



## **INFLUENCE DE LA COMPOSITION ET DE LA STRUCTURE DES MASSES FORESTIERES SUR LA BIODIVERSITE**

### **INFLUENCE OF FOREST STANDS COMPOSITION AND STRUCTURE ON PLANTS AND BIRDS DIVERSITY**

Programme Biodiversité et gestion forestière  
Rapport de fin de contrat

Jean-Luc Dupouey  
UMR Ecologie et Ecophysiologie forestières,  
INRA-Nancy Université  
54280 Champenoux  
Mail : dupouey@nancy.inra.fr

Laurent Bergès  
UR Ecosystèmes Forestiers  
Cemagref, Domaine des Barres  
5290 Nogent sur Vermisson  
Mail : laurent.berges@cemagref.fr

Date : 11/07/2010

N° INRA de contrat : 12000046

Date du contrat : 16/10/2006

# Sommaire

<b>1</b>	<b>SYNTHESE DESTINEE A PUBLICATION .....</b>	<b>3</b>
	ASPECTS ADMINISTRATIFS ET OBJECTIFS DES RECHERCHES .....	3
	<b>I. PRESENTATION DES TRAVAUX .....</b>	<b>4</b>
	<b>II. ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT .....</b>	<b>13</b>
	<b>III. LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES .....</b>	<b>15</b>
<b>2</b>	<b>RESUMES .....</b>	<b>17</b>
	RESUME .....	17
	ABSTRACT .....	18
<b>3</b>	<b>RAPPORT SCIENTIFIQUE .....</b>	<b>20</b>
3.1	RAPPEL SUCCINCT DES OBJECTIFS .....	20
3.2	ETUDE DES DETERMINANTS PAYSAGERS DE LA VEGETATION FORESTIERE .....	21
3.2.1	<i>Distribution des espèces forestières en fonction de la distance à la lisière externe et de la taille du massif : les espèces de cœur sont limitées par une très longue portée d'effet lisière .....</i>	<i>21</i>
3.2.2	<i>Effet de l'isolement des massifs sur la biodiversité floristique à large échelle.....</i>	<i>38</i>
3.2.3	<i>Changement des structures forestières depuis 1830.....</i>	<i>40</i>
3.2.4	<i>Rôle de la mosaïque intra-forestière sur la biodiversité floristique .....</i>	<i>42</i>
3.3	ETUDE DES DETERMINANTS PAYSAGERS DE L'AVIFAUNE .....	64
3.3.1	<i>Rôle de la densité de haies sur les oiseaux forestiers à l'échelle de la France entière (hors zone alpine et méditerranéenne) .....</i>	<i>64</i>
3.3.2	<i>Influence de la composition de la mosaïque des habitats intra-forestiers sur les oiseaux forestiers à l'échelle de la France entière (hors zone alpine et méditerranéenne).....</i>	<i>69</i>
3.4	CONCLUSIONS GENERALES .....	72
3.5	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	73
<b>4</b>	<b>ANNEXES .....</b>	<b>81</b>
4.1	ANNEXE 1 - CALCULS D'INDICES CARACTERISANT LA COMPOSITION ET LA STRUCTURE DE LA MOSAÏQUE PAYSAGERE .....	82
4.2	ANNEXE 2 - UTILISATION DE LA COUCHE CORINE LAND COVER POUR L'ETUDE DES STRUCTURES SPATIALES FORESTIERES .....	93
4.3	ANNEXE 3 - HYPOTHESES SUR L'EFFET DES FACTEURS PAYSAGERS SUR LA RICHESSE OU L'ABONDANCE DE GROUPES ECOLOGIQUES DE LA FLORE .....	98
4.4	ANNEXE 4 - PROTOCOLE DE TRAVAIL POUR LA PHOTO-INTERPRETATION .....	100
4.5	ANNEXE 5 - CONSTRUCTION DES TRAITS DE VIE DES ESPECES.....	105
4.6	ANNEXE 6 - CORRELATIONS ENTRE INDICES PAYSAGERS POUR L'ANALYSE DE L'EFFET DE LA MOSAÏQUE PAYSAGERE INTRA-FORESTIERE .....	107
4.7	ANNEXE 7 - RESULTATS DE L'EFFET DE LA MOSAÏQUE INTRA-FORESTIERE SUR LA BIODIVERSITE FLORISTIQUE.....	112
4.8	ANNEXE 8 - COPIE DES PUBLICATIONS .....	130

# 1 SYNTHÈSE DESTINÉE À PUBLICATION

## CORYLUS : INFLUENCE DE LA COMPOSITION ET DE LA STRUCTURE DES MASSES FORESTIÈRES SUR LA BIODIVERSITÉ

### BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE

## ASPECTS ADMINISTRATIFS ET OBJECTIFS DES RECHERCHES

### ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : 16/10/2006

Montant du budget : 87932 € HT

Cofinancements obtenus : INRA (8 606 euros HT), Région Lorraine (8 361 euros HT), IFN (5 400 euros), Cemagref (3 839 euros HT), MNHN (1 192 euros), durée 3 ans.

### PARTICIPANTS AU PROJET :

#### RESPONSABLES SCIENTIFIQUES DU PROJET :

Jean-Luc Dupouey, UMR Ecologie et Ecophysiologie forestières, INRA, 54280 Champenoux, Tél. 03 83 39 40 49, Fax 03 83 39 40 22, Mail : [dupouey@nancy.inra.fr](mailto:dupouey@nancy.inra.fr)

Laurent Bergès, UR Ecosystèmes Forestiers, Cemagref, Domaine des Barres, 45290 Nogent sur Vernisson, Tél. 02 38 95 03 98, Fax 02 38 95 03 44, Mail : [laurent.berges@cemagref.fr](mailto:laurent.berges@cemagref.fr)

#### NOMS ET ORGANISMES DES AUTRES PARTENAIRES SCIENTIFIQUES BÉNÉFICIAIRES :

Jean-Guy Boureau, Catherine Cluzeau, Marianne Duprez, Théodora Nedeltcheva, Cyrille Barnérias, Benoît Le Helloco, Pierre Lambert, Claude Mathis

*Inventaire Forestier National Nogent-sur-Vernisson et Caen*

Catherine Avon, Vincent Pellissier, Hilaire Martin

*Cemagref - Nogent-sur-Vernisson (UR Ecosystèmes Forestiers)*

Yves Bas, Frédéric Jiguet

*Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, UMR 7204 : Conservation des espèces, Restauration et Suivi des Populations (CERSP)*

Sandrine Chauchard, Evelyne Granier, Elisabeth Bienaimé

*INRA Nancy (UMR Ecologie et Ecophysiologie forestières)*

### MOTS CLÉS :

Biodiversité, végétation, avifaune, trait de vie, paysage, étude à grande échelle, histoire, connectivité, fragmentation, mosaïque paysagère, effet lisière, route, gestion forestière, conservation de la nature, base de données, inventaire forestier national

### OBJECTIFS DES RECHERCHES

Ce projet étudie l'influence de la structure spatiale et de la composition des masses forestières sur la diversité de la végétation et de l'avifaune forestière à large échelle et se base sur les données de deux réseaux d'observation nationaux de l'environnement : le réseau des placettes de l'Inventaire forestier National (IFN) pour la flore et le réseau de suivi temporaire des oiseaux communs (STOC) pour les oiseaux. Le projet répond principalement à l'Axe 1-2 de l'appel d'offre : "Quels rôles jouent la composition et la structure du paysage à dominante forestière sur le maintien et la dynamique de la biodiversité ?"

L'originalité du projet réside dans l'étendue de la zone d'étude : France entière pour l'avifaune et moitié nord de la France pour la flore. Cette échelle de travail permet de disposer dans l'échantillon d'une très grande variété de situations paysagères et donc de s'affranchir des problèmes posés (mais en partie seulement) par les études habituelles en écologie du paysage, à savoir le faible nombre de répétitions des situations paysagères. La forêt est analysée à la fois comme habitat homogène au sein d'une matrice non forestière et comme mosaïque d'habitats hétérogènes possédant leur propre dynamique au sein du paysage intra-forestier.

Le projet est organisé en 4 volets (les trois premiers concernent la flore et le dernier les oiseaux) :

- (1) influence de la lisière forestière et de la taille du massif sur la répartition spatiale des plantes ;
- (2) caractérisation du changement des structures forestières depuis 1830 dans la région Lorraine ;
- (3) influences de la structure et de la composition de la mosaïque des habitats intra et extra-forestiers sur la flore forestière ;
- (4) rôle de la densité de haies sur les oiseaux forestiers à l'échelle de la France entière (points STOC).

## I. PRESENTATION DES TRAVAUX

### INTRODUCTION

Les paysages français et européens évoluent constamment et la forêt et ses acteurs y jouent depuis deux siècles un rôle sans cesse croissant. Le compartiment forestier est celui qui évolue le plus rapidement : les chiffres disponibles indiquent que la forêt était cantonnée à 16% des surfaces en 1815 et a plus que doublé en surface aujourd'hui.

L'augmentation des surfaces a un impact important sur la longueur des lisières forestières. Or, les lisières forestières modifient les variables environnementales et biotiques et créent un effet « lisière » qui est ressenti sur une distance plus ou moins longue à l'intérieur de la forêt. Si ce phénomène a été beaucoup étudié, plusieurs questions n'ont pas été abordées jusqu'ici : quelle est la portée maximale de cet effet lisière ? Peut-on dresser une liste fiable de plantes de cœur et de lisière de massif forestier ?

En complément de la quantification de l'effet lisière, la manière dont les masses forestières ont évolué depuis n'a jamais fait l'objet d'étude précise : quel est le taux de changement de la surface ? De quelle manière se produit l'augmentation des surfaces : par nucléation ou par accréation autour des forêts anciennes ? Peut-on estimer à quelle vitesse se sont déplacées les lisières forestières ? Quelles sont les conséquences sur la flore forestière, et notamment sur les espèces dites de forêts anciennes, à faible capacité de colonisation ?

Jusqu'à présent, les études à l'échelle du paysage ont presque toujours considéré les forêts comme des ensembles homogènes plongés dans une matrice non forestière agricole ou urbaine. La vision des massifs forestiers comme étant eux-mêmes des ensembles hétérogènes d'habitats variés, dont l'organisation spatiale interne pourrait jouer un rôle sur la diversité locale a été peu explorée jusqu'à présent, malgré des signes et quelques études montrant que la distribution des essences, des ouvertures, des classes d'âge ou encore des réseaux de communications (barrières aux flux intra-forestiers) peuvent jouer un rôle significatif dans la dynamique de la biodiversité forestière : quelle est la part expliquée par les facteurs paysagers dans la distribution spatiale des espèces et la composition des communautés végétales au regard des paramètres locaux déterminant la qualité de l'habitat : station, structure et composition du peuplement forestier ? Peut-on identifier des espèces et des groupes de plantes qui sont défavorisés, favorisés ou indifférents à la fragmentation des habitats liée à la gestion des territoires forestiers et non forestiers : taille des masses forestières, fragmentation extra et intra-forestière, répartition des classes d'âge, répartition des feuillus et des résineux, densité de routes ?

La fragmentation des habitats forestiers qui a eu lieu par le passé est un problème majeur car les taches deviennent isolées et cela crée des risques d'extinction locale d'espèces en cas de forte fragmentation. Pour pallier les effets négatifs de cette fragmentation, les corridors tels que les haies peuvent jouer un rôle positif en reliant des taches d'habitats isolées. Les données du réseau STOC d'observation à long terme de l'avifaune ont montré un déclin régulier de certaines espèces, en particulier forestières. Est-ce que la densité des haies dans le paysage a un effet positif sur la dynamique, la richesse et la composition en espèces des oiseaux forestiers ?

## **MATERIELS ET METHODES**

L'analyse des relations entre la biodiversité floristique et ornithologique et les structures paysagères s'est appuyée sur deux grandes sources de données :

- pour la biodiversité : les relevés floristiques et écologiques de l'IFN et les relevés d'avifaune du réseau STOC ;
- pour les indices paysagers : les fonds cartographiques réalisés par l'IFN, les photographies aériennes (BD-Ortho), les cartes Scan-25 et les cartes d'État-major (datant de 1830-1840).

### **INFLUENCE DE LA LISIERE ET DE LA TAILLE DU MASSIF SUR LA REPARTITION DES PLANTES (MOITIE NORD DE LA FRANCE)**

L'influence de la lisière externe du massif sur la répartition des espèces végétales a été mesurée en utilisant les relevés de l'IFN de la moitié Nord de la France (52 départements). La distance à la lisière la plus proche du relevé et la taille du massif auquel le relevé appartient par l'IFN ont été calculées sous SIG (ArcInfo) en utilisant les fonds cartographiques de l'IFN. Au total, 19 989 points répartis dans 1801 massifs dont la surface varie entre 325 et 100 000 ha ont été utilisés pour analyser la réponse de 214 espèces végétales.

Des modèles de régression logistique ont été ajustés pour chaque espèce en tenant compte des facteurs locaux (station et type de peuplement) et de la taille du massif. Pour chaque espèce, le meilleur modèle a été utilisé pour déterminer la portée de l'effet lisière.

### **CHANGEMENT DES STRUCTURES FORESTIERES DEPUIS 1830 (REGION LORRAINE)**

L'étude de l'évolution des structures forestières a été effectuée sur un rectangle d'environ 70x100 km situé en région Lorraine. Les structures passées ont été acquises à partir de la numérisation et du géoréférencement des cartes d'État-major. La vectorisation des contours des massifs anciens a permis de calculer précisément l'augmentation des surfaces et de caractériser l'évolution de la structure forestière.

### **INFLUENCE DE LA MOSAÏQUE PAYSAGERE INTRA ET EXTRA-FORESTIERE SUR LA DIVERSITE FLORISTIQUE (BASSIN PARISIEN)**

L'étude détaillée de la structure et de la composition de la mosaïque paysagère a été menée sur une autre partie de la zone globale d'étude couvrant 15 départements situés dans le Bassin Parisien. Un total de 1932 points a été sélectionné et le paysage environnant les relevés a été photo-interprété ou analysé sous SIG sur 3 à 4 zones concentriques en utilisant la BD-Ortho, le Scan-25 et les cartes forestières de l'IFN. La surface totale et le nombre de taches des types d'habitats suivants ont été calculés : landes, espaces ouverts avec et sans façons culturelles, zones non végétalisées, milieux aquatiques, clairières, coupes, peuplements jeunes et peuplements adultes, feuillus, résineux, peuplements mélangés, futaie, taillis, mélange futaie et taillis. Ont été aussi mesurées les distances au plus proche type d'habitat et à la plus proche route pour 3 types de routes : chemin, route empierrée et goudronnée.

La réponse de la flore a été analysée à l'échelle du relevé selon trois approches : (1) fréquence de chaque espèce et (2) composition spécifique de la communauté et (3) nombre d'espèces par traits de vie des espèces selon l'habitat préférentiel (espèce forestière à non forestière), le mode de dispersion, la durée de vie ou le poids et la taille des graines. La composition spécifique a été analysée par analyse canonique des correspondances (ACC). Les autres indices ont été traités par modèles linéaires à effets mixtes pour les richesses et par régression logistique pour les espèces et en tenant compte des effets des facteurs locaux (station, climat, peuplement).

### **ROLE DE LA DENSITE DE HAIES SUR LES OISEAUX FORESTIERS (FRANCE ENTIERE)**

L'étude du rôle de la densité de haies sur les oiseaux forestiers a été abordée à l'échelle de la France entière sur de larges gradients de fragmentation forestière et de densité de haies. Les analyses ont porté sur 3938 points du réseau STOC.

Quatre indices ont été calculés à l'échelle de la communauté : la richesse spécifique locale, un indice de spécialisation de la communauté vis-à-vis des milieux forestiers, le taux local d'extinction et le taux local de colonisation (en utilisant les inventaires annuels). L'indice de spécialisation de la communauté

(CSI) a été calculé comme la moyenne des indices de spécialisation des espèces présentes dans chaque carré, pondérée par les abondances respectives de chaque espèce. L'indice de spécialisation de chaque espèce (SSI) a été calculé à partir de la différence relative d'abondance en forêt et hors forêt (*preferendum*) selon les données STOC. Trois indices paysagers ont été obtenus par photo-interprétation de la BD-Ortho : la surface forestière, un indice de fragmentation et l'isolement du carré (estimée selon le rapport entre la surface forestière du carré STOC et la surface forestière contenue dans un rayon de 5 km autour du point). La densité de haies était basée sur le nombre de haies intersectées par des transects de 1 km autour des relevés IFN à partir des données d'inventaire IFN 2004-2006 (environ 24 transects sur un rayon de 5 km autour de chaque carré STOC).

La réponse des oiseaux a été testée par des modèles linéaires à effets mixtes intégrant comme prédicteurs : les variables climatiques, la surface de forêt, la fragmentation et l'isolement de la matrice forestière, la densité de haies et l'interaction entre densité de haies, quantité de forêt et isolement, et en prenant le carré STOC en effet aléatoire. Tous les prédicteurs ont été centrés-réduits pour permettre une comparaison de la magnitude des effets.

## RESULTATS ET DISCUSSION

### INFLUENCE DE LA LISIERE ET DE LA TAILLE DU MASSIF SUR LA REPARTITION DES ESPECES VEGETALES (MOITIE NORD DE LA FRANCE)

Sur les 214 espèces analysées dans ce volet, 106 sont neutres vis-à-vis de la lisière forestière. Sur les 108 autres restantes, 42 des espèces de lisière, 56 sont des espèces de cœur de massif, 7 passent d'un comportement d'espèce de lisière à un comportement d'espèce de cœur lorsque la taille du massif augmente et 5 passent d'espèce de lisière à espèce de cœur dans la même situation (*cf.* Figure 1).

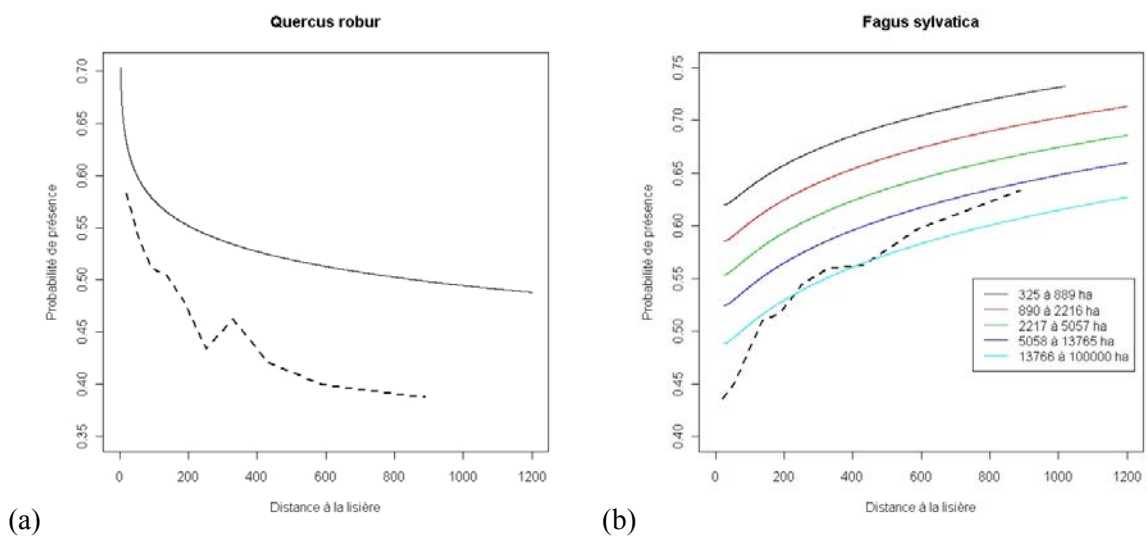


Figure 1. Probabilité de présence du chêne pédonculé (*Quercus robur*) (a) et du hêtre (*Fagus sylvatica*) (b) en fonction de la distance à la lisière, observée (en pointillés) ou modélisée (traits pleins). Les probabilités modélisées sont indiquées pour 5 classes de taille de massif pour le hêtre.

