11 (4) : 961-980.
1889. Roberge J.-M. et Angelstam P., 2004. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology* 18 (1) : 76-85.
1890. Howell C.A., Latta S.C., Donovan T.M., Porneluzi P.A., Parks G.R. et Faaborg J., 2000. Landscape effects mediate breeding bird abundance in midwestern forests. *Landscape Ecology* 15 (6) : 547-562.
1891. Walter S.T., Browne L., Freile J., Olivo J., González M. et Karubian J., 2017. Landscape-level tree cover predicts species richness of large-bodied frugivorous birds in forest fragments. *Biotropica* 49 (6) : 838-847.
1892. Gil-Tena A., Brotons L., Fortin M.J., Burel F. et Saura S., 2013. Assessing the role of landscape connectivity in recent woodpecker range expansion in Mediterranean Europe: forest management implications. *European Journal of Forest Research* 132 (1) : 181-194.

1893. Löhmus A., Nellis R., Pullerits M. et Leivits M., 2016. The potential for long-term sustainability in seminatural forestry: a broad perspective based on woodpecker populations. *Environmental Management* 57 (3) : 558-571.
1894. Robertson E.P., Fletcher R.J., Cattau C.E., Udell B.J., Reichert B.E., Austin J.D. et Valle D., 2018. Isolating the roles of movement and reproduction on effective connectivity alters conservation priorities for an endangered bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (34) : 8591-8596.
1895. Fletcher R.J., Sefair J.A., Wang C., Poli C.L., Smith T.A.H., Bruna E.M., Holt R.D., Barfield M., Marx A.J. et Acevedo M.A., 2019. Towards a unified framework for connectivity that disentangles movement and mortality in space and time. *Ecology Letters* 22 (10) : 1680-1689.
1896. Elliot N.B., Cushman S.A., Macdonald D.W. et Loveridge A.J., 2014. The devil is in the dispersers: predictions of landscape connectivity change with demography. *Journal of Applied Ecology* 51 (5) : 1169-1178.
1897. Nowakowski A.J., Veiman-Echeverria M., Kurz D.J. et Donnelly M.A., 2015. Evaluating connectivity for tropical amphibians using empirically derived resistance surfaces. *Ecological Applications* 25 (4) : 928-942.
1898. Jeltsch F., Bonte D., Pe'er G., Reineking B., Leimgruber P., Balkenhol N., Schröder B., Buchmann C.M., Mueller T., Blaum N., Zurell D., Böhning-Gaese K., Wiegand T., Eccard J.A., Hofer H., Reeg J., Eggers U. et Bauer S., 2013. Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Movement Ecology* 1 (1) : 6.
1899. Williams H.J., Taylor L.A., Benhamou S., Bijleveld A.I., Clay T.A., de Grissac S., Demšar U., English H.M., Franconi N., Gómez-Laich A., Griffiths R.C., Kay W.P., Morales J.M., Potts J.R., Rogerson K.F., Rutz C., Spelt A., Trevail A.M., Wilson R.P. et Börger L., 2020. Optimizing the use of biologgers for movement ecology research. *Journal of Animal Ecology* 89 (1) : 186-206.
1900. Koen E.L., Bowman J. et Wilson P.J., 2016. Node-based measures of connectivity in genetic networks. *Molecular Ecology Resources* 16 (1) : 69-79.
1901. Shirk A.J., Landguth E.L. et Cushman S.A., 2018. A comparison of regression methods for model selection in individual-based landscape genetic analysis. *Molecular Ecology Resources* 18 (1) : 55-67.