La profondeur de l'effet lisière varie de façon importante en fonction de l'espèce, mais également, pour plusieurs espèces, en fonction de la surface du massif forestier (Tableau 1).

Pour toutes les espèces citées, la portée de l'effet lisière dépasse 1000 m, ce qui est considérable. L'effet est si net pour certaines espèces qu'il apparaît même sur la carte de répartition brute de l'espèce, sans être obligé de tenir compte des facteurs locaux (Figures 2a et 2b).

Cet effet de la lisière se fait ressentir à des distances telles que la seule explication liée à la différenciation de niche (la variation des paramètres abiotiques structure l'organisation spatiale des communautés végétales) ne peut suffire à expliquer cette portée.

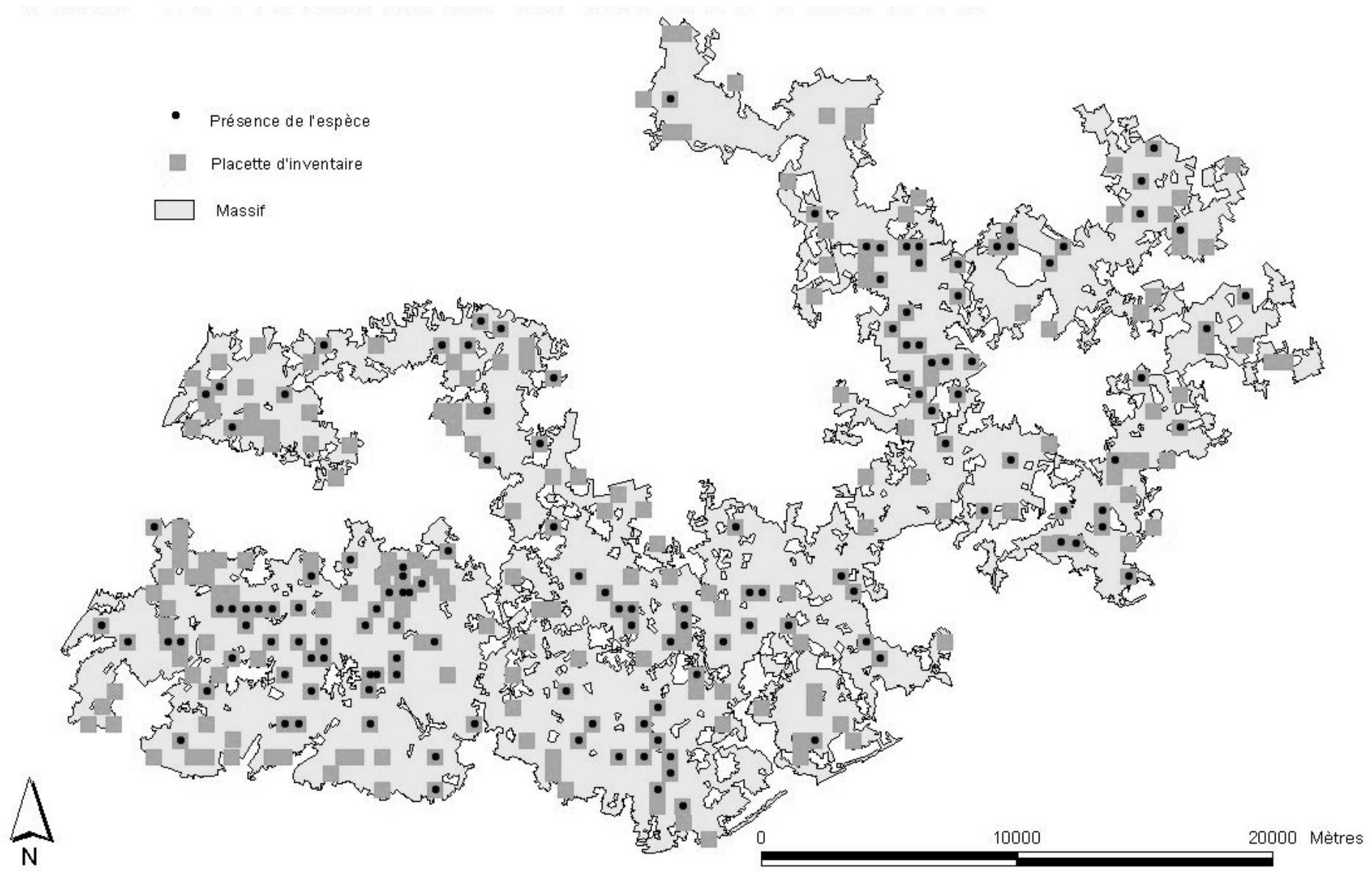


Figure 2a : Répartition de la molinie (*Molinia caerulea*) dans un massif de 45 735 hectares à la limite entre l'Indre-et-Loire et le Maine-et-Loire. L'espèce est préférentiellement présente en cœur de massif (comparer avec la figure suivante).

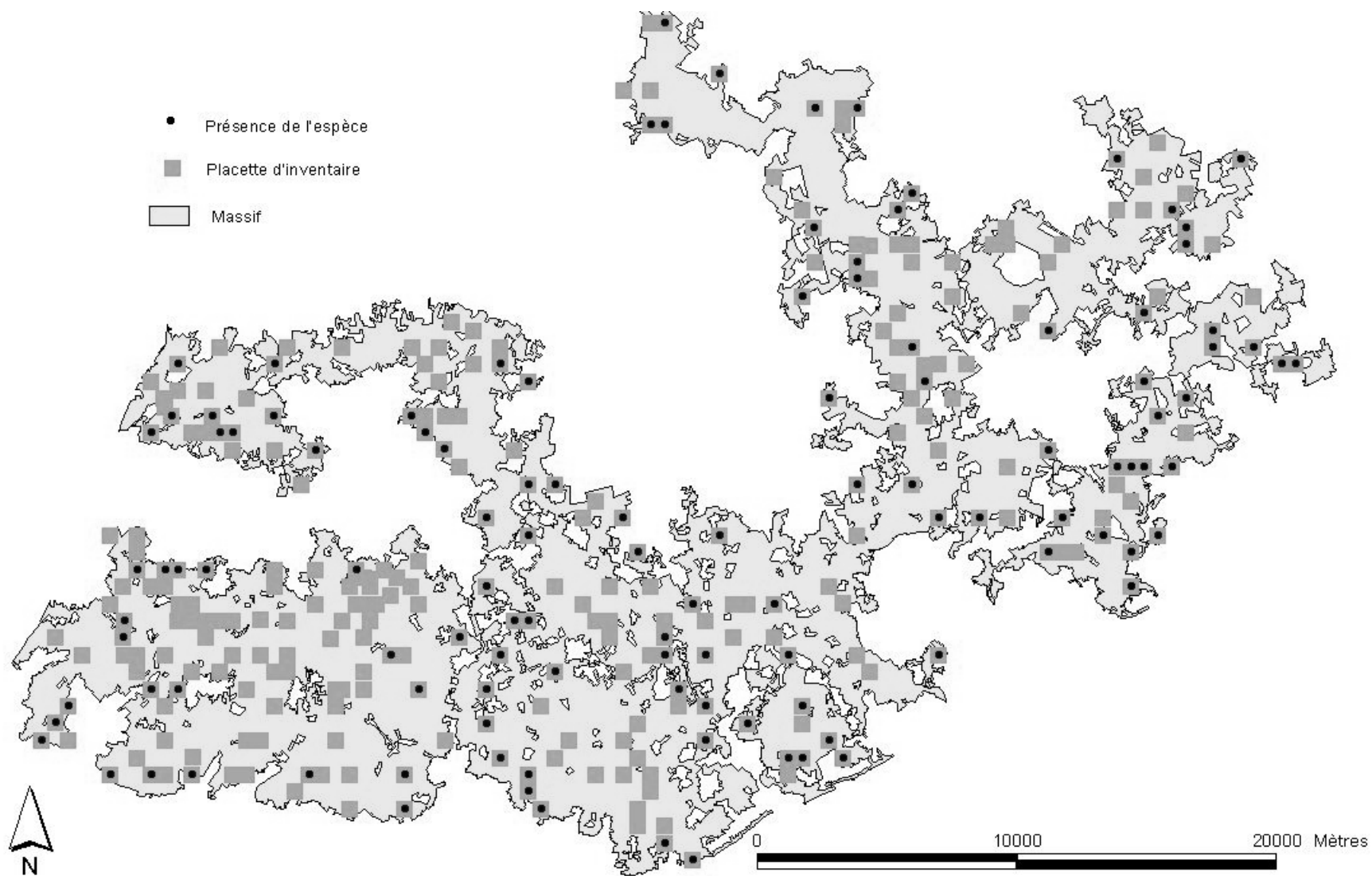


Figure 2b. Répartition du lierre (*Hedera helix*) dans un massif de 45 735 hectares à la limite entre l'Indre-et-Loire et le Maine-et-Loire. L'espèce est préférentiellement présente en périphérie de massif (comparer avec la figure précédente).



## Projet Corylus

Tableau 1. Préférences de répartition des espèces végétales par rapport à la lisière externe du massif.

Espèces « de lisière »	Espèces « de cœur de massif »
<i>Geranium robertianum</i>	<i>Acer campestre</i>
<i>Hedera helix</i>	<i>Brachypodium sylvaticum</i>
<i>Ligustrum vulgare</i>	<i>Carex sylvatica</i>
<i>Prunus spinosa</i>	<i>Fragaria vesca</i>
<i>Quercus robur</i> (Figure 1a)	<i>Fagus sylvatica</i> (Figure 1b)
<i>Rosa canina</i>	<i>Molinia caerulea</i>
<i>Ulex europaeus</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>

Ces distances importantes peuvent être dues à un déplacement de la lisière au cours de l'extension forestière. Ainsi, pour une espèce de cœur, la colonisation de la forêt récente par cette espèce serait moins rapide que celle des arbres en raison de capacité de dispersion de l'espèce limitée. Ceci serait d'autant plus le cas que la forêt aura été installée par voie artificielle. A l'inverse, pour une espèce de lisière, lors de la croissance du massif, l'espèce pourrait suivre le déplacement de la lisière mais le gradient de fréquence s'expliquerait par une disparition lente du milieu suite à la modification de l'habitat et la compétition avec d'autres espèces (les espèces de cœur). Il se pourrait aussi que, pour ces espèces de lisière, la colonisation de la forêt récente se fasse avec un certain retard, ce qui se traduirait par un profil marqué par un maximum de fréquence entre la lisière et le cœur du massif. Ce type de profil de réponse existe dans notre échantillon.

Les profils qui varient selon la taille du massif (espèces de cœur dont la portée diminue avec la surface et espèces de lisière dont la portée augmente avec la surface) peuvent aussi être expliqués par des différences de capacité de dispersion des espèces.

En complément des réponses à la distance à la lisière du massif, nous avons aussi mis en évidence des réponses des espèces à la taille du massif (Tableau 2).

Tableau 2. Préférence de répartition des espèces en fonction de la taille des massifs.

Espèces associées à de très grands massifs (> 14 000 ha)	Espèces préférant les petits massifs (< 900 ha)
<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
<i>Festuca altissima</i>	<i>Hedera helix</i>
<i>Fragaria vesca</i>	<i>Pinus pinaster</i>
<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>
<i>Teucrium scorodonia</i>	<i>Prunus avium</i>
	<i>Ulex europaeus</i>

### CHANGEMENT DES STRUCTURES FORESTIERES DEPUIS 1830 ET ESPECES VEGETALES ASSOCIEES (REGION LORRAINE)

Nous n'avons étudié que deux dates dans la dynamique temporelle des surfaces forestières. Mais trois points importants ressortent de cette étude historique des structures spatiales (Tableau 3).

(1) La Lorraine apparaît comme un territoire où les forêts anciennes sont encore majoritaires. Le taux d'augmentation de la surface forestière est beaucoup plus faible que la moyenne nationale obtenue d'après les documents d'archives. Cela est très probablement le reflet d'un abandon culturel réellement plus faible qu'ailleurs. Mais ces résultats peuvent aussi remettre en cause la valeur des augmentations de surface forestière avancée jusqu'alors pour l'ensemble de la France. Il faudrait effectuer un travail similaire au nôtre dans des zones supposées à plus forte évolution (moyennes montagnes du sud de la France, par exemple). Cependant, si on extrapole les taux de forêt ancienne observés en Lorraine par type de propriété à toute la France, en se basant sur le pourcentage national de types de propriété, on obtient un taux national moyen pondéré de forêts anciennes de 59,6%, finalement assez proche du taux supposé de 50%.

Tableau 3. Chiffres clés de l'évolution des structures forestières en région Lorraine entre 1830 et 2000.

Variables considérées	Valeur
Taux de la couverture forestière du territoire en 1830 en Lorraine	29,6%
Taux de la couverture forestière du territoire en 2000 en Lorraine	34,6%
Pourcentage des surfaces forestières présentes en 1830 déboisées actuellement	10%
Pourcentage des surfaces des forêts actuelles déjà boisées en 1830	76%
Proportion de forêts anciennes (présente en 1830) par type de propriété :	
- en forêt domaniale	90%
- en forêt communale	88%
- en forêt privée	49%
Pourcentage des forêts actuelles connectées à un massif de forêt ancienne	87%
Distance moyenne à une forêt ancienne des points IFN se trouvant dans les forêts récentes	158 m

(2) Il existe une très forte différence de proportion de forêt ancienne selon le type de propriété foncière, dans le sens attendu, mais que nous quantifions exactement pour la première fois. La forêt privée est un territoire labile à moyen terme, susceptible d'échanges importants entre les états cultivé à boisé. Les deux derniers siècles ont surtout vu une augmentation de la surface boisée, mais le mouvement inverse pourrait probablement intervenir à la même vitesse, voire plus brusquement en cas de besoin accru de surfaces cultivées. Dans ce contexte, les forêts publiques doivent donc être considérées comme la zone de conservation majeure des forêts anciennes de France.

(3) La connectivité des forêts récentes, apparues depuis 1830, par rapport aux noyaux de forêts anciennes, déjà existantes en 1830, est forte. L'extension forestière se fait donc majoritairement par accréation, plus que par nucléation. Là encore, l'importance relative de ces deux phénomènes était totalement inconnue. Mais il peut s'agir aussi d'une particularité régionale, comme ici la Lorraine, déjà fortement boisées en 1830. Cette continuité écologique est probablement favorable au déplacement des espèces de forêt ancienne. De même, il n'y a pas de fort isolement des forêts récentes dans la matrice des forêts 1830, puisque la quasi-totalité des points d'inventaire IFN sont à moins de 2000 m d'une limite de forêt 1830. Pour les deux raisons précédentes, forte accréation et faible distance à la forêt 1830 la plus proche, les problèmes de recolonisation forestière et de maintien d'une diversité des espèces liées aux forêts anciennes sont probablement minorés en Lorraine.

Ainsi, nous confirmons l'existence fréquente de lisières "fantômes" à l'intérieur des forêts actuelles, qui explique en partie les corrélations de très longue portée entre distance aux lisières et présence des espèces observées dans le volet précédent.

#### **INFLUENCE DE LA MOSAÏQUE PAYSAGÈRE INTRA- ET EXTRA-FORESTIÈRE SUR LA DIVERSITÉ FLORISTIQUE (BASSIN PARISIEN)**

Les résultats obtenus ne sont pas définitifs, mais trois conclusions peuvent être tirées de ce volet sur le rôle de la mosaïque paysagère intra et extra-forestière sur la flore.

(1) Le poids relatif des facteurs paysagers (14 à 17%) dans l'explication de la réponse des communautés floristiques forestières reste très inférieur à la part expliquée par les facteurs locaux (61 à 64% pour le type de station et le type de peuplement forestier), ce qui signifie que, pour la flore et dans notre échantillon, la qualité locale de l'habitat prévaut largement sur la structure et la composition de la mosaïque paysagère.

(2) La magnitude de l'influence du paysage environnant est d'autant plus forte que le paysage est analysé dans une grande zone (rayon maximal de 1 414 m soit 628 ha). Ce résultat est retrouvé dans d'autres publications mais dépasse nettement le rayon maximal de dispersion des plantes forestières ; ce résultat mérite d'être analysé en détail, car des problèmes statistiques peuvent subsister.

(3) Nous avons pu mettre en évidence un triple gradient de composition spécifique associé aux gradients de composition du paysage suivants : le premier oppose les communautés d'intérieur et d'extérieur forestier (lisière *versus* cœur de massif, déjà identifié plus haut), qui pourrait s'expliquer à la fois par un déplacement de la lisière vers l'extérieur du massif ancien et par l'influence positive sur certaines espèces de la quantité d'habitats ouverts extra-forestiers dans le paysage ; le second oppose

## Projet Corylus

des communautés de paysages contenant des stades ouverts et/ou jeunes à des communautés de zones contenant des peuplements plus âgés et en général plus fermés ; le troisième oppose assez nettement des communautés favorisées par des paysages de feuillus et celles associées à des paysages de résineux.

Ainsi, vingt-trois espèces répondent de manière significative à la composition en essences à l'échelle du paysage (Tableau 4 et Figure 3). Le nombre d'espèces préférant les feuillus ou les résineux à l'échelle du paysage est plus élevé que le nombre d'espèces préférant les feuillus ou les résineux au niveau local.

L'importance relative de ces trois principaux gradients reste à quantifier. En revanche, l'effet de la densité de routes (quelle que soit leur nature) joue un rôle plus limité sur la flore forestière, et plus souvent positif que négatif (Tableau 4). Il se pourrait que l'effet des routes soit mal apprécié par la distance proximale et qu'il faille une mesure de densité surfacique pour bien quantifier cette pression humaine ; néanmoins, un travail spécifique mené dans une forêt de plaine sur des transects perpendiculaires à la route et de 100 m de longueur indique une faible portée d'effet lisière de la route (5 m) dans le cas des routes empierrées.

Tableau 4. Comportement préférentiel des espèces analysées vis-à-vis de la lisière forestière, des routes et de la composition du paysage environnant (ouvert/fermé, feuillus/résineux).

Nombre d'espèces végétales analysées	214
Nombre d'espèces préférant les lisières ou favorisées par les milieux ouverts avec façon culturales	8
Nombres d'espèces préférant les paysages forestiers et :	41
- Favorisées par la présence de coupes et/ou de peuplements jeunes	23
- Favorisées par des peuplements adultes	3
- Indifférentes	15
Nombre d'espèces ne réagissant pas à la composition du paysage	56
Nombre d'espèces se tenant éloignées des routes	3
Nombre d'espèces fréquemment rencontrées en bord de route (chemins, routes empierrées et goudronnées)	10
Nombre d'espèces préférant les feuillus (à l'échelle du paysage)	17
Nombre d'espèces préférant les résineux (à l'échelle du paysage)	3

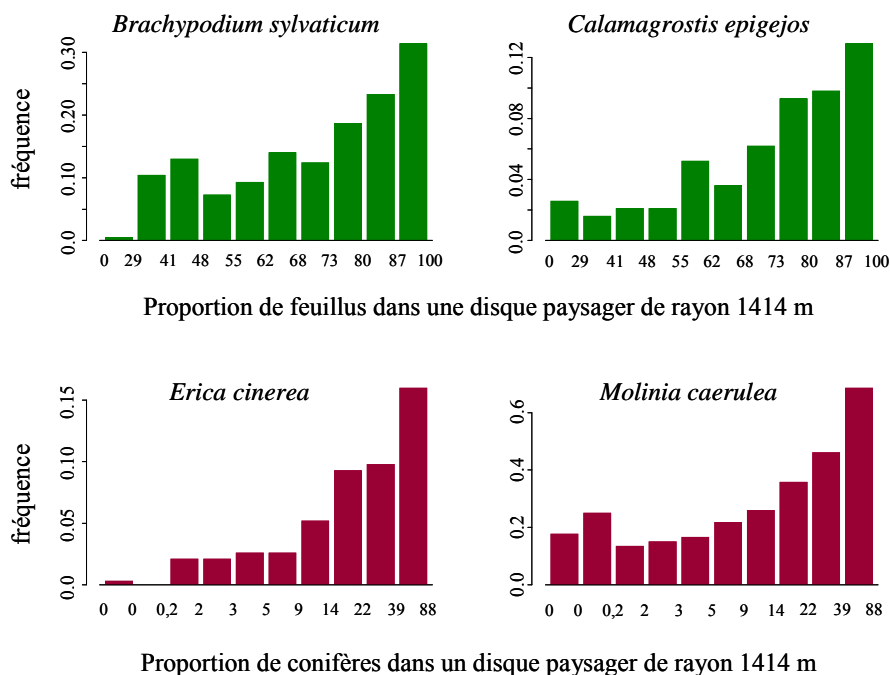


Figure 3. Probabilité de présence observée (a) de *Brachypodium sylvaticum* et de *Calamagrostis epigejos* en fonction de la proportion de feuillus dans le paysage (sur un disque paysager de rayon R=1414 m) et (b) de *Erica cinerea* et *Molinia caerulea* en fonction de la proportion de conifères dans le paysage (même type de disque).

### **ROLE DES HAIES SUR LA DIVERSITE AVIFAUNISTIQUE (FRANCE ENTIERE)**

En premier lieu, nos résultats confirment que : (1) la surface forestière boisée influence positivement la richesse spécifique (magnitude de 0,39) et favorise les espèces spécialistes forestières (CSI magnitude de 0,45) par rapport aux espèces généralistes et (2) la fragmentation *sensu stricto* a peu d'effet sur les communautés d'oiseaux forestiers. Nous avons également constaté un effet négligeable de l'isolement forestier sur tous les indices de biodiversité avienne, ce qui suggère que les oiseaux forestiers ne sont pas pénalisés par l'isolement relatif des massifs forestiers français. Cette absence d'effet de l'isolement ne devrait pas pouvoir s'expliquer par une éventuelle dette d'extinction<sup>1</sup>, l'essentiel du déboisement en France ayant eu lieu il y a plusieurs siècles.

Par ailleurs, cette étude a surtout montré que la surface forestière et les haies ont un effet sur les taux d'extinction et de colonisation interannuels des espèces d'oiseaux forestiers (magnitude 0,11 et 0,15 respectivement). En effet, comme attendu, la surface forestière stabilise les communautés forestières en réduisant les taux d'extinction et de colonisation. Inversement, les haies accroissent de manière significative ces paramètres dynamiques, ce qui déstabilise la composition des communautés, et plus particulièrement lorsque la superficie forestière est faible. Ce constat contredit l'hypothèse selon laquelle l'augmentation de la connectivité améliore la viabilité des populations d'oiseaux forestiers. Il suggère également que les haies stimulent la compétition entre les espèces forestières, probablement en augmentant les mouvements entre massifs forestiers. Toutefois, il n'est pas certain que cette instabilité induite par les haies soit négative pour les oiseaux forestiers, car la densité de haies ne diminue ni la richesse ni le degré de spécialisation de la communauté.

Une étude précédente avait mis en évidence un effet positif des haies sur la richesse spécifique des oiseaux forestiers mais pour de petits massifs (moins de 10 ha). Il est donc possible que, dans un contexte de fragmentation extrême, les haies puissent être bénéfiques aux oiseaux forestiers. Cependant, les communautés d'oiseaux forestiers de ces bosquets et petits bois sont extrêmement pauvres et apportent une contribution négligeable à la conservation de l'avifaune forestière.

### **PERSPECTIVES**

L'analyse des effets lisière et taille de massif va se poursuivre par l'étude (prévue dans le projet initial) des effets de l'isolement des massifs forestiers au travers de la distance au massif voisin le plus proche sans limite de taille et la distance au massif voisin de plus de 1 000 et 5 000 ha.

Sur les aspects historiques, le travail va maintenant se poursuivre par un croisement direct entre la composition en espèces des relevés de l'IFN et les caractéristiques historiques et écologiques de chaque point afin d'identifier, dans la répartition des espèces ou des communautés, la part respective des effets stationnels et historiques. Nos résultats ont permis de quantifier plus précisément des aspects peu connus de la dynamique forestière. La Lorraine est cependant une région relativement « extrême » en termes de continuité de l'état boisé et de structure foncière, et il serait donc utile de conduire la même étude historique dans une région aux caractéristiques opposées (Sud-est de la France, Massif Central...).

L'analyse du rôle de la mosaïque extra et intra-forestière sur la flore a été basée sur la composition et la quantité d'habitats disponibles à l'échelle du paysage, mais a peu abordé la structure de la matrice paysagère, sauf au travers des distances proximales. L'analyse sera approfondie par le calcul d'indices tenant compte à la fois de la surface des taches et de la distance de la tache au point, mais aussi de la forme des taches. Les calculs correspondants restent à faire par l'IFN. Par ailleurs, au vu de l'importance (déjà connue) des facteurs locaux liés au type de station et du rôle de la composition en essences à l'échelle du paysage, des approches pourraient être tentées en se basant sur une analyse plus fine de la configuration spatiale des habitats en croisant types de station et types de peuplement. Nous aurions pour cela besoin de cartographies stationnelles sur d'assez grandes surfaces.

Enfin, les travaux sur l'avifaune vont se poursuivre par une analyse approfondie de l'influence de la mosaïque extra et intra-forestière sur l'abondance des espèces d'oiseaux forestiers. Ce travail s'appuiera sur les données cartographiques et de photo-interprétation fournies par l'IFN et devrait permettre une comparaison pertinente entre les réponses des deux groupes taxonomiques (oiseaux et flore).

---

<sup>1</sup> La dette d'extinction correspond au délai (plusieurs dizaines d'années parfois) entre la cause de l'extinction (perte d'habitats et fragmentation) et sa conséquence (effet sur la viabilité de la population de l'espèce).

## II. ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

### EFFETS « LISIERE » AU SEIN DES MASSIFS

Nous identifions pour la première fois des listes d'espèces végétales préférant les cœurs de massif. Contrairement à ce qui est généralement annoncé dans la littérature, nous avons observé des « effets » à très longue distance de la lisière sur la présence des espèces végétales (de l'ordre du kilomètre plutôt que de la centaine de mètres). Ce résultat a des conséquences importantes en termes de gestion de la biodiversité à l'échelle territoriale. En particulier, les aménagistes devraient commencer à prendre en compte ces éléments aux échelles les plus larges de la gestion, c'est-à-dire les départements, les régions et les directions régionales des institutions d'État, en établissant par exemple des cartes de zones de cœur *versus* périphérie de massif et des inventaires statistiques de la proportion relative des surfaces de ces deux types de forêts.

### DYNAMIQUE A LONG TERME DES MASSES FORESTIERES

Ce travail confirme l'importance, pour la gestion de la biodiversité, de distinguer les forêts anciennes et les forêts récentes dans le paysage actuel. La connaissance de cette subdivision permet de mieux appréhender le comportement d'un large nombre d'espèces végétales, préférant l'un ou l'autre type de forêt. Par extension à partir de travaux plus ponctuels, on peut raisonnablement penser que de nombreux autres biotopes sont affectés par cette dichotomie (insectes, champignons, bactéries...).

Notre travail ouvre de nouvelles perspectives sur les rôles respectifs de la forêt publique et de la forêt privée. En particulier, il renforce la vision « sanctuariste » d'une forêt publique qui serait la principale garante de la continuité forestière à long terme et, en conséquence, conforte la responsabilité de l'État dans la conservation des milieux forestiers. En contrepartie, il pose la question du maintien des forêts anciennes dans les bois privés.

Ce travail a permis de valider l'intérêt des minutes au 1 : 40 000 couleur de la carte d'État-major dans l'objectif de caractériser l'état de l'utilisation du sol dans la première moitié du 19<sup>ème</sup> siècle, c'est-à-dire autour de la date du minimum de surface forestière.

Nous avons pu évaluer la précision exacte de cette carte, une fois géoréférencée, et le coût d'acquisition de cette couche pour intégration dans un système d'information géographique (SIG). Sa précision est de 30 m environ, ce qui est de très bonne qualité (moins de 1 mm sur la carte d'État-major initiale). On pourra donc directement utiliser cette carte ancienne dans des calculs ultérieurs sous SIG avec une certaine fiabilité. Il faut compter 2 semaines de travail d'un technicien pour l'acquisition des contours et le géoréférencement précis (plus de mille points de repère par carte) d'une feuille de 20 x 32 km. Ce travail pourrait bien sûr être accéléré en ne considérant que les contours des forêts anciennes, et en exigeant une précision moindre de géoréférencement. Mais ce n'est pas vraiment un gain, car on perd les informations sur les autres usages du sol.

Concrètement, ce travail a permis de générer la carte de l'usage des sols en 1830 de l'ensemble de la Lorraine, au 1 : 40 000, avec 6 types d'usages principaux : forêts, terres labourables, prairies, vignes, vergers et habitat. Cette carte est utilisable par tous les gestionnaires qui souhaiteraient intégrer cette connaissance dans leur réflexion. Il reste à mettre en place les moyens d'une extension à l'ensemble de la France de la réalisation de cette carte des masses forestières 1830.

### ROLE DE LA MOSAÏQUE D'HABITATS EN FORET

Le fait de trouver que la qualité de l'habitat local pour la flore prévaut largement sur la composition et la configuration des habitats à l'échelle du paysage implique pour les gestionnaires que la priorité est de bien gérer localement la biodiversité, par des pratiques de gestion à l'échelle du peuplement ou de la parcelle. Cependant, ce résultat ne vaut sans doute pas pour d'autres taxons plus mobiles comme les oiseaux et ne signifie pas que le paysage ne joue pas un rôle important pour certaines plantes. Ainsi, le second résultat portant sur le fait que le rayon d'action du paysage a d'autant plus d'influence qu'il est grand (jusqu'à 630 ha) peut se traduire en recommandant de raisonner les choix de gestion à l'échelle de l'aménagement forestier voire même au-delà, puisque la biodiversité en forêt est influencée en partie par le paysage en dehors de la forêt.

Le fait que les paysages contenant des milieux ouverts intra-forestiers (coupes de régénération, fourrés, gaulis, jeunes et très jeunes plantations, clairières, trouées de chablis) aient un effet positif

## Projet Corylus

pour plusieurs espèces, y compris des espèces forestières (n=23) alors que peu d'espèces sont favorisées par des paysages composés de peuplements adultes (n=3) signifie qu'une partie importante de la flore forestière se maintient par les ouvertures aussi bien à l'échelle locale que paysagère. Ces ouvertures intra-forestières sont des sources potentielles de graines à l'échelle du paysage et alimentent donc la flore locale. Néanmoins, nous n'avons pas testé pour l'instant de modèles de forme polynomiale (c'est-à-dire avec une valeur optimale pour le taux d'ouvertures paysagères) : ces modèles permettraient de détecter pour quelles espèces il existerait une valeur optimale de proportion de milieux forestiers ouverts à semi-ouverts dans le paysage et quel serait le seuil au-delà duquel l'effet deviendrait négatif pour ces espèces.

Nous identifions aussi pour la première fois une vingtaine d'espèces préférant les paysages composés exclusivement de feuillus (ou de résineux), puisque plusieurs espèces sont d'autant plus fréquentes que le paysage est composé d'un taux élevé de feuillus (ou de résineux). Là aussi, notre analyse est sans doute limitée par le fait que nous n'avons pas testé de modèles de forme polynomiale permettant de détecter un seuil optimal de mélange. Néanmoins, en termes de gestion, nos résultats indiquent déjà qu'une partie de la biodiversité préfère les paysages très homogènes sur le plan de la composition en essences. Cela signifie que la recherche de l'hétérogénéité des types d'essences à l'échelle du paysage n'est pas une règle absolue.

En revanche, le faible impact des routes observé sur les plantes forestières tend à minimiser le rôle des routes et contredit les effets négatifs signalés dans la littérature (fragmentation des habitats, barrière à la dispersion), au moins pour les espèces végétales.

Les habitats ouverts intra-forestiers et les jeunes peuplements ne sont pas cartographiés par l'IFN et sont, à de rares exceptions près, rattachés au type de peuplement adulte correspondant. La composition en essences gagnerait aussi à être affinée par type d'essences car il manque une typologie nationale fine des essences majoritaires pour les mélanges futaie et taillis, très fréquents en plaine. Le réseau de routes pourrait être cartographié par catégorie, de manière à calculer des densités surfaciques.

En intégrant ces nouveaux éléments paysagers, la cartographie de l'IFN pourrait ainsi devenir plus fonctionnelle au plan écologique. Cependant, le travail de photo-interprétation constitue un facteur limitant pour une cartographie à large échelle de ces nouveaux éléments. L'utilisation déjà engagée des logiciels de segmentation des images pourraient à terme réduire le temps d'acquisition de ces données. Dans ce cadre, il serait intéressant de rassembler sous SIG toutes les cartes des types de peuplement réalisées par l'ONF en forêt soumise lors des aménagements.

À l'heure actuelle, la réflexion n'est pas encore assez mûre pour proposer de nouveaux indices paysagers ou affiner ceux existants.

### **ROLE DES HAIES POUR L'AVIFAUNE**

Cette étude a montré qu'il n'y a pas d'effet positif des haies sur les oiseaux forestiers. Ainsi, augmenter la connectivité des forêts par le biais des haies ne semble pas pertinent pour la conservation des oiseaux forestiers. Il est possible que les haies puissent être des corridors efficaces pour d'autres taxons comme les invertébrés, mais la preuve d'une répercussion positive sur les populations fait encore défaut. Par conséquent, l'entretien des haies et les incitations à en replanter devraient être plus motivés par la conservation des espèces agricoles ou par la conservation d'autres taxons forestiers.

L'une des conclusions de notre étude est que la politique de développement des trames vertes et bleues, l'un des chantiers importants de la biodiversité en France, nécessite des études scientifiques plus approfondies, biota par biota, afin de mieux anticiper et contrôler ses effets. Ces études sont en très faible nombre aujourd'hui et consistent pour la plupart en une mise en évidence de mouvements accrus d'individus ou de propagules via ces corridors. Notre étude met en évidence que ce mouvement accru n'a pas forcément de répercussions positives sur les populations. Nous soulignons donc qu'il existe un décalage important entre la connaissance scientifique réelle concernant le rôle de ces linéaires dans les paysages et la façon dont ils ont été appréhendés par les gestionnaires de l'environnement.

### III. LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

#### ARTICLES SCIENTIFIQUES PUBLIES, SOUS PRESSE, SOUMIS ET EN PREPARATION

- Avon, C., Bergès L., Martin, H., Dupouey J.L. (en projet). Role of the composition and structure of the surrounding landscape on plant species occurrence and functional groups richness in forests at a regional scale.
- Avon, C., Bergès L., Dupouey J.L. (en projet). Respective influence of local, spatial and landscape factors on forest plant composition using forest inventory data.
- Avon, C., Bergès L., Martin, H., Dupouey J.L. (en projet). Influence of past land use and past landscape context on the present forest plant biodiversity: a case study in Northern France.
- Bas Y., Jiguet F. (en préparation). Hedgerows influence woodland birds community dynamics but do not favour their conservation.
- Pellissier V., Dupouey J.L., Bergès L. (en préparation). Very long-distance edge effect restricts a large number of plant species to core forest area. Revue ciblée : *Global Ecology and Biogeography*.
- Pellissier V., Dupouey J.L., Bergès L. (en projet). The spatial structure of forest plants at a national scale: the effect of the forest patch size, distance to the external forest edge and distance to the nearest large forest patch.

#### ARTICLES DE VULGARISATION PUBLIES, SOUS PRESSE, SOUMIS ET EN PREPARATION.

- 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.
- Boureau J.G., Foyer-Bénos C., Lucas S., 2005. Le paysage forestier vu du ciel. *L'IF*, 10 (Document téléchargeable sur <http://www.ifn.fr>).

#### PARTICIPATIONS AUX COLLOQUES NATIONAUX OU INTERNATIONAUX (COMMUNICATION ORALE ET POSTER).

- Avon C., Bergès L., Dumas Y., Dupouey J.L., 2007. Rôle des routes forestières sur la flore : effet de la distance à la lisière routière sur la diversité floristique de peuplements de chênes en forêt de plaine. Communication orale, *Colloque Le paysage à l'interface des activités agricoles et forestières, 4<sup>èmes</sup> journées de l'Association Française d'Écologie du Paysage*. Toulouse, IALE France, 20-23 novembre 2007.
- Boureau J.-G., Barnérias C., Cluzeau C., Le Helloco B., Nedeltcheva T., Avon C., Bergès L., Bas Y., Jiguet F., Dupouey J.L., Granier E., 2007. Influence de la composition et de la structure des masses forestières sur la biodiversité : le projet Corylus. Communication orale, *Colloque Le paysage à l'interface des activités agricoles et forestières, 4<sup>èmes</sup> journées de l'Association Française d'Écologie du Paysage*. Toulouse, IALE France, 20-23 novembre 2007.
- Boureau J.-G., 2006. The French National Forest Inventory. A valuable information system for studying biodiversity and landscape changes. Communication orale, *Understanding biodiversity loss. A workshop on forest fragmentation in South America*. International Association for Landscape Ecology, 26-30/6/2006, Bariloche, Argentine.
- Dupouey J.L., 2007. Influence du changement climatique sur la place et les fonctions environnementales de la forêt dans les paysages. Communication orale, *forum avec les Professionnels, La forêt dans les paysages et les territoires de demain* dans le cadre du *Colloque Le paysage à l'interface des activités agricoles et forestières, 4<sup>èmes</sup> journées de l'Association Française d'Écologie du Paysage*. Toulouse, IALE France, 21 novembre 2007.