1902. Jactel H., Imler J.-L., Lambrechts L., Failloux A.-B., Lebreton J.D., Le Maho Y., Duplessy J.-C., Cossart P. et Grandcolas P., 2020. Insect decline: immediate action is needed. *Comptes Rendus Biologies* 343 (3) : 267-293.
1903. Williams D.R., Balmford A. et Wilcove D.S., 2020. The past and future role of conservation science in saving biodiversity. *Conservation Letters* 13 (4) : e12720.
1904. Evans M.C., 2021. Re-conceptualizing the role(s) of science in biodiversity conservation. *Environmental Conservation* : 1-10.
1905. Conrad J.M., Gomes C.P., van Hoes W.J., Sabharwal A. et Suter J.F., 2012. Wildlife corridors as a connected subgraph problem. *Journal of Environmental Economics and Management* 63 (1) : 1-18.
1906. Dilkina B., Houtman R., Gomes C.P., Montgomery C.A., McKelvey K.S., Kendall K., Graves T.A., Bernstein R. et Schwartz M.K., 2017. Trade-offs and efficiencies in optimal budget-constrained multispecies corridor networks. *Conservation Biology* 31 (1) : 192-202.
1907. Clerici N. et Vogt P., 2013. Ranking European regions as providers of structural riparian corridors for conservation and management purposes. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 21 : 477-483.
1908. Martin F.-M., Evette A. et Bergès L., 2020. Pour une meilleure prise en compte de la connectivité écologique dans l'aménagement et la gestion des berges de cours d'eau. *Revue Science Eaux & Territoires* Hors série : 4 p.
1909. Janssen P., Evette A., Bergès L., Gonin P., Larrieu L., Dajoux M., Dupont S., Gardien S., Gilles C. et Ladet A., 2021. Évaluer la qualité des boisements riverains avec l'Indice de Biodiversité et de Connectivité des Ripisylves (IBCR) : une étude de cas avec les communautés d'oiseaux. *Naturae* 21 : 293-307.
1910. IPCC, 2019. Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems - Summary for Policymakers (<https://www.ipcc.ch/srccl/>). 36 p.
1911. Lindenmayer D.B., Fischer J., Felton A., Crane M., Michael D., Macgregor C., Montague-Drake R., Manning A. et Hobbs R.J., 2008. Novel ecosystems resulting from landscape transformation create dilemmas for modern conservation practice. *Conservation Letters* 1 (3) : 129-135.
1912. Hobbs R.J., Higgs E., Hall C.M., Bridgewater P., Chapin III F.S., Ellis E.C., Ewel J.J., Hallett L.M., Harris J. et Hulvey K.B., 2014. Managing the whole landscape: historical, hybrid, and novel ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12 (10) : 557-564.
1913. Fosse J., 2019. Objectif 'Zéro artificialisation nette' : quels leviers pour protéger les sols. Rapport au Ministre de la Transition écologique et solidaire, au Ministre de la Cohésion des territoires et des Relations avec les collectivités territoriales et au Ministre chargé de la Ville et du logement (<https://www.strategie.gouv.fr>). France Stratégie. 51 p.
1914. Ward M., Saura S., Williams B., Ramírez-Delgado J.P., Arafeh-Dalmau N., Allan J.R., Venter O., Dubois G. et Watson J.E.M., 2020. Just ten percent of the global terrestrial protected area network is structurally connected via intact land. *Nature Communications* 11 (1) : 4563.