#### RAPPORTS DE FIN D'ETUDE (MEMOIRES DE MASTER, THESEES...).

- Bas Y., 2009. Décomposition des effets des changements des paysages et des pratiques d'exploitation sur la biodiversité des milieux agricoles et forestiers. Thèse de doctorat, Paris, Université Pierre et Marie Curie, 152 p.

## Projet Corylus

- Etienne C., 2008. Milieu et réorganisation territoriale des activités agricoles à long terme dans le bassin versant du Madon : 1830-2002. Deux siècles de dynamique agraire. Rapport de Master 2 GGC, Nancy, INRA-Université de Nancy, 40 p.
- Kartner E., 2009. Analyse des relations entre l'histoire de l'occupation des sols et la biodiversité des forêts actuelles. Rapport de stage de Master 1, Nancy, Université de Nancy, 23 p.
- Le Helloco B., 2007. Construction et analyse d'indicateurs de l'organisation spatiale de la forêt. Mémoire de fin d'études, Ecole Supérieure d'Ingénieurs et de Techniciens pour l'Agriculture, 80 p.

### **AUTRES**

- Dupouey J.L., Cosserat R., Bachacou J., Favre C., 2008. Géoréférencement des minutes de la carte d'État-major au 1 : 40 000. Rapport d'étape basé sur l'étude de 24 feuilles, Nancy, INRA-IGN, 10 p.



## 2 RESUMES

---

### RESUME

Enjeux et objectifs - Par l'augmentation de sa surface depuis près de 200 ans, la forêt joue un rôle de plus en plus fort dans l'évolution constante des paysages français. Malgré de nombreux travaux sur le lien entre l'organisation spatiale des forêts au sein de cette matrice et la biodiversité de différents taxons, encore peu d'études ont étudié l'impact de cette organisation sur la biodiversité intra-forestière. Ce projet aborde l'influence de la structure spatiale et de la composition des masses forestières sur la diversité de la végétation et de l'avifaune forestières à une large échelle (France entière pour l'avifaune et moitié Nord de la France pour la flore). Il s'appuie sur le réseau de placettes de l'IFN pour la flore et le réseau STOC pour les oiseaux. Les indices paysagers ont été obtenus à partir des fonds cartographiques de l'IFN et par photo-interprétation d'images aériennes de la BD-Ortho.

Questions - (1) Les plantes forestières présentent-elles une structure spatiale de l'extérieur vers l'intérieur des massifs ? Quelle est la portée de cet effet "lisière" ? (2) Comment les structures forestières ont-elles évolué depuis 1830 ? (3) Quelle est l'influence de la structure et de la composition de la mosaïque des habitats intra et extra-forestiers sur la flore forestière ? Quelle est la part expliquée par le paysage par rapport aux facteurs locaux ? Comment varie la magnitude des effets paysagers selon l'échelle d'analyse du paysage ? (4) Les haies reliant les taches forestières ont-elles un effet bénéfique sur les oiseaux forestiers en jouant le rôle de corridor écologique et contrebalançant les effets délétères de la fragmentation ?

Résultats - (1) Plus de 100 espèces de plantes parmi les plus fréquentes des massifs forestiers du Nord de la France répondent négativement ou positivement à la distance à la lisière externe du massif. La portée de l'effet "lisière" dépasse souvent 1200 m. Ces portées élevées ne sont pas uniquement le reflet de gradients abiotiques mais pourraient être liées à un déplacement de la lisière au cours du temps. Ce déplacement a été trop rapide pour être suivi par ces espèces à faible capacité de dispersion.

(2) La proportion de forêts pour la Lorraine passe de 29,6% en 1830 à 34,9% en 2000, soit une hausse de 18% en 170 ans. Ce taux d'augmentation de la surface forestière est beaucoup plus faible que la moyenne obtenue d'après les documents d'archives à l'échelle nationale. La proportion de forêts anciennes varie selon le type de propriété : 90% en domanial, 88% en communal et seulement 49% en forêt privée. Le pourcentage de la surface actuelle connectée à un massif de forêt ancienne est de 87%. L'augmentation s'est donc faite surtout par mouvement des lisières vers l'extérieur des massifs anciens.

(3) La part de variation de la composition floristique expliquée par le paysage est 4 à 5 fois inférieure à celle liée aux facteurs locaux (station, peuplement forestier). La flore répond à trois principaux gradients paysagers : le premier oppose des communautés de lisière aux communautés de cœur de massif (déjà identifié ci-dessus), le second est lié à la quantité de coupes et de peuplements jeunes (<30 ans) dans le paysage ; le troisième oppose les paysages à base de feuillus et de résineux. Les routes ont en revanche un faible impact sur la flore, et plus souvent un effet positif que négatif. Enfin, la magnitude de l'effet des indices paysagers augmente avec le rayon de mesure du paysage.

(4) Contrairement à notre hypothèse, à quantité de forêt et à isolement donnés, la densité de haies a un effet significativement positif sur les taux d'extinction et de colonisation au sein des communautés d'oiseaux. Une part limitée d'oiseaux spécialistes bénéficie des haies dans les milieux agricoles et des clairières dans les forêts.

Implications pour la gestion - Les résultats obtenus soulignent l'intérêt pour les aménagistes d'établir des cartes de zones de cœur *versus* de zones de périphérie de massif. Ils mettent aussi en avant l'importance pour la gestion de la biodiversité de distinguer les forêts anciennes des forêts récentes dans le paysage actuel. Le poids beaucoup plus faible du paysage par rapport au local pour la flore signifie que la gestion doit d'abord s'attacher à gérer à l'échelle de la parcelle ou du peuplement ; malgré cela, le fait que le paysage ait un effet plus fort sur une grande qu'un petit buffer souligne la nécessité de raisonner les choix de gestion à l'échelle des territoires. A ce titre, il est intéressant de maintenir une part importante de milieux ouverts et jeunes dans le paysage, mais il n'est pas indispensable de toujours façonner des paysages hétérogènes mixant peuplements feuillus et résineux ; de plus, la densification du réseau de desserte ne semblerait pas produire d'effets néfastes sur la flore. Enfin, les résultats sur l'avifaune remettent en question l'importance des haies et, plus généralement, des structures de type corridor, pour l'amélioration de l'état des populations d'oiseaux forestiers.

## MOTS CLES

biodiversité, végétation, avifaune, trait de vie, paysage, étude à grande échelle, histoire, connectivité, morcellement, mosaïque paysagère, effet lisière, route, gestion forestière, conservation de la nature, base de données, inventaire forestier national

---

## ABSTRACT

Context and objectives - French landscapes are marked by a continuous increase in forest cover for the last two hundred years (from 15 to 30% of the surface area of France). For some biota, such as plant species, very few studies dealt with the impact of spatial structure of woodlands on biodiversity patterns. This project planned to analyze such relationships between plant and bird species diversity and spatial structure of woodlands. In order to be able to separate between local (soil, climate, stand type) and landscape effects, and to get enough statistical replicates of different landscape configurations, we worked with the National Forest Inventory (NFI) data gathered over all Northern France for plants, and with the entire French STOC network for birds. Landscape indices were measured or calculated from aerial photo-interpretation and existing national forest maps.

Questions - (1) Do forest plant species display specific patterns of presence according to the distance to the external forest edge? What is the maximum range of this "edge effect"? (2) How did forest spatial organization changed since the beginning of the XIX<sup>th</sup> century? (3) What is the influence of the structure and composition of the surrounding forest habitats on the local flora? What are the respective proportions of plant composition variation explained by local factors *versus* landscape features? Does the magnitude of landscape effects vary according to the scale of measurement? (4) Have hedgerows connecting woodland patches a beneficial role on forest bird species, because they would act as corridors and counteract the detrimental effects of forest fragmentation?

Results - (1) More than 100 plant species, among the most common species in French forests, showed a significant positive or negative response to edge distance. The depth of edge influence often extended over 1200 m. The depth of edge influence is not only due to abiotic effects (light, humidity, soil nutrient richness) but could also be linked to movement of the forest edges during the past. Forest species migration could not track the change in the position of forest edges.

(2) Forest area in Lorraine increased from 29.6% in 1830 to 34.9% in 2000, i.e. a 18% increase over 170 years. This increase rate was much lower than the national average previously estimated from ancient inventories. The proportion of ancient woodlands varied a lot according to land owner: 90% in state forests, 88% in communal forests and 49% only in private forests. The proportion of recent forests connected to ancient woodlands was high (87%). This confirms that the increase in forest cover mainly resulted in a centrifuge movement of edges towards the exterior of woodland patches.

(3) The part of variation in vegetation composition explained by landscape variables was 4 to 5 times less than by the part explained by local factors (soil, climate and stand type). Vegetation responded to three main landscape gradients: the first one was the distance to the external forest edge, the second was the proportion of cuttings and young stands (<30 years) at the landscape scale and the third was the balance between broadleaves and coniferous stands at the landscape scale. In addition, road density had a limited impact of plants and was more frequently positive than negative. Finally, the magnitude of the landscape influence increased with increasing buffer size.

(4) Contrary to our initial hypothesis, when controlling for forest cover and isolation, hedgerow density had a positive and significant effect on the extinction and colonization rates of bird communities. A limited number of specialized bird species benefited from hedgerows in agricultural landscapes and from open areas within forests.

Consequences for forest management - Our results suggest that forest and biodiversity managers should map central *versus* peripheral zones within woodlands. These results also underline the need to distinguish between ancient and recent woodlands in the present landscape, according to past land use maps. Moreover, the fact that landscape factors explained much less floristic variation compared to local factors imply that forest managers should concentrate their effort for biodiversity on stand management; but in contradiction with this recommendation, the fact that landscape influence increased with the scale of measurement underlines the need for management planning at large scale. Indeed, it is interesting to maintain a large part of open and young mediums in the landscape, but it is not essential to favour heterogeneous landscapes mixing broadleaves and coniferous stands everywhere; moreover, our results did not support the hypothesis that road network

## Projet Corylus

densification would negatively impact on forest plants. Lastly, results about birds question the role of hedgerows, and more generally corridors, as an efficient tool to improve forest bird populations.

### **KEY WORDS**

biodiversity, vegetation, bird, life-history trait, landscape, large scale study, land-use change history, connectivity, fragmentation, landscape mosaic, edge effect, road, forest management, nature conservation, database, national forest inventory.

## 3 RAPPORT SCIENTIFIQUE

### 3.1 Rappel succinct des objectifs

Notre projet se proposait d'étudier les relations entre structure spatiale des masses forestières et diversité de deux groupes taxonomiques, la végétation (végétaux vasculaires) et l'avifaune au travers des données collectées dans deux grands réseaux d'observation de l'environnement, le réseau des placettes IFN et le réseau STOC, respectivement. L'analyse des relations entre la biodiversité et les structures paysagères a été menée à deux niveaux distincts. D'une part, nous avons étudié le rôle de la structure spatiale des masses forestières (taille des massifs, distance à la lisière, fragmentation) sur la biodiversité des relevés. D'autre part, l'impact de la structure et la composition de la mosaïque "intra-forestières", c'est-à-dire la taille, le nombre et la répartition spatiale des différents types de peuplement forestiers (stade successional, essence, structure) et la proximité aux voies de circulation a aussi été abordé. La caractérisation de la structure et de la composition du paysage environnant a été réalisée à partir de deux types de données : la photo-interprétation du paysage environnant les relevés et la carte numérique de répartition des masses forestières de l'IFN.

Le projet était organisé en 4 tâches :

- Tâche 1 : *Calculs d'indices de structure spatiale des masses forestières (responsabilité : IFN)*

Cette tâche a été divisée en deux sous-tâches, l'une correspondant aux travaux de photo-interprétation, l'autre aux calculs d'indices spatiaux sous SIG. Cette tâche ne faisant pas mention de résultats a été mise en annexe du rapport scientifique (cf. Annexe 1).

- Tâche 2 : *Etude des déterminants paysagers de la végétation forestière (responsabilité : INRA & Cemagref)*

Tâche 2.1 : Distribution des espèces forestières en fonction de la distance à la lisière externe et à la taille du massif : les espèces de cœur sont limitées par une très longue portée d'effet lisière (Article 1 modifié)

Tâche 2.2 : Effet de l'isolement des massifs sur la biodiversité floristique à large échelle

Tâche 2.3 : Changement des structures forestières depuis 1830

Tâche 2.4 : Rôle de la mosaïque intra-forestière sur la biodiversité floristique

- Tâche 3 : *Etude des déterminants paysagers de l'avifaune (responsabilité : MNHN)*

Tâche 3.1 : Rôle de la densité de haies sur les oiseaux forestiers à l'échelle de la France entière hors zone alpine et méditerranéenne à partir des points du réseau STOC (Article 2)

Tâche 3.2 : Influence de la composition de la mosaïque des habitats intra-forestiers sur les oiseaux forestiers à l'échelle de la France entière hors zone alpine et méditerranéenne

- Tâche 4 : *Comparaison des déterminants paysagers de la végétation et de l'avifaune (responsabilité : ensemble des participants)*

Cette tâche n'a pas pu être abordée.

## **3.2 Etude des déterminants paysagers de la végétation forestière**

### **3.2.1 Distribution des espèces forestières en fonction de la distance à la lisière externe et de la taille du massif : les espèces de cœur sont limitées par une très longue portée d'effet lisière**

#### **3.2.1.1 Introduction**

Au cours des dernières décennies, la taille de l'habitat et la distance à la lisière ont été considérées comme des facteurs clés expliquant les patrons de distribution des espèces et les processus écologiques à l'échelle du paysage. Récemment, plusieurs travaux de synthèse ont fourni des modèles conceptuels pour ces deux effets "lisière" et "taille des taches" (Cadenasso *et al.*, 2003, Ries *et al.*, 2004, Fletcher *et al.*, 2007). Ils précisent les processus directs et indirects par lesquels la distribution des organismes est influencée par ces deux composantes essentielles du paysage.

Les lisières forestières sont des "zones tampons", où l'habitat forestier et la matrice environnante interagissent. Selon Ries *et al.* (2004), les processus écologiques sont directement touchés par l'altération des flux biotiques et abiotiques (flux d'énergie, de matière et d'organismes), ce qui conduit à des changements de distribution spatiale des ressources et à une modification des interactions entre espèces – via la concurrence ou la prédation (Marchand et Houle, 2006). L'influence de la lisière, c'est-à-dire l'effet des processus qui se produisent à la lisière et se traduisent par des différences sur la composition, la structure ou les fonctions de l'écosystème, nous permet de définir une profondeur d'effet lisière (PEL ou en anglais DEI : "depth of edge influence"). La PEL se définit comme la distance depuis la lisière vers l'intérieur de l'habitat adjacent où un effet lisière est perceptible (Harper *et al.*, 2005). Selon les variables (biotiques ou abiotiques), cet effet lisière porte en forêt sur quelques mètres et jusqu'à quelques centaines de mètres (Harper *et al.* 2005, Broadbent *et al.*, 2008). Il détermine directement la zone de cœur forestière ou l'habitat d'intérieur forestier, qui est en général la zone de plus fort intérêt patrimonial (Laurance, 2000). Par conséquent, la détermination précise de la portée maximale de cet effet lisière est un enjeu important pour la conservation de la biodiversité (Honnay *et al.*, 2002).

Les effets de changements de taille des massifs forestiers ont été explorés la plupart du temps dans un contexte de fragmentation des milieux. La surface des taches est l'un des déterminants majeurs du maintien des populations dans les paysages fortement fragmentés (Ewers et Didham, 2007). La diminution de la taille des îlots forestiers conduit en général à une réduction de la quantité et/ou de la diversité des ressources et influence les taux de migration des individus (Fletcher *et al.*, 2007). Ces effets directs peuvent avoir ensuite des effets indirects sur les interactions entre les espèces et la distribution spatiale des ressources. De nombreuses plantes, principalement des espèces vivaces, zoochores et des espèces de forêts anciennes sont sensibles à la taille de la tache forestière, c'est à dire qu'elles sont moins fréquentes, ou diminuent en abondance, lorsque la taille de la tache diminue (Grashof Bokdam, 1997, Jacquemyn *et al.*, 2001, Ehrlén et Dupré, 2002, Petit *et al.*, 2004).

Bien qu'il soit admis que la lisière et la taille de la tache ont des effets directs distincts sur les processus écologiques (Fletcher *et al.*, 2007), ces deux paramètres ont tendance à varier ensemble au sein des paysages : en effet, la densité de lisière par unité de surface, ou le ratio entre quantité de lisière et surface de la tache, augmente au fur et à mesure que la taille de la tache diminue. La plupart des travaux qui ont testé l'influence de la distance à la lisière et de la taille des taches sur divers taxons ont souvent confondu les deux effets à tel point que de nombreux effets lisière ont été attribués à tort à un effet taille (Fletcher *et al.*, 2007). Quelques études ont cependant bien pris en compte l'effet conjoint de la distance à la lisière et de la taille de la tache sur les plantes (Laurance *et al.*, 1998, Kiviniemi et Eriksson, 2002, Guirado *et al.*, 2006, Ewers *et al.*, 2007), et la synthèse de Fletcher *et al.* (2007) indique que la lisière a globalement plus d'influence que la taille de la tache.

La préférence des espèces pour les lisières forestières est assez bien connue : c'est un des traits d'histoire de vie disponibles au niveau des flores régionales ou nationales (*cf.* Rameau *et al.*, 1989) et des bases de données sur les traits de vie (*cf.* Bioflor, Kühn *et al.*, 2004). Toutefois, le fait que certaines espèces préfèrent l'intérieur forestier, évitent les lisières et/ou sont sensibles à la baisse de la

## Projet Corylus

surface des massifs est une notion plus récente qui a été principalement développée chez les oiseaux, où cette préférence pour l'intérieur forestier a été proposée ou testée (Villard, 1998). À notre connaissance, aucune liste de plantes d'intérieur forestier ou sensibles à la surface du massif n'a été clairement établie à l'heure actuelle pour les forêts tempérées européennes. Seuls Casenave *et al.* (1995) ont identifié en forêt d'Argentine quatre espèces ligneuses d'intérieur forestier sur 23 espèces analysées. Une autre étude a utilisé une classification *a priori* pour les plantes forestières, mais n'a pas testé sa validité sur la répartition observée de ces espèces (Yamaura *et al.*, 2008).

Enfin, le lien entre l'histoire de l'utilisation des terres et la profondeur de l'effet lisière n'a, à notre connaissance, jamais été exploré. Pourtant, étant donné que la surface forestière française est passée de 9 à 15,7 millions d'hectares entre 1840 et 2005 (Mather *et al.*, 1999), la plupart des lisières ont pu se déplacer au cours de cette période de plusieurs centaines de mètres à la périphérie des anciens massifs. Plusieurs travaux menés en forêts tempérées ont démontré que le fort impact du mode d'utilisation passée des terres sur les sols forestiers et les communautés végétales (Dupouey *et al.* 2002, Bellemare *et al.*, 2002, Verheyen *et al.*, 2003, Graae *et al.*, 2004, Flinn et Vellend, 2005, Dambrine *et al.*, 2007, Svenning *et al.*, 2009). Cela a conduit à différencier les forêts anciennes des forêts récentes, en particulier en Europe et en Amérique du Nord. En outre, la colonisation de nombreuses espèces végétales est reconnue comme limitée par la dispersion dans les zones périphériques des îlots forestiers (Brunet *et al.*, 2000, Ehrlén et Eriksson, 2000), en particulier celles des espèces forestières anciennes (Hermy *et al.*, 1999, Verheyen *et al.* 2006, Hermy et Verheyen, 2007). En conséquence, puisque les lisières forestières ont bougé au cours du temps en raison des changements d'utilisation des terres, nous suspectons que la profondeur de l'influence de lisière pourrait être beaucoup plus élevée que prévu et s'interpréter en partie comme la persistance à long terme du mode d'occupation passée (Hermy et Verheyen, 2007). Corrélativement, nous posons l'hypothèse que les espèces de cœur seraient majoritairement des espèces de forêts anciennes.

Les objectifs de cette étude sont donc :

- (1) de déterminer les rôles respectifs de la distance à la lisière et de la taille du massif sur les espèces végétales forestières ainsi que l'interaction possible entre ces deux effets (Ewers *et al.*, 2007) ;
- (2) de fournir une liste d'espèces de cœur et de lisière et une liste d'espèces préférant les petits et les grands massifs ;
- (3) d'évaluer la profondeur de l'effet lisière (PEL) ;
- (4) d'examiner la cohérence de la réponse à la distance à la lisière et à la taille du massif ;
- (5) de déterminer quels traits d'histoire de vie discriminent les espèces forestières de cœur et de lisière.

A partir des données d'inventaire de l'IFN, nous avons exploré de très larges gradients de distance à la lisière et de taille des massifs, ce qui autorise un certain niveau de généralisation. De plus, comme recommandé par Fletcher *et al.* (2007), notre plan d'échantillonnage a cherché à croiser de manière aussi complète que possible distance à la lisière et taille du massif afin de décorréler du mieux possible les deux effets.

### 3.2.1.2 Matériels et méthodes

#### 3.2.1.2.1 Les données IFN

Les données de cette étude proviennent de l'Inventaire Forestier National. Jusqu'à 2004, des campagnes de terrains étaient réalisées tous les 10 à 12 ans dans chaque département avec 700 à 1500 points visités. Les relevés des 43 départements de la moitié nord de la France ont été examinés (38751 points dans 10131 massifs, Figure 1). Les points étaient situés dans 133 écorégions définies par l'IFN. La composition floristique a été relevée dans des placettes circulaires de 700 m<sup>2</sup> autour de chaque point. La nomenclature utilisée est celle de Kerguelen (1999).

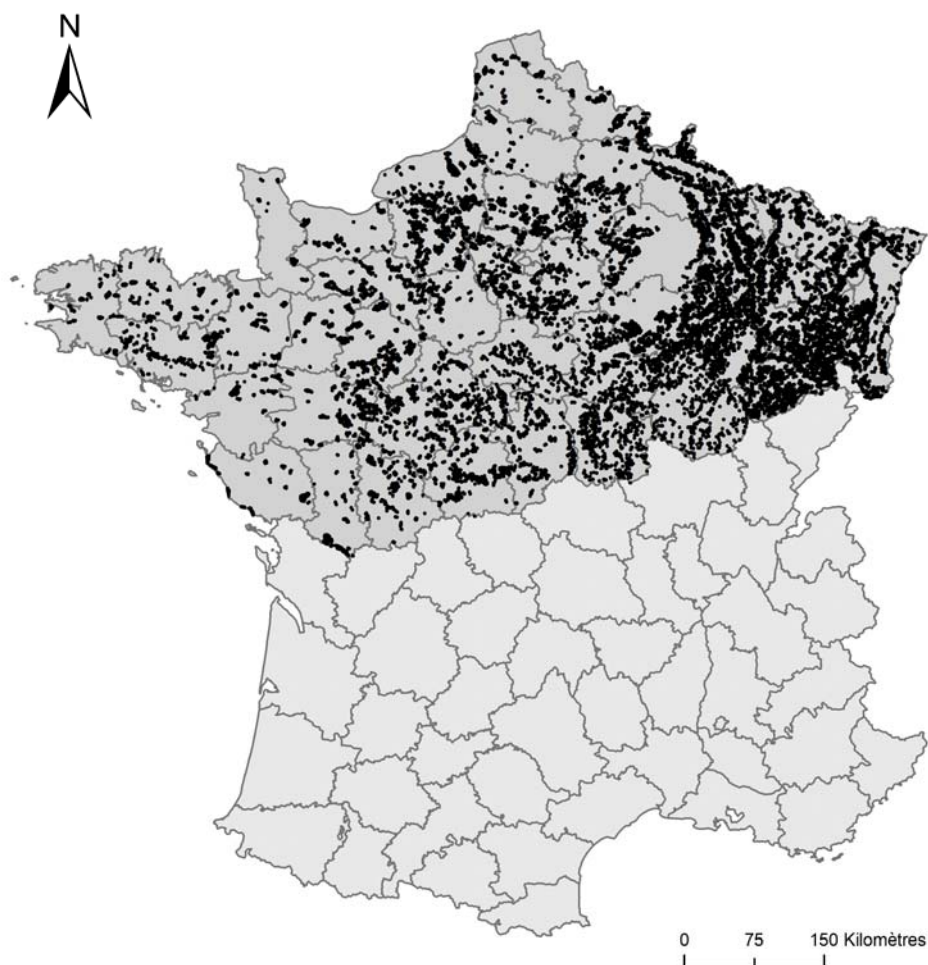


Figure 1. Localisation des 1989 relevés IFN utilisés dans la moitié Nord de la France.

### 3.2.1.2.1.1 Données locales

Nous avons sélectionné un nombre limité de variables climatiques, édaphiques et dendrométriques, disponibles dans le jeu de données IFN et qui permettent de caractériser assez précisément la qualité de l'habitat local (Tableau 1). Comme la qualité de l'habitat peut varier le long du gradient de distance à la lisière extérieure du massif forestier et entre massifs, nous avons testé l'influence du paysage sur la distribution des espèces tout en contrôlant statistiquement la qualité locale de l'habitat. Cette approche nous a permis d'identifier un effet du paysage sur la distribution des espèces, indépendamment des différences locales d'habitat (types de station et de peuplement).

Ellenberg *et al.* (1992) et Gégout *et al.* (2003) ont défini un ensemble de valeurs indicatrices pour les plantes (en Europe et en France respectivement). La valeur indicatrice d'une espèce donnée correspond à son optimum de fréquence ou d'abondance le long d'un gradient environnemental. Les valeurs indicatrices moyennes sont largement utilisées comme indicateurs des conditions abiotiques (Diekmann, 2003). Nous avons sélectionné la valeur indicatrice L d'Ellenberg pour la lumière et les valeurs indicatrices pour le pH et le C/N de Gégout *et al.* (2003). Suivant la méthode de calibration d'Ellenberg *et al.* (1992), une valeur indicatrice moyenne a été calculée pour chaque point à partir de la moyenne arithmétique des valeurs indicatrices des espèces présentes sur chaque relevé.

L'altitude (ALTI, en mètres) et la position du point sur un gradient topographique (TOPO : indice dépendant du bilan des flux latéraux en eau entrant et sortant, Bergès et Balandier, 2010) ont été déterminés.

## Projet Corylus

Tableau 1. Statistiques élémentaires des variables paysagères, climatiques, édaphiques et dendrométriques. Les données climatiques sont des valeurs moyennes établies sur la période [1961-1990].

Nom de la variable	Code	Type	Moyenne ± écart-type [min - max]
Distance à la lisière (m)	DIST	Continue	292 ± 254 m [3-1096]
Taille du massif (ha)	SURF	Continue	* 13.8·10 <sup>4</sup> ± 26.8·10 <sup>4</sup> [325-1.10 <sup>5</sup> ] ** 1970 ± 4789
Date du relevé (numéro du mois)	DATE	Continue	1-12
Moyenne annuelle des températures mensuelles maximales (°C)	TMAX	Continue	14.5 ± 1.0 [9.3-17.2]
Moyenne annuelle des températures mensuelles minimales (°C)	TMIN	Continue	5.3 ± 0.9 [2.6-8.8]
Précipitations annuelles (mm)	PREC	Continue	861 ± 200 [380-2356]
Nombre annuel de jours de gel	GEL	Continue	70.0 ± 18.9 [7.8-121.5]
Altitude	ALTI	Continue	229 ± 137 m [0-1205]
Topographie	TOPO	Continue	0 - 9
Valeur indicatrice moyenne pour le pH	pH	Continue	5.2 ± 1.1 [3.0-8.5]
Valeur indicatrice moyenne pour le C/N	C/N	Continue	16.8 ± 6.9 [7-50]
Valeur indicatrice moyenne pour la lumière	L	Continue	5.1 ± 0.7 [1-8]
Valeur indicatrice moyenne pour l'humidité du sol	F	Continue	5.0 ± 0.6 [1-9]
Profondeur d'apparition du pseudogley (dm)	DHYDRO	Continue	0 - 10
Profondeur d'effervescence à HCl (si présent) (dm)	DCACO3	Continue	0 - 10
Composition en essences	COMP	Facteur	0 : pas de végétation ligneuse 1 : feuillue 2 : résineux 3 : majoritairement feuillus 4 : majoritairement résineux
Couvert de la canopée (%)	COUV	Continue	0 - 100
Structure du peuplement	STRUC	Facteur	1 : futaie régulière 2 : futaie irrégulière 3 : mélange futaie et taillis 4 : taillis
Propriété foncière	PROP	Facteur	1 : forêt domaniale 2 : forêt des collectivités 4 : forêt privée

\* : taille moyenne des taches calculée à l'échelle des points (n=19989 points).

\*\* : taille moyenne des taches calculée à l'échelle des taches (n=1801 taches).

Nous avons utilisé des données climatiques disponibles sur une grille de 1 km<sup>2</sup> pour les interpoler avec les coordonnées géographiques des points. Les variables climatiques sur la période 1961-1990 sont celles du modèle Aurelhy de Météo France (Bénichou et Le Breton, 1987) : somme annuelle des précipitations (PREC) et nombre annuel de jours de gel (GEL) et moyenne annuelle des températures mensuelles maximales et minimales (TMIN et TMAX).

Nous avons exploité certaines caractéristiques du sol mesurées sur chaque point IFN complémentaires ou partiellement redondantes avec les valeurs indicatrices : profondeur d'effervescence à HCl de la fraction fine du sol (PCACO3) et profondeur d'hydromorphie temporaire (PPSEUDO).

Les caractéristiques du peuplement forestier ont été collectées sur des buffers circulaires de 25 m de rayon autour de chaque point, soit 1964 m<sup>2</sup> : la composition en essence (COMP), le couvert arboré total (COUV), le type de structure forestière (STRUC) et le type de propriété foncier (PROP).

Puisque la phénologie de la plante est un facteur important et que les relevés végétaux ont été effectués toute l'année, le mois du relevé (DATE) a également été inclus dans l'analyse.

### 3.2.1.2.1.2 Données paysagères

La distance entre chaque point et la lisière extérieure (DIST), ainsi que la surface du massif contenant le point (SURF) ont été calculées sous SIG en utilisant les fonds cartographiques de l'IFN. Quatre massifs avaient une surface supérieure à 100000 ha (227439, 230939, 313614 et 322527 ha) et contenaient 4302 points. Pour permettre un meilleur ajustement des modèles pour ces surfaces importantes, nous avons attribué une valeur unique de 100000 ha à ces quatre massifs.



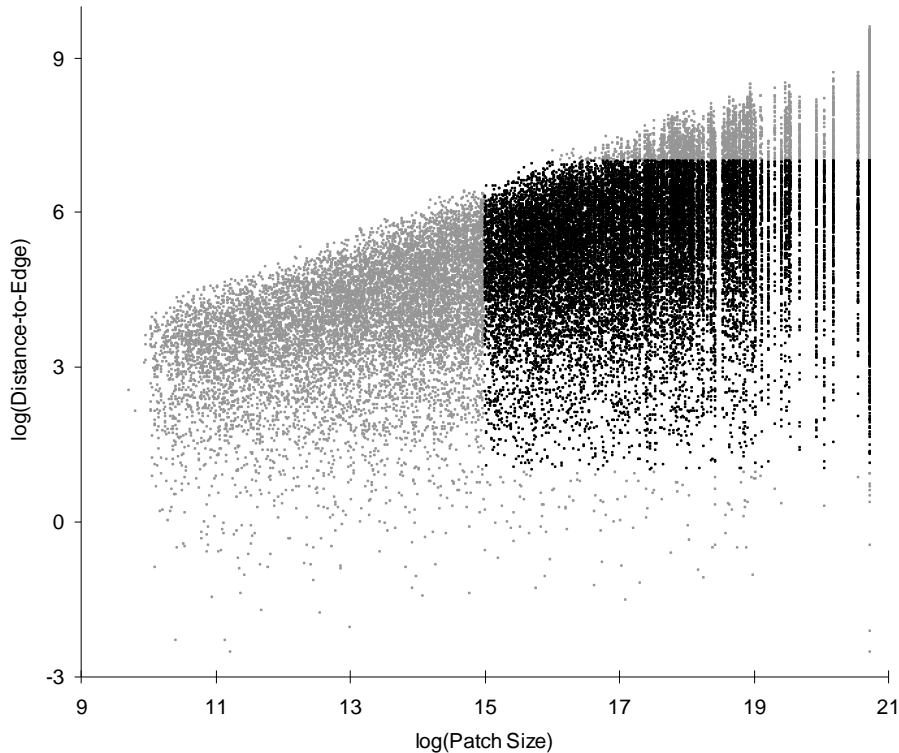


Figure 2. Elaboration du plan d'échantillonnage à deux facteurs croissant distance à la lisière et taille du massif forestier. Les points conservés dans l'analyse sont en noir et les points non retenus en gris.

Le jeu de données initial contenait 7396 points plus proche d'un trou interne au massif que de la lisière externe. La taille du trou le plus proche variait de 0,4 à 13720 ha et il aurait été nécessaire de considérer un trou de grande taille comme une lisière. Malheureusement, comme nous ne connaissions pas la taille du trou le plus proche, tous ces points ont été supprimés.

Afin d'éviter de confondre les effets de la distance à la lisière et de la surface du massif, nous avons cherché à obtenir un plan factoriel croisé quasi-complet et le moins déséquilibré possible en sélectionnant un sous-échantillon de points (Figure 2). Cette étape a fait passer le coefficient de détermination entre ces deux variables de  $r^2=0,5$  à  $r^2=0,13$ . Ainsi, le jeu de données final contient 19989 points répartis dans 1801 massifs. La distance à la lisière varie de 3 à 1096 m et la surface du massif de 327 à 100000 ha.

### 3.2.1.2.2 Analyses statistiques

#### 3.2.1.2.2.1 **Sélection des modèles**

La réponse de chaque espèce aux variables locales et paysagères (*i.e.* la probabilité de présence) a été modélisée au moyen d'une régression logistique linéaire (eq. 1).

$$\text{logit}(p_i) = \log\left(\frac{p_i}{1 - p_i}\right) = \alpha + \beta_i \cdot X_i + \varepsilon_i \quad (\text{eq.1})$$

Afin d'éviter une sur-paramétrisation du modèle, seules les espèces présentes dans plus de 100 points ont été analysées, soit 214 espèces sur les 645 plantes répertoriées.

Comme la distribution spatiale des espèces dans l'aire d'étude n'était pas homogène, des biais géographiques pouvaient apparaître lors de l'analyse des relations espèces-environnement. Nous avons évité ce problème en définissant une sous-zone propre à chaque espèce qui correspond grossièrement à l'enveloppe de distribution de l'espèce sur l'ensemble de la zone d'étude. Pour cela, nous avons

## Projet Corylus

conservé les écorégions où l'espèce était présente au moins une fois (c'est-à-dire dans un relevé IFN). La taille des échantillons de ces sous-zones varie de 2045 à 19898 points.

Huit modèles alternatifs de réponse des espèces aux variables locales et paysagères ont été comparés. Ces modèles incluent systématiquement toutes les variables locales listées plus haut (Tableau 1). Les différents modèles varient selon trois critères : (1) la distance à la lisière est incluse sous une forme simple ou quadratique ; (2) la taille du massif est toujours incluse sous une forme simple et (3) les variables incluses sont : les variables locales seules (eq. 2), une seule variable paysagère (eq. 3, 4 et 5), les deux variables sous une forme additive sans interaction (eq. 6 et 7) ou une forme additive avec interaction (eq. 8 et 9).

Nous avons comparé les modèles entre eux en utilisant le critère d'information d'Akaike modifié AICc (Burnam et Anderson, 2002). Le modèle le plus parcimonieux a été choisi selon la règle suivante : le modèle avec l'AICc le plus faible était choisi, sauf si un modèle emboîté plus simple avait un AICc de moins de 5 points supérieur. Dans ce cas, le modèle plus simple a été sélectionné.

$$\text{logit}(p_i) = \omega + \varepsilon \quad (\text{eq. 2})$$

$$\text{logit}(p_i) = \log(\text{SURF}) + \omega + \varepsilon \quad (\text{eq. 3})$$

$$\text{logit}(p_i) = \log(\text{DIST}) + \omega + \varepsilon \quad (\text{eq. 4})$$

$$\text{logit}(p_i) = \log(\text{DIST}) + \log(\text{DIST})^2 + \omega + \varepsilon \quad (\text{eq. 5})$$

$$\text{logit}(p_i) = \log(\text{DIST}) + \log(\text{SURF}) + \omega + \varepsilon \quad (\text{eq. 6})$$

$$\text{logit}(p_i) = \log(\text{DIST}) + \log(\text{DIST})^2 + \log(\text{SURF}) + \omega + \varepsilon \quad (\text{eq. 7})$$

$$\text{logit}(p_i) = \log(\text{DIST}) + \log(\text{SURF}) + \log(\text{SURF}) * \log(\text{DIST}) + \omega + \varepsilon \quad (\text{eq. 8})$$

$$\text{logit}(p_i) = \log(\text{DIST}) + \log(\text{DIST})^2 + \log(\text{SURF}) + \log(\text{SURF}) * \log(\text{DIST}) + \log(\text{SURF}) * \log(\text{DIST})^2 + \omega + \varepsilon \quad (\text{eq. 9})$$

où :

$$\omega = \text{DATE} + \text{TMAX} + \text{TMAX}^2 + \text{TMIN} + \text{TMIN}^2 + \text{PREC} + \text{PREC}^2 + \text{GEL} + \text{GEL}^2 + \text{ALTI} + \text{TOPO} + \text{pH} + \text{pH}^2 + \text{C/N} + \text{C/N}^2 + \text{L} + \text{L}^2 + \text{F} + \text{F}^2 + \text{DHYDRO} + \text{DCACO3} + \text{COMP} + \text{COUV} + \text{STRUC} + \text{PROP}$$

### 3.2.1.2.2 Détermination de la profondeur de l'influence de la lisière

Pour déterminer la portée de l'effet lisière (PEL), Chen *et al.* (1992) puis Hylander (2005) ont proposé que la portée s'étende jusqu'au point où la réponse atteint une certaine proportion de la variation observée ou prédite le long du gradient considéré (respectivement 67 et 90%). Au-delà du fait que ces seuils sont arbitraires, la profondeur de l'effet dépend fortement de la forme de la réponse et les seuils proposés par Chen *et al.* (1992) et Hylander (2005) ne nous semblent pas appropriés. Plus récemment, Ewers et Didham (2006) ont conseillé d'utiliser les optimums de la dérivée seconde de la courbe de réponse pour définir la portée de l'effet lisière. Néanmoins, après avoir ajusté nos courbes de réponse, nous avons constaté qu'aucune dérivée seconde n'atteignait d'optimum dans le gradient de distance échantillonné (0-1000 m). Nous avons donc décidé d'appliquer une règle différente utilisant la dérivée première de l'équation. Puisque la dérivée première représente la variation instantanée de la fréquence de l'espèce par unité de distance, nous avons considéré que la pente était négligeable dès lors qu'elle atteignait 10% de la pente moyenne calculée sur l'ensemble du gradient. Cependant, pour pouvoir comparer les espèces entre elles, le seuil devait être une valeur absolue. Nous avons calculé la pente moyenne de chaque espèce puis calculé la médiane et la moyenne de ces valeurs (resp.  $6,4 \cdot 10^{-5}$  et  $1,1 \cdot 10^{-4} p_i \cdot m^{-1}$ ). Le seuil choisi pour définir la PEL a été fixé à  $1 \cdot 10^{-5} p_i \cdot m^{-1}$ , soit 10% de la moyenne.