"Ce n'est pas la Terre que nous devons faire mourir, c'est notre vision du progrès"

Yann-Arthus Bertrand (Legacy, notre héritage).



Résumé

L'état actuel de la biodiversité, entrée dans sa 6^{ème} crise d'extinction, et les impacts futurs des changements climatiques sur cette biodiversité, appellent une recherche en écologie de la conservation qui trouve un équilibre entre (1) l'approfondissement des connaissances sur les processus qui façonnent la biodiversité à différentes échelles et sur les effets des activités humaines sur ces processus et (2) la recherche de solutions pour la conservation de la biodiversité.

Mon activité scientifique et technique a porté sur les relations entre les modes d'occupation du sol, les pratiques de gestion des milieux (forestiers principalement) et la biodiversité (flore vasculaire principalement) à différentes échelles spatiales et temporelles : du microhabitat, au paysage et à la région et sur le court, moyen et long terme (1-200 ans). Rattachée à la biologie/écologie de la conservation et plus largement aux solutions fondées sur la nature, son but est de mieux comprendre les mécanismes de réponse des espèces et des communautés aux pressions anthropiques et d'apporter des réponses sur la manière de mieux gérer les socio-écosystèmes et les paysages pour conserver leur biodiversité.

Elle s'est structurée selon quatre domaines de recherche : l'écologie forestière, l'écologie du paysage, l'écologie historique et les stratégies d'aménagement à but de conservation. Dans ce mémoire, je présente les fondements théoriques accompagnés d'un état de l'art des connaissances, puis ma contribution à ces quatre domaines. En résumé, même si les écosystèmes forestiers sont des espaces moins soumis aux menaces d'origine anthropique que d'autres milieux, mes recherches soulignent qu'ils ne sont pas épargnés par la gestion et par la fragmentation liée à la déforestation passée, aux infrastructures de transport, à l'urbanisation et aux diverses sources de pollutions (chimiques, dont azotées [dépôts atmosphériques], sonores et lumineuses).

A partir de la littérature et du bilan tiré de mon activité, je propose un projet de recherche en 3 axes et 11 thèmes.

Le premier axe poursuivra les recherches en écologie historique forestière et contiendra six thèmes : (1) la reconnaissance de la valeur patrimoniale des forêts anciennes dans les politiques publiques de conservation, (2) l'analyse de la réponse d'autres groupes taxonomiques que la flore vasculaire à la continuité forestière, à partir d'analyses d'ADN environnemental et en s'intéressant aux espèces menacées, (3) l'identification des pratiques de gestion forestière pouvant être défavorables à la biodiversité typique des forêts anciennes, (4) l'analyse des arrière-effets de différents types d'usages agricoles anciens (pâturage vs culture) sur la composition spécifique et fonctionnelle de la flore du sous-bois, (5) la caractérisation de l'empreinte laissée par les pratiques forestières intensives passées sur la fertilité des sols et la composition spécifique et fonctionnelle de la flore du sous-bois, et (6) la quantification par voie empirique de la dette d'extinction et du crédit de colonisation des communautés de plantes de sous-bois dans les paysages forestiers en mutation.

Un second axe s'intéressera aux stratégies de conservation de la biodiversité forestière à l'échelle du paysage, et se déclinera selon deux thèmes : (7) la mise en évidence du rôle patrimonial des zones forestières les plus éloignées des influences anthropiques et (8) l'approfondissement du rôle de la structure et de la composition du paysage sur la diversité multi-taxonomique (spécifique et fonctionnelle) des communautés forestières. Dans ce second thème, je propose de tester l'hypothèse de la quantité d'habitat, l'hypothèse de l'hétérogénéité intermédiaire et enfin l'hypothèse du maintien de la diversité par la diversification des pratiques. J'envisage notamment de tester l'hypothèse de la quantité d'habitat à partir des graphes paysagers et des indices de quantité d'habitat atteignable, en m'appuyant sur mes travaux de conservation/restauration de la connectivité. Ces études consisteront notamment à rechercher quelles proportions et quelles configurations spatiales d'un ou plusieurs type(s) de gestion à l'échelle du paysage permettent de maximiser la diversité γ multi-taxonomique.

Un troisième axe poursuivra les recherches sur la conservation et la restauration de la connectivité fonctionnelle et comprendra trois thèmes : (9) l'analyse des changements de connectivité fonctionnelle passés et futurs, avec la prise en compte des effets induits par les changements climatiques, (10) l'application des outils de modélisation à trois enjeux de conservation de la biodiversité (le cadre méthodologique de l'objectif de non perte nette de biodiversité, le rôle des haies dans la connectivité forestière et l'élaboration de trames fonctionnelles de forêts matures) et enfin (11) des développements méthodologiques portant sur la validation de la qualité de précision de localisation des corridors à partir de données de présence d'espèces et, plus largement, sur la consolidation des modèles d'analyse de connectivité par la télédétection, l'écologie du mouvement et la génétique du paysage.

Mes futurs travaux viseront donc à croiser écologie forestière, écologie historique, écologie du paysage, stratégies d'aménagement à but de conservation et prise en compte des impacts des changements climatiques, au sein d'un projet qui reste ancré en écologie de la conservation. Trois considérations majeures, tirées de mes travaux, guideront la réalisation de ce projet : (1) les deux défis majeurs de l'érosion de la biodiversité et des dérèglements climatiques doivent être abordés conjointement ; (2) la plupart des activités humaines laissent une empreinte importante et parfois irréversible sur les écosystèmes, (3) l'espace disponible pour les activités humaines n'est pas infini, au même titre que l'ensemble des "ressources naturelles".