Pour les espèces ayant une réponse quadratique à la distance (eq. 5, 7 et 9), les espèces présentent un optimum (*i.e.* une fréquence maximale ou minimale le long du gradient de distance). Cette distance correspond à un changement du signe de la dérivée primaire. Pour les modèles incluant les deux variables de paysage (eq. 6 à 9), nous avons calculé la gamme de variation de la PEL en fonction de la taille du massif en utilisant l'équation du modèle et en incrémentant la surface du massif de 327 à 100 000 ha selon 25 valeurs réparties régulièrement.

### 3.2.1.2.3 Parts respectives des effets liés à la lisière et à la taille du massif

Afin de comparer les magnitudes relatives des deux effets paysagers, l'ajustement des modèles a été suivi par une partition de la déviance. Les effets purs et conjoints de la distance à la lisière et de la surface du massif ont été calculés en utilisant les modèles emboîtés appropriés.

### 3.2.1.2.4 Définition des groupes de réponse et concordance de la réponse des espèces à la lisière et à la taille du massif

Tout d'abord, chaque espèce a été affectée à un groupe de réponse à la distance à la lisière (espèce de cœur, de lisière ou neutre). Cinq autres profils ont été définis lorsque le meilleur modèle contenait une interaction (eq. 8 ou 9) : "cœur à lisière" et "lisière à cœur" si l'espèce changeait de comportement lorsque la taille du massif augmentait, et "minimum", "maximum" et "minimum à maximum" si l'espèce présentait un optimum de fréquence le long du gradient.

Ensuite, la concordance des réponses a été synthétisée selon la règle simple proposée par Fletcher *et al.* (2007) : concordance : lisière/petit massif, cœur/grand massif (ainsi que neutre/neutre) ; discordance : lisière/grand massif, cœur/petit massif. Tous les autres cas constituent des réponses de type mixte et les espèces avec des réponses atypiques n'ont pas été classées.

### 3.2.1.2.5 Traits d'histoire de vie

Les espèces ont été classées en fonction des traits d'histoire de vie suivants : préférence pour les forêts anciennes (Hermy *et al.*, 1999), mode de dispersion (Julve, 2009) et forme biologique selon Raunkiaer (1934). Nous avons utilisé des tests exacts de Fisher sur les tables de contingence croisant les traits de vie et les profils de réponse à la distance à la lisière et à la taille du massif.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec R, version 2.8.1 (R Development Core team, 2008).

## 3.2.1.3 Résultats

### 3.2.1.3.1 Réponse des valeurs indicatrices moyennes pour le pH et C/N

Les moyennes des valeurs indicatrices moyennes pour le pH et le C/N ont été calculées en croisant les déciles de distance à la lisière et les quintiles de surface de massif. La valeur indicatrice moyenne de pH décroît avec la distance alors que celle du rapport C/N augmente (Figure 3). Les courbes de variation de pH et de C/N pour les différentes surfaces de massif sont plutôt homothétiques. De plus, les massifs de petite à moyenne surface (< 13765 ha) ont un pH plus élevé (entre  $5,8 \pm 0,9$  et  $5,0 \pm 1,1$ ) et un C/N (entre  $14,2 \pm 5,4$  et  $18,4 \pm 7,2$ ) que les grands massifs (le pH varie entre  $5,4 \pm 1,1$  et  $4,6 \pm 1,1$  et le C/N entre  $15,9 \pm 5,7$  et  $19,7 \pm 6,8$ ).

Ensuite, nous avons calculé pour la composition en essences, la structure et le type foncier les proportions par catégorie pour chaque décile de distance sans décomposer par taille de massif, afin de simplifier la présentation (Figure 4). La futaie régulière augmente en proportion avec la distance à la lisière (de 51 à 63%) tandis que le taillis décroît (de 9 à 3%). Les conifères augmentent légèrement avec la distance à la lisière (de 14 à 18%) alors que les feuillus décroissent légèrement (de 76 à 71%). La proportion de forêts domaniales augmente fortement avec la distance à la lisière (de 14 à 45%) et celle des forêts privées suit la tendance inverse (de 65 à 28 %).

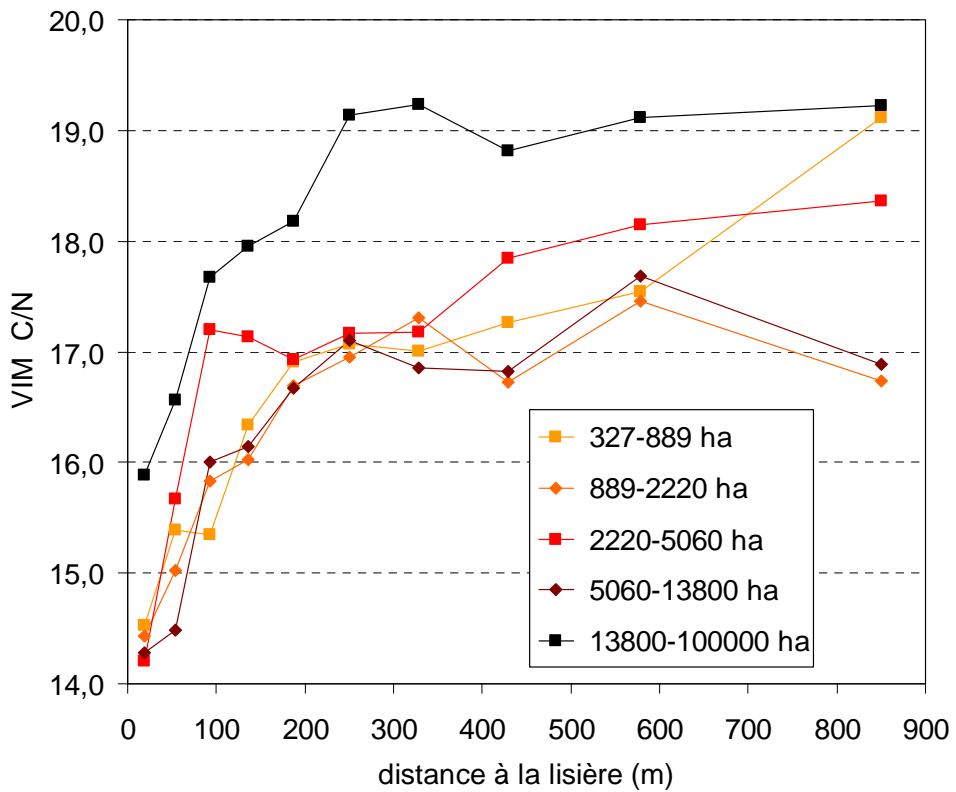
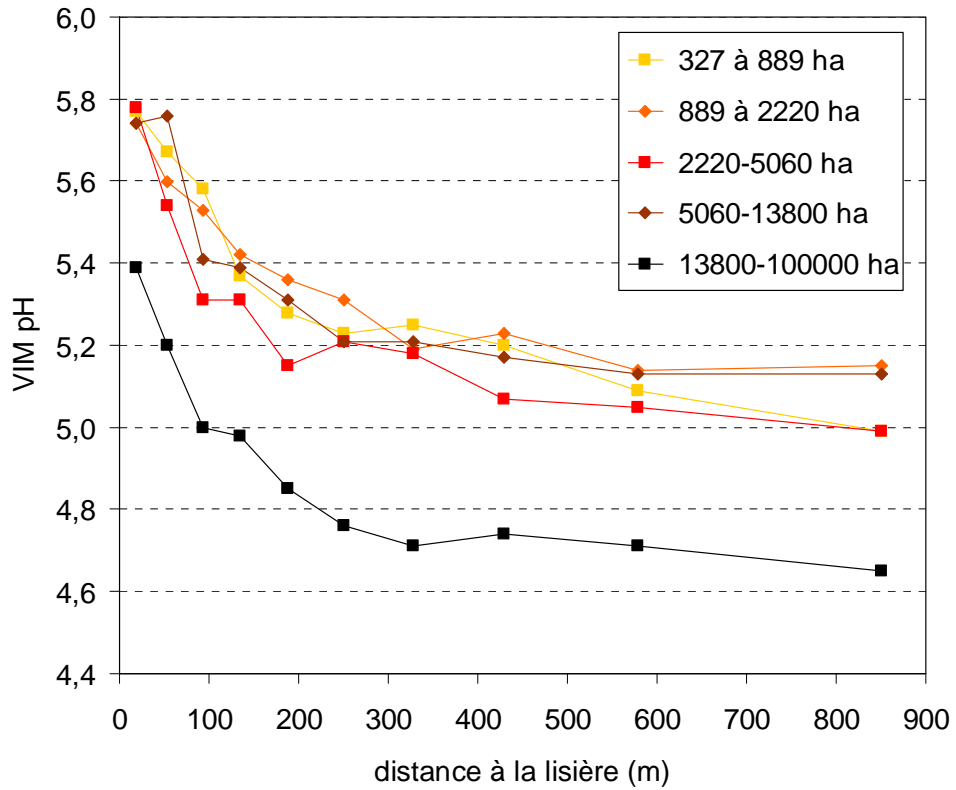


Figure 3. Variations moyennes des valeurs indicatrices moyennes VIM pour le pH et le C/N (VI Ecoplant) en fonction de la distance à la lisière (déciles) et de la taille du massif (quintiles).

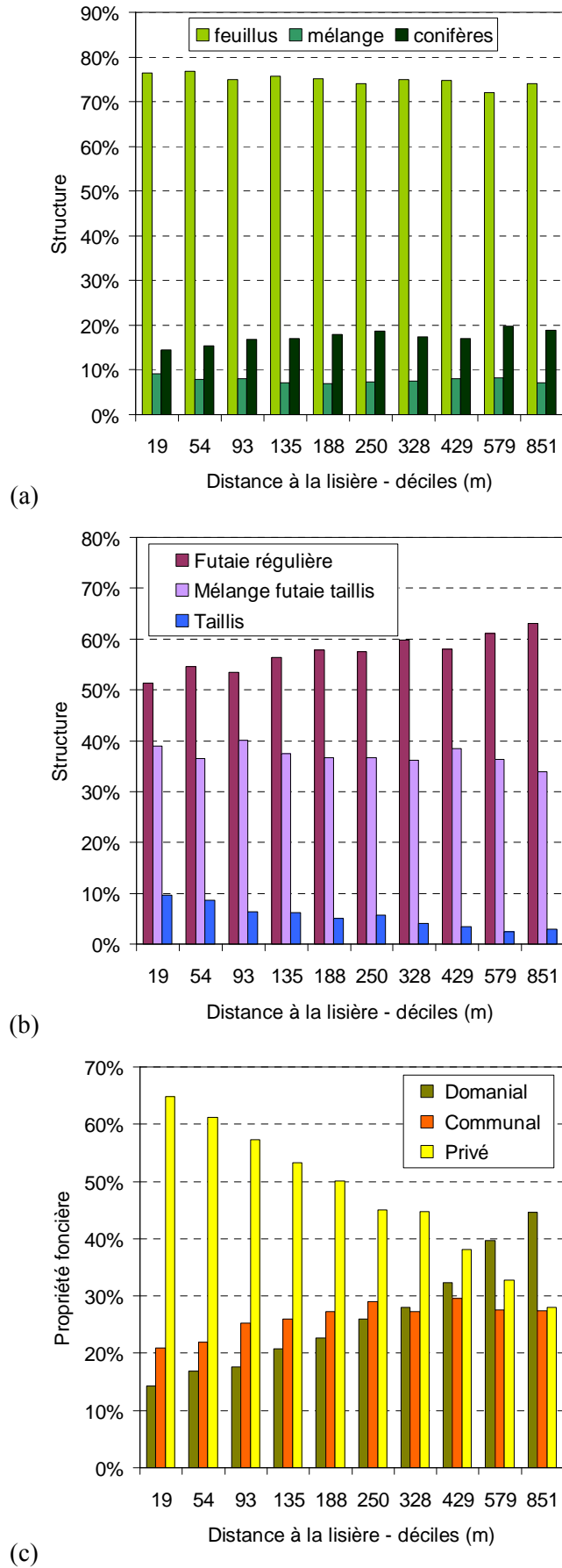


Figure 4. Proportion des types de composition en essences (a), types de structure (b) et types de propriété (c) en fonction de la distance à la lisière (déciles).

### 3.2.1.3.2 Réponses des espèces à la distance à la lisière et à la surface du massif

Sur les 214 espèces analysées, 75 ont une réponse neutre vis-à-vis de la distance à la lisière et la surface du massif, 31 répondent uniquement à la surface du massif (eq. 3) et 56 à la distance à la lisière uniquement, dont 46 montrent une réponse linéaire (eq. 4) et 10 une réponse quadratique (eq. 5) (Tableau 2).

Trente-huit espèces répondent simultanément aux deux variables paysagères sans interaction, dont 27 ont une relation linéaire (eq. 6) et 11 une relation quadratique (eq. 7) avec la distance à la lisière. Pour 14 espèces, l'ajustement avec des modèles avec interaction est meilleur, dont 11 avec la distance sous forme linéaire (eq. 8) et trois sous forme quadratique (eq. 9).

Parmi les 108 espèces pour lesquelles la portée d'effet lisière a été quantifiée, 51 sont des espèces de cœur, avec une PEL variant de 18 à plus de 1000 m (Tableau 3). Quatorze de ces espèces ont une PEL stable quand la surface du massif augmente (de 114 à 959 m). La moitié des espèces de cœur (26) atteint la valeur maximale de PEL (plus de 1000 m). Six espèces ont une PEL croissante avec l'augmentation de la surface du massif, contre cinq espèces avec une PEL décroissante.

Quarante-quatre espèces sont des espèces de lisière avec une PEL variant de 18 à plus de 1000 m (Tableau 3). Parmi ces espèces, 20 ont une PEL stable (de 34 à 996 m) et 12 ont une PEL de plus de 1000 m. Pour six espèces, la PEL croît en même temps que la surface du massif alors qu'elle décroît pour six espèces.

Six espèces ont un optimum de fréquence le long du gradient de distance à la lisière : trois espèces avec une fréquence minimale, une espèce avec un maximum et deux passant d'un minimum à un maximum avec l'augmentation de la surface du massif.

Un autre groupe de sept espèces a un comportement variable : six espèces changent de préférence avec l'augmentation de la surface en passant d'espèce de cœur à espèce de lisière et une espèce affiche la tendance inverse. On peut noter que quatre de ces espèces sont présentes dans plus de 10% des points (*Abies alba*, *Anemone nemorosa*, *Lamium galeobdolon* et *Quercus petraea*).

Parmi les 201 espèces pour lesquelles la concordance peut être analysée, 44% ont une réponse concordante (37% avec une concordance "neutre/neutre" et 7% seulement avec une concordance "cœur/large" ou "lisière/petit"), 43% ont une réponse significative pour seulement un des deux facteurs paysagers et 13% montrent une réponse discordante (Tableau 4).

La décomposition de déviance montre que la distance à la lisière a plus d'effet que la surface du massif pour 87 espèces, alors que le contraire est observé pour seulement 52 espèces. De plus, si l'analyse est restreinte aux 52 espèces répondant de manière significative aux deux variables du paysage, 31 espèces sont plus influencées par la distance contre 21 par la surface.

La proportion d'espèces de forêts anciennes et d'hémicryptophytes est significativement plus élevée parmi les espèces de cœur que parmi les espèces de lisière (Tableau 5). Les espèces myrmécochores et anémochores ont tendance à être plus fréquentes parmi les espèces de cœur. À l'inverse, les proportions de zoochores et de phanérophytes sont significativement plus importantes parmi les espèces de lisière.

Pour la taille du massif, seule la proportion de phanérophytes est significativement plus élevée pour les espèces de petits massifs tandis que celle des hémicryptophytes a tendance à être supérieure pour les espèces de grands massifs.

## Projet Corylus

Tableau 2. Profil de réponse des 214 espèces à la lisière à lisière et à la taille de massif et profondeur de l'effet lisière (ou gamme de PEL), basée sur l'équation du modèle retenu. Sont aussi indiqués le nombre de points utilisés selon la répartition géographique de l'espèce et son nombre d'occurrence.

Nom d'espèce	Réponse à la distance à la lisière	PEL profil cœur	PEL profil lisière	PEL profil à optimum	Réponse à la taille du massif	Meilleur modèle	Nombre de points	Occurrence de l'espèce
<i>Abies alba</i>	Lisière à Cœur	16 à 524	>1000 à 57		Petit à Grand	Eq. 8	17418	1734
<i>Abies grandis</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	14381	188
<i>Acer campestre</i>	Cœur	920 à 647			Petit	Eq. 6	18806	4577
<i>Acer monspessulanum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	578	123
<i>Acer platanoides</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	13906	378
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Cœur	712 à 922			Grand	Eq. 6	18662	3301
<i>Agrostis canina</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	9125	130
<i>Agrostis capillaris</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	16114	625
<i>Agrostis gigantea</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	12846	224
<i>Ajuga reptans</i>	Cœur	566			Neutre	Eq. 4	15514	319
<i>Alnus glutinosa</i>	Lisière		70		Neutre	Eq. 5	17111	1251
<i>Anemone nemorosa</i>	Cœur à Lisière	>1000 à 14	102 à 780		Grand à Petit	Eq. 8	17541	2336
<i>Angelica sylvestris</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	12209	176
<i>Arum maculatum</i>	Lisière		475 à 265		Petit	Eq. 6	16897	1669
<i>Asarum europaeum</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	7011	310
<i>Asphodelus albus</i>	Lisière		80		Neutre	Eq. 5	2045	226
<i>Athyrium filix-femina</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	17811	1689
<i>Atrichum undulatum</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	17792	2544
<i>Betula alba</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	13021	293
<i>Betula pendula</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	19802	7719
<i>Blechnum spicant</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	7453	344
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	14336	679
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	Cœur	>1000			Grand	Eq. 6	19117	3867
<i>Calamagrostis epigejos</i>	Cœur	447			Neutre	Eq. 4	9163	252
<i>Calluna vulgaris</i>	Cœur	438			Neutre	Eq. 4	16052	1887
<i>Cardamine pratensis</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	11127	316
<i>Carex alba</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	3452	117
<i>Carex brizoides</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	8772	213
<i>Carex digitata</i>	Cœur	382 à >1000			Grand	Eq. 6	10651	627
<i>Carex flacca</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	16675	2692
<i>Carex montana</i>	Cœur	292 à >1000			Grand	Eq. 6	6742	392
<i>Carex pallescens</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	10546	136
<i>Carex pendula</i>	Cœur	497 à 912			Grand	Eq. 6	11981	672
<i>Carex pilulifera</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	17320	2065
<i>Carex remota</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	13243	598
<i>Carex sylvatica</i>	Cœur	>1000			Petit	Eq. 6	19795	5423
<i>Carex umbrosa</i>	Cœur	>1000 à 487			Petit	Eq. 6	11830	317
<i>Carpinus betulus</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	19698	10955
<i>Castanea sativa</i>	Lisière		>1000		Grand	Eq. 7	16130	3366
<i>Circaea lutetiana</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	12630	498
<i>Cirsium oleraceum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	10173	115
<i>Cirsium palustre</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	10133	169
<i>Clematis vitalba</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	17105	1659
<i>Convallaria majalis</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	15093	1169
<i>Cornus mas</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	11373	1409
<i>Cornus sanguinea</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	18421	2376
<i>Corylus avellana</i>	Cœur	959			Neutre	Eq. 4	19729	8395
<i>Crataegus monogyna</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	19929	5299
<i>Crataegus oxyacantha</i>	Cœur	>1000			Petit	Eq. 7	18076	2927
<i>Cytisus scoparius</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	17416	2076
<i>Dactylis glomerata</i>	Lisière		205		Neutre	Eq. 4	18337	569
<i>Daphne laureola</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	10582	892
<i>Daphne mezereum</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	9326	448
<i>Deschampsia cespitosa</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 5	18621	3500
<i>Deschampsia flexuosa</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	16301	3400
<i>Dicranella heteromalla</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	10163	263
<i>Dicranum scoparium</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	17895	1308
<i>Digitalis purpurea</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	12911	694
<i>Dryopteris carthusiana</i>	Cœur	506 à 816			Grand	Eq. 6	17675	1817
<i>Dryopteris dilatata</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	15748	1362
<i>Dryopteris filix-mas</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	19128	2613
<i>Epilobium angustifolium</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	14544	284
<i>Epilobium montanum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	13078	220
<i>Erica cinerea</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	7103	381
<i>Erica scoparia</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	2883	355
<i>Eupatorium cannabinum</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	17976	527
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	18789	1868
<i>Euphorbia cyparissias</i>	Cœur	130			Neutre	Eq. 4	8588	191
<i>Eurhynchium striatum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	6380	345
<i>Evonymus europaeus</i>	Lisière		152		Neutre	Eq. 4	18710	1247
<i>Fagus sylvatica</i>	Cœur	>1000			Petit	Eq. 7	19597	10371
<i>Festuca altissima</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	4546	395
<i>Festuca gigantea</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	10988	166
<i>Festuca heterophylla</i>	Cœur	>1000			Grand	Eq. 6	15597	735

# Projet Corylus

Nom d'espèce	Réponse à la distance à la lisière	PEL profil cœur	PEL profil lisière	PEL profil à optimum	Réponse à la taille du massif	Meilleur modèle	Nombre de points	Occurrence de l'espèce
<i>Filipendula ulmaria</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	10636	166
<i>Fragaria vesca</i>	Cœur	>1000			Grand	Eq. 6	17667	1544
<i>Fragula alnus</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	18218	1859
<i>Fraxinus excelsior</i>	Lisière		>1000		Neutre	Eq. 5	19763	4589
<i>Galeopsis tetrahit</i>	Lisière		311 à 695		Grand	Eq. 6	14872	535
<i>Galium aparine</i>	Lisière		714 à >1000		Grand	Eq. 6	16260	495
<i>Galium odoratum</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	15106	1885
<i>Galium sylvaticum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	9465	137
<i>Geranium robertianum</i>	Lisière		684 à 383		Grand	Eq. 8	18662	857
<i>Geum urbanum</i>	Lisière		122 à 229		Grand	Eq. 6	16268	813
<i>Glechoma hederacea</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	18332	922
<i>Hedera helix</i>	Lisière		>1000		Neutre	Eq. 4	19985	11184
<i>Helleborus foetidus</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	9027	344
<i>Hepatica nobilis</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	4543	115
<i>Heracleum sphondylium</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	11937	162
<i>Holcus lanatus</i>	Lisière		313		Neutre	Eq. 4	17148	431
<i>Holcus mollis</i>	Lisière		432 à >1000		Grand	Eq. 6	17125	1415
<i>Hordelymus europaeus</i>	Cœur à Lisière	>1000 à 138	21 à 465		Grand à Petit	Eq. 8	8726	224
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	Cœur à Lisière	35 à 3	3 à 168		Grand à Petit	Eq. 8	8803	598
<i>Hypericum hirsutum</i>	Cœur	679			Neutre	Eq. 4	14414	381
<i>Hypericum perforatum</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	15582	451
<i>Hypericum pulchrum</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	15782	625
<i>Hypnum ericetorum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	5990	232
<i>Ilex aquifolium</i>	Lisière		>1000		Grand	Eq. 6	19338	4286
<i>Juglans regia</i>	Lisière		682		Neutre	Eq. 4	10940	125
<i>Juncus conglomeratus</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	5795	430
<i>Juniperus communis</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	12583	340
<i>Laburnum anagyroides</i>	Maximum			26 to 18	Petit	Eq. 7	7759	110
<i>Lamium galeobdolon</i>	Cœur à Lisière	>1000 à 124	35 à 469		Grand à Petit	Eq. 8	17098	2353
<i>Larix decidua</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	13437	254
<i>Lathyrus linifolius subsp. montanus</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	8300	132
<i>Leucobryum glaucum</i>	Cœur	150			Neutre	Eq. 4	14219	686
<i>Ligustrum vulgare</i>	Lisière		583		Neutre	Eq. 4	18400	3756
<i>Lonicera periclymenum</i>	Lisière		996		Neutre	Eq. 4	19929	6809
<i>Lonicera xylosteum</i>	Minimum			34	Neutre	Eq. 5	14014	1987
<i>Luzula campestris</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	8243	109
<i>Luzula forsteri</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	8383	107
<i>Luzula luzuloides</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	9939	991
<i>Luzula pilosa</i>	Cœur	>1000			Petit	Eq. 6	17813	1606
<i>Luzula sylvatica</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	13945	734
<i>Malus sylvestris</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	18088	766
<i>Melampyrum pratense</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	14084	273
<i>Melica uniflora</i>	Lisière		76 à 79		Grand	Eq. 7	17141	1366
<i>Mercurialis perennis</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	15092	1027
<i>Mespilus germanica</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	10246	313
<i>Milium effusum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	17045	2485
<i>Moehringia trinervia</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	8853	151
<i>Molinia caerulea</i>	Cœur	>1000 à 753			Petit	Eq. 6	18695	2680
<i>Neottia nidus-avis</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	10362	383
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	Cœur	126 à 34			Petit	Eq. 6	9669	521
<i>Oxalis acetosella</i>	Cœur	783			Neutre	Eq. 4	15112	1149
<i>Paris quadrifolia</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	11548	389
<i>Phyteuma spicatum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	8263	179
<i>Picea abies</i>	Lisière		>1000		Neutre	Eq. 4	18214	2643
<i>Picea sitchensis</i>	Lisière		93 à 82		Petit	Eq. 7	9666	247
<i>Pinus nigra subsp. laricio</i>	Cœur	115			Neutre	Eq. 5	13934	554
<i>Pinus nigra subsp. nigra</i>	Lisière		250		Neutre	Eq. 4	12960	490
<i>Pinus pinaster</i>	Lisière		>1000		Neutre	Eq. 4	7458	1146
<i>Pinus strobus</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	11032	110
<i>Pinus sylvestris</i>	Lisière		>1000		Grand	Eq. 6	19267	3349
<i>Plagiomnium undulatum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	12347	233
<i>Poa chaixii</i>	Min à Max			64 to 33	Petit	Eq. 9	10983	377
<i>Poa nemoralis</i>	Lisière		166		Neutre	Eq. 5	16795	757
<i>Poa trivialis</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	8794	116
<i>Polygonatum multiflorum</i>	Lisière		>1000		Neutre	Eq. 4	19294	1314
<i>Polypodium vulgare</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	6757	107
<i>Polytrichum commune</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	9483	154
<i>Polytrichum formosum</i>	Coeur	>1000			Grand	Eq. 6	19699	6500
<i>Populus tremula</i>	Coeur	>1000			Neutre	Eq. 4	19681	3896
<i>Potentilla erecta</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	5857	111
<i>Potentilla sterilis</i>	Cœur	275			Neutre	Eq. 4	17242	992
<i>Prenanthes purpurea</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	1798	160
<i>Primula elatior</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	14599	719
<i>Primula veris</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	7464	131
<i>Prunus avium</i>	Lisière		>1000		Petit	Eq. 6	19942	4154
<i>Prunus mahaleb</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	6327	170
<i>Prunus padus</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	7649	144
<i>Prunus spinosa</i>	Lisière		>1000		Grand	Eq. 6	19316	1921
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	18934	1154



## Projet Corylus

Nom d'espèce	Réponse à la distance à la lisière	PEL profil cœur	PEL profil lisière	PEL profil à optimum	Réponse à la taille du massif	Meilleur modèle	Nombre de points	Occurrence de l'espèce
<i>Pteridium aquilinum</i>	Cœur	>1000			Petit	Eq. 7	19050	5840
<i>Pulmonaria angustifolia</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	3286	141
<i>Pulmonaria officinalis</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	8317	127
<i>Pyrus communis</i>	Cœur à Lisière	300 à >1000	>1000 à 95		Grand à Petit	Eq. 8	17221	751
<i>Quercus humilis</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	10603	435
<i>Quercus ilex</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	1154	120
<i>Quercus petraea</i>	Cœur à Lisière	>1000 à 137	113 à >1000		Grand à Petit	Eq. 8	19772	10207
<i>Quercus pyrenaica</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	2013	121
<i>Quercus robur</i>	Lisière		>1000		Neutre	Eq. 4	19988	9444
<i>Quercus rubra</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	15126	295
<i>Ranunculus auricomus</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	10609	220
<i>Ranunculus ficaria</i>	Lisière		6 à 67		Grand	Eq. 8	15983	667
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	Cœur	310			Neutre	Eq. 5	7580	395
<i>Ribes alpinum</i>	Lisière		72		Neutre	Eq. 4	10362	520
<i>Ribes rubrum</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	13077	263
<i>Ribes uva crispera</i>	Lisière		182		Neutre	Eq. 4	10945	197
<i>Robinia pseudoacacia</i>	Lisière		>1000		Grand	Eq. 7	17143	969
<i>Rosa arvensis</i>	Cœur	898			Neutre	Eq. 4	18475	3653
<i>Rosa canina</i>	Lisière		551		Neutre	Eq. 4	17347	1016
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	6399	175
<i>Rubia peregrina</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	5751	564
<i>Rubus caesius</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	11525	152
<i>Rubus fruticosus</i>	Lisière		>1000 à 63		Grand	Eq. 9	10359	4035
<i>Rubus idaeus</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	14438	1091
<i>Rumex sanguineus</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	11515	255
<i>Ruscus aculeatus</i>	Lisière		309		Neutre	Eq. 4	12438	910
<i>Salix caprea</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	19729	3028
<i>Sambucus nigra</i>	Lisière		577 à 508		Grand	Eq. 8	18851	773
<i>Sambucus racemosa</i>	Lisière		569		Neutre	Eq. 4	12416	429
<i>Scilla bifolia</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	6481	106
<i>Scleropodium purum</i>	Cœur	146 à 154			Grand	Eq. 7	8950	775
<i>Scrophularia nodosa</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	13975	325
<i>Senecio hercynicus</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	6686	255
<i>Silene dioica</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	7611	174
<i>Solidago virgaurea</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	12807	254
<i>Sorbus aria</i>	Cœur	>1000			Neutre	Eq. 4	12055	1723
<i>Sorbus aucuparia</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	16585	1120
<i>Sorbus domestica</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	9592	209
<i>Sorbus torminalis</i>	Cœur	>1000			Petit	Eq. 6	18836	3847
<i>Stachys officinalis</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	11468	191
<i>Stachys sylvatica</i>	Neutre				Grand	Eq. 3	14907	659
<i>Stellaria holostea</i>	Lisière		131		Neutre	Eq. 5	17829	1055
<i>Tamus communis</i>	Lisière		462		Neutre	Eq. 4	10743	192
<i>Taxus baccata</i>	Lisière		287		Neutre	Eq. 4	8919	161
<i>Teucrium scorodonia</i>	Minimum			38	Grand	Eq. 7	19442	2617
<i>Thuidium tamariscinum</i>	Cœur	630			Neutre	Eq. 5	13031	1575
<i>Tilia cordata</i>	Cœur	>1000 à 621			Petit	Eq. 6	16545	1209
<i>Tilia platyphyllos</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	15395	571
<i>Ulex europaeus</i>	Lisière		734		Neutre	Eq. 4	6488	685
<i>Ulex minor</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	4594	123
<i>Ulmus minor</i>	Neutre				Petit	Eq. 3	17579	968
<i>Urtica dioica</i>	Lisière		379 à 153		Grand	Eq. 8	19280	981
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Cœur	>1000			Grand	Eq. 6	9671	1472
<i>Veronica chamaedrys</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	12021	145
<i>Veronica officinalis</i>	Minimum			50	Grand	Eq. 7	12832	198
<i>Viburnum lantana</i>	Lisière		188		Neutre	Eq. 4	15052	1624
<i>Viburnum opulus</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	17436	646
<i>Vicia sepium</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	14363	873
<i>Vinca minor</i>	Min à Max			50 to 187	Petit	Eq. 9	16725	437
<i>Viola reichenbachiana</i>	Cœur	799			Neutre	Eq. 4	17953	1640
<i>Viola riviniana</i>	Neutre				Neutre	Eq. 2	9242	101

## Projet Corylus

Tableau 3. Nombre d'espèces par type de profil de réponse à la distance à la lisière. Pour les espèces de cœur ou de lisière, les profils sont détaillés selon le comportement de la PEL par rapport de la taille du massif : "Stable" signifie que la PEL ne varie pas en fonction de la taille du massif et est inférieure à 1000 m ; "Au-delà de 1000 m" signifie que la PEL dépasse 1000 m ; "Augmente" ou "Diminue" signifie que la PEL augmente ou diminue avec la taille du massif. Cinq autres profils sont identifiés : "Cœur à lisière" ou "Lisière à cœur" signifie que la préférence de l'espèce change de cœur à lisière - ou l'inverse - quand la taille du massif augmente ; "Minimum" ou "Maximum" correspond aux espèces qui montrent un profil de réponse à optimum vis-à-vis de la distance à la lisière (et donc impossible à classer comme espèce de cœur ou de lisière) ; "Minimum à maximum" indique que l'espèce passe d'un profil avec un minimum de fréquence à un profil à maximum lorsque la taille de la tache augmente.

	Stable	Au-delà de 1000 m	Augmente	Diminue	Total
Cœur	14	26	6	5	51
Lisière	20	12	6	6	44
Cœur à lisière	-	-	-	-	6
Lisière à cœur	-	-	-	-	1
Minimum	-	-	-	-	3
Maximum	-	-	-	-	1
Minimum à maximum	-	-	-	-	2

Tableau 4. Concordance de la réponse aux deux effets "lisière" et "taille du massif" pour les 201 espèces qui répondent aux variables paysagères et pour lesquelles il est pertinent d'analyser la concordance (les 13 espèces qui ont un profil de réponse à optimum ou changeant de préférence avec la taille du massif ne sont pas analysées). Les réponses concordantes sont sur fond gris clair et les réponses discordantes sur fond gris foncé.

		Taille du massif			Total
		Grand	Neutre	Petit	
Distance à la lisière	Cœur	11	29	11	51
	Neutre	20	75	11	106
	Lisière	15	26	3	44
	Total	46	130	25	201

Tableau 5. Nombre et pourcentage d'espèces par catégorie de traits de vie (espèces de forêts anciennes, mode de dispersion et forme biologique). Les pourcentages correspondent à la proportion d'espèces présentant ce trait de vie parmi l'ensemble des espèces de cœur ou de lisière et parmi les espèces préférant les petits ou les grands massifs. Le test exact de Fisher basé sur les odd ratio (ou rapport des chances) indique la probabilité d'une différence de proportion d'espèces entre le pool d'espèces de cœur et de lisière (ou de petit et de grand massif) au regard du trait de vie analysé.

	Cœur (n=51)	Lisière (n=44)	Odd ratio (probabilité)	Petit massif (n=28)	Grand massif (n=48)	Odd ratio (probabilité)
Esp. de forêts anciennes	24 (47%)	9 (20%)	<b>3,41 (0,01)</b>	14 (50%)	17 (35%)	0,55 (0,23)
Anémochores	15 (29%)	6 (14%)	2,61 (0,08)	8 (29%)	10 (21%)	0,66 (0,57)
Autochores	1 (2%)	0 (0%)	$\infty$ (1,00)	0 (0%)	2 (4%)	0,00 (0,53)
Barochores	6 (12%)	5 (11%)	1,04 (1,00)	6 (21%)	7 (14%)	0,63 (0,53)
Zoochores	13 (25%)	27 (60%)	<b>0,22 (&lt;0,001)</b>	10 (36%)	21 (44%)	1,39 (0,63)
Hydrochores	1 (2%)	0 (0%)	$\infty$ (1,00)	0 (0%)	1 (2%)	0,00 (1,00)
Myrmécochores	7 (14%)	3 (7%)	2,16 (0,33)	2 (7%)	5 (10%)	1,50 (1,00)
Thérophytes	0 (0%)	3 (7%)	0,00 (0,1)	0 (0%)	4 (8%)	0,00 (0,29)
Géophytes	5 (10%)	6 (14%)	0,69 (0,75)	4 (14%)	7 (15%)	1,02 (1,00)
Hémicryptophytes	25 (49%)	8 (17%)	<b>4,26 (0,02)</b>	7 (25%)	23 (48%)	2,72 (0,06)
Chaméphytes	2 (4%)	3 (7%)	0,66 (0,57)	2 (7%)	3 (6%)	0,87 (1,00)
Phanérophytes	11 (22%)	21 (48%)	<b>0,30 (0,01)</b>	13 (46%)	9 (18%)	<b>0,27 (0,02)</b>

### 3.2.1.4 Discussion

#### 3.2.1.4.1 Réponse des espèces à la distance à la lisière et à la taille du massif

Notre échelle d'étude (la moitié nord de la France et près de 20000 points) nous a permis de définir une liste de 95 espèces de cœur ou de lisière ainsi qu'une liste de 83 espèces préférant les petits ou les grands massifs. De plus, 52 espèces répondent simultanément aux deux variables du paysage et 139 répondent à au moins une des deux variables. Le nombre d'espèces de cœur est supérieur de 13% à celui des espèces de lisière et le nombre d'espèces préférant les grands massifs est supérieur de 71% à celui des espèces préférant les petits massifs. Puisque les espèces analysées sont toutes des espèces forestières communes, ces résultats confirment l'importance de l'habitat d'intérieur forestier et des grands massifs pour la conservation de la biodiversité végétale forestière (Dupré et Ehlén, 2002, Fahrig, 2003, Harper *et al.*, 2005). Cependant, les analyses montrent une préférence des espèces pour la lisière ou l'intérieur forestier et non une spécialisation stricte, c'est-à-dire que les 95 espèces considérées (sauf deux : *Laburnum anagyroides* et *Juglans regia*) sont présentes sur l'ensemble du gradient de la lisière au cœur. Notre sélection d'espèces basée sur un nombre minimal d'occurrences dans le jeu de données a certainement supprimé de l'analyse les espèces strictement inféodées à l'intérieur ou à la lisière des massifs. En revanche, les trois profils de réponse complexes ("cœur à lisière", "lisière à cœur" et "minimum à maximum") qui concernent huit espèces sont difficiles à expliquer avec nos hypothèses.

La concordance des profils de réponse à la distance à la lisière et à la surface du massif est plutôt faible, puisque 14 espèces seulement ont une concordance autre que neutre (cœur/grand massif, lisière/petit massif) contre 26 espèces qui ont une réponse discordante. De plus, 86 espèces ont une réponse de type mixte et un quart des espèces répond simultanément aux deux variables paysagères. Tout ceci indique clairement que les processus écologiques responsables des effets lisière et surface de massif ne sont pas les mêmes, comme le suggère Fletcher *et al.* (2007). Néanmoins, le pourcentage d'espèces discordantes 13% est beaucoup plus élevé que les valeurs fournies par Fletcher *et al.* (2007), qui donnent en moyenne seulement 1,6% de discordance.

La décomposition de la déviance a mis en évidence que la lisière a un effet plus important que la taille du massif pour 62% des espèces quel que soit le modèle de réponse. De plus, lorsque les deux effets sont observés, l'influence de la lisière est plus importante dans 60% des cas. Enfin, plus d'espèces répondent à la distance qu'à la taille du massif (108 vs 83). Tous ces éléments indiquent, dans le nord de la France, un effet lisière globalement plus fort que l'effet taille. Nos résultats ne sont pas en accord total avec ceux de Fletcher *et al.* (2007) qui observent un avantage beaucoup plus net pour l'effet lisière (79% vs 21%). Cependant, la part de déviance expliquée par chaque variable est dépendante de la gamme de variation des paramètres contrôlés dans le plan d'échantillonnage. En tronquant volontairement la gamme de surface de massif dans sa partie basse (en ne gardant que les massifs supérieurs à 327 ha) et la gamme de distance à la lisière dans sa partie haute (en ne gardant que des distances inférieures à 1096 m), nous avons supprimé plus de points sur le critère de taille que sur celui de la distance à la lisière par rapport à l'échantillon de départ (que l'on peut considérer comme quasi-systématique). Puisque l'effet taille est probablement plus fort dans la partie basse du gradient de surface (fragmentation forte du paysage), notre échantillon doit sous-estimer la magnitude de l'effet taille au regard de l'effet lisière.

#### 3.2.1.4.2 L'effet lisière a une très longue portée sur le niveau trophique du sol, la structure forestière et les espèces

La portée de l'effet lisière atteint au moins 1000 m de distance à la lisière pour un nombre élevé d'espèces. Ce résultat n'avait jamais été mis en évidence auparavant, malgré une littérature abondante sur la profondeur de l'effet lisière (voir toutefois Laurance 2000 qui défend la possibilité d'avoir des effets lisière à grande portée, mais sans citer de résultats pour l'appuyer). De même, nous avons montré que les valeurs indicatrices moyennes pour le pH du sol et le C/N varient jusqu'à 400-500 m depuis la lisière (Figure 3). Nous avons également mis en évidence une plus grande proportion de forêt privée et de taillis à proximité de la lisière et inversement, plus de forêt domaniale et de futaie régulière dans le cœur forestier (Figure 4).

### 3.2.1.4.3 Les changements abiotiques liés à la lisière ne suffisent pas à expliquer la portée

Les profondeurs d'effet lisière sur les paramètres biotiques ou biotiques mentionnées habituellement dans la littérature sont plus réduites que la très grande portée obtenue dans notre étude. Déjà, les portées sont plutôt courtes pour les facteurs abiotiques : de 7 à 240 pour la température et l'humidité de l'air (Matlack, 1993, Burke et Nol, 1998, Davies-Colley *et al.*, 2000, Honnay *et al.*, 2002), de 40 à 500 m pour les perturbations atmosphériques (Laurance, 1991, Davies-Colley *et al.*, 2000) et entre 25 et 180 m pour les dépôts atmosphériques d'azote et de sulfure (De Schrijver *et al.* 1998, Weathers *et al.* 2001, Wuyts *et al.*, 2008). De plus, l'influence de la lisière a une portée encore plus réduite sur les variables biotiques (*cf.* la synthèse de Harper *et al.*, 2005). La plupart des études qui ont analysé les changements de composition floristique des communautés ou d'abondance/fréquence des espèces de la lisière à l'intérieur des massifs forestiers ont rapporté une profondeur d'effet de moins de 100 m (Wales, 1972, Fraver, 1994, Burke and Nol, 1998, Bruna, 1999, Didham et Lawton, 1999, Euskirchen *et al.*, 2001, Honnay *et al.*, 2002, Hennenberg *et al.*, 2005, Hill et Curran, 2005). Seuls Ewers et Didham (2007) ont mesuré un effet sur 387 m et Peters (2000) a mis en évidence que *Climedia hirta* pouvait être dispersé jusqu'à 2000 m vers l'intérieur de forêts subtropicales. Même si Laurance (2000) se prononce en faveur d'une exploration de gradients de distance à la lisière plus larges, la plupart des études ont porté sur des gradients de distance assez restreints et travaillé sur des jeux de donnée de taille modeste. Notre approche dépasse donc ces deux limites puisque nous avons utilisé un gros jeu de données et un large gradient de distance.

Les recherches sur l'influence de la lisière n'ont jamais abordé les variations spatiales de composition en essences de structure et de propriété foncière de la lisière vers l'intérieur du massif. Or, nos résultats montrent que le type de forêt varie beaucoup le long de ce gradient. Un article récent (Zmihorski *et al.*, 2010) indique aussi une répartition inégale des types de peuplement et des types fonciers selon la taille des massifs forestiers dans une région à forte fragmentation forestière de la Pologne centrale. Les auteurs soulignent que cette répartition différentielle n'est presque jamais prise en compte dans les recherches sur le lien entre la taille des massifs et la distribution des espèces. A cet égard, les effets à longue distance que nous avons mis en évidence pourraient être partiellement expliqués par les variations parallèles du type de station et de peuplement, selon un modèle classique de niche (Leibold, 1995). Mais nos modèles ont toujours intégré 17 covariables caractérisant type de station et type de peuplement. Un mécanisme de différenciation de niche ne semble donc pas pouvoir expliquer la profondeur de l'effet lisière. Mais il faut rester prudent car, malgré le nombre élevé de variables locales introduites dans nos modèles, une partie de l'effet lisière pourrait être expliquée par d'autres facteurs non pris en compte dans nos modèles, comme par exemple les variations microclimatiques.

### 3.2.1.4.4 L'effet lisière comme résultant de l'histoire de l'usage du sol ?

La profondeur de l'effet lisière a souvent été interprétée comme un processus spatial dans un contexte paysager stable, sans prendre en compte les déplacements de la lisière au cours du temps. Or, la surface totale de forêt en France a presque doublé depuis le milieu du 19<sup>ème</sup> siècle (Mather *et al.*, 1999). Les résultats obtenus pour la région Lorraine basés sur une carte de 1830 ont montré une recolonisation de la forêt intervenant majoritairement par accréation (*cf.* Tâche 2.3). Ainsi, en prenant comme base des massifs circulaires de 327 à 100000 ha et un accroissement uniforme de la surface forestière de 50% (donc 2 fois moins que la progression historique moyenne), la lisière a pu potentiellement se déplacer de 187 à 3274 m. En prenant un massif de taille moyenne (1970 ha), le déplacement potentiel est de 440 m. Ces valeurs restent théoriques étant donnée la forme moyenne des massifs (non circulaire), mais ils illustrent bien l'ampleur du déplacement potentiel des lisières dans notre contexte biogéographique.

Nous avons fait l'hypothèse que les deux principaux profils de réponse des espèces (espèces de cœur et de lisière) pouvaient être au moins en partie expliqués par la persistance de l'usage passé du sol. Comme attendu, les espèces de cœur sont plus fréquemment des espèces de forêts anciennes. De plus, les espèces de cœur partagent des traits de vie typiques des espèces de forêts anciennes, en étant plutôt anémochores ou myrmécochores et hémicryptophytes. Ces traits sont connus comme des facteurs de limitation à la dispersion et la colonisation vers des forêts récentes (Matlack, 1994, Hermy *et al.*, 1999, Verheyen et Hermy, 2004, Hermy et Verheyen, 2007). A titre d'illustration, deux espèces

de cœur – *Carex pendula* et *Hypericum pulchrum* – ont les capacités de colonisation les plus réduites selon Hermy et Verheyen (2007). La vitesse de colonisation des espèces de cœur est plus basse que la vitesse de colonisation forestière, ce qui crée un gradient de colonisation depuis la limite forêt ancienne - forêt récente (c'est-à-dire l'ancienne lisière) vers la zone de forêt récente (Brunet et von Oheimb, 1998, Bossuyt *et al.*, 1999, Brunet *et al.*, 2000, Ehrlén et Eriksson, 2000, Jacquemyn et al 2001, Flinn et Vellend, 2005, Brunet, 2007). Ainsi, les espèces de cœur ne sont pas assez rapides pour suivre le déplacement de la lisière. A ce titre, on peut remarquer que la profondeur de l'effet lisière atteint plus de 1000 m pour deux fois plus d'espèces de cœur que de lisière (26 vs 12).

A l'inverse, les espèces de lisières sont plus souvent des phanéropytes, dispersées par zoochorie et moins souvent des espèces de forêts anciennes. Puisque la zoochorie est un mode de dispersion plus rapide et à longue distance et que les phanéropytes sont des organismes à longue durée de vie, les espèces de lisière sont plus facilement capables de suivre le déplacement des lisières. Une nouvelle population peut s'établir à la lisière grâce à un flux externe de graines, lui-même facilité par la plus grande perméabilité des lisières récentes (Devlaeminck *et al.*, 2005). Dans le même temps, les espèces qui étaient abondantes à proximité de l'ancienne lisière vont décliner au cours du temps, à cause des changements d'habitats et de la compétition. Ce déclin dans le temps, combiné à la poursuite du déplacement de la lisière va créer un effet de traîne le long du gradient de distance à la lisière en augmentant de manière artificielle la profondeur de l'effet lisière. Cependant, nous avons observé deux fois moins d'espèces de lisière que d'espèces de cœur pour lesquelles l'effet lisière porte à plus de 1000 m. Ceci indique que le mode d'utilisation passé du sol et le déplacement de la lisière sont des facteurs moins contraignants pour les espèces de lisière que pour celles de cœur.

### 3.2.1.5 Conclusions

Cette étude a permis d'établir pour la première fois et pour les forêts tempérées européennes, une liste de 51 espèces de cœur et 45 espèces de lisière, ainsi qu'une liste de 48 espèces préférant les grands massifs et 28 espèces les petits massifs. Les profils de réponse à la distance à la lisière et à la taille du massif ne concordent pas pour une majorité des espèces et 52 espèces sont influencées par les deux variables du paysage. Les mécanismes sous-jacents influençant la dynamique des espèces à l'échelle du paysage sont donc différents. Nous avons aussi identifié une sous-liste de 11 espèces préférant à la fois les zones de cœur et les grands massifs forestiers. Dans un contexte de fragmentation forestière, ces espèces ont plus de valeur sur le plan de la conservation. Mais il faut souligner que ce contexte de fragmentation n'est pas celui qui prévaut en France aujourd'hui. Nos résultats mettent en évidence que la distance à la lisière a plus d'effet que la taille du massif. Nos résultats montrent aussi que l'effet lisière apparent peut porter beaucoup plus loin que ce qui a été montré par la littérature, puisque nous avons trouvé un effet lisière de plus de 1000 m pour 38 espèces. En accord avec notre hypothèse, les espèces de forêts anciennes, les bryophytes et les hémicryptophytes sont plus fréquemment des espèces de cœur que des espèces de lisière. Puisque nous soupçonnons un déplacement important des lisières forestières au cours des deux derniers siècles à cause de la recolonisation forestière, ces effets de lisière à longue portée peuvent sans doute être expliqués en partie par une persistance à long terme de l'utilisation passée du sol. Par conséquent, les travaux à venir devront se concentrer sur l'importance de ces "lisières fantômes" sur la répartition de la flore forestière actuelle.

## **3.2.2 Effet de l'isolement des massifs sur la biodiversité floristique à large échelle**

### **3.2.2.1 Introduction**

La deuxième partie de la Tâche 2 vise à analyser les relations existantes entre la biodiversité des massifs et l'isolement de ces massifs à la même échelle de travail que précédemment. Ainsi, les variables paysagères considérées dans cette partie ne sont plus liées uniquement au massif comme précédemment, mais prennent en compte la position du massif dans un paysage environnant plus important.

Nous avons testé l'effet de la distance entre un massif-cible (*i.e.* le massif dans lequel la biodiversité est connue) et son voisin le plus proche d'une certaine taille (*i.e.* le massif-source). Conformément à la théorie des îles (MacArthur et Wilson, 1967), nous prédisons que le nombre d'espèces du massif-cible est corrélé positivement à la surface du massif-source et négativement à sa distance. Dans cette approche, nous avons regardé la réponse de la richesse spécifique locale ou alpha, c'est-à-dire celle du relevé IFN. La diversité beta (richesse totale d'un massif) ne nous est pas accessible via les données IFN dont la densité est d'un point pour 130 ha en moyenne. Afin d'éviter les effets contradictoires éventuels dus à des flux d'espèces à double sens, seuls les relevés contenus dans des massifs d'une surface inférieure au massif-source sont retenus. Nous avons analysé les relations entre massifs en prenant des massifs-sources de plus de 5000 ha et des massifs-cibles de moins de 1000 ha.

### **3.2.2.2 Matériel et méthodes**

Les données utilisées sont celles de la Tâche 2.1 additionnées de deux variables paysagères à large échelle : la distance à la lisière du massif voisin de plus de 5000 ha (DIST.5000) et la surface de ce massif (SURF.5000). La réponse de la richesse spécifique (RS) est testée par régression linéaire avec la richesse transformée en log. La réponse a été d'abord modélisée en utilisant uniquement les quatre variables paysagères. Le modèle le plus parcimonieux prend la forme :

$$\log(\text{RS}) = \log(\text{DIST}) + \log(\text{SURF}) + \log(\text{DIST.5000}) + \log(\text{SURF.5000}) + \varepsilon$$

Les interactions entre variables ont été testées mais elles n'étaient pas significatives. Ensuite, les variables locales ont été intégrées au modèle sous la forme :

$$\log(\text{RS}) = \log(\text{DIST}) + \log(\text{SURF}) + \log(\text{DIST.5000}) + \log(\text{SURF.5000}) + \omega + \varepsilon$$

$$\text{avec } \omega = \text{pH} + \text{pH}^2 + \text{N} + \text{N}^2 + \text{L} + \text{L}^2 + \text{F} + \text{F}^2 + \text{TOPO} + \text{COUV} + \text{COMP} + \text{STRUC} + \text{PROP}$$

### **3.2.2.3 Résultats**

Le modèle contenant uniquement les paramètres paysagers explique une part significative de la variabilité de la richesse spécifique mais le pourcentage de variance est très faible :  $R^2=0.04$  ( $F_{4, 14482}=147$ ,  $p<0.0001$ ). L'éloignement du massif au massif voisin de plus de 5000 ha a un effet négatif significatif (Figure 5) : la richesse spécifique prédite varie environ de 17 à 11 espèces entre les extrêmes du gradient de distance aux grands massifs voisins. En revanche, la taille du massif-source la plus proche n'a pas d'effet significatif. De plus, la surface du massif-cible a un effet positif sur la richesse spécifique : les massifs les plus grands (1000 ha) ont une richesse spécifique locale supérieure aux petits massifs (environ une espèce de moins pour les massifs les plus éloignés de sources potentielles d'espèces).

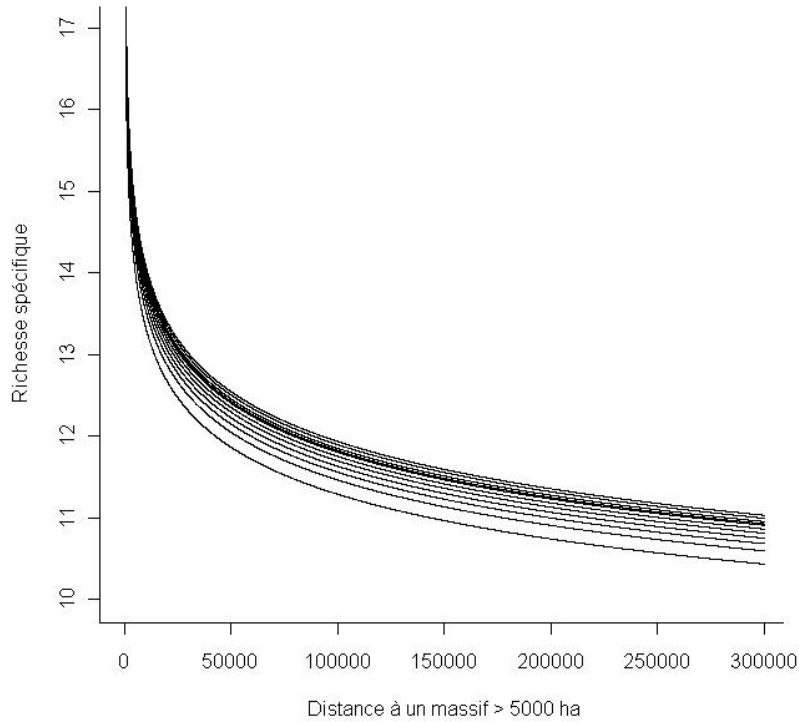


Figure 5. Variation de la richesse spécifique des relevés IFN situés dans des massifs-cibles de moins de 1000 ha en fonction de leur distance (en m.) au plus proche massif-source de plus de 5000 ha. Les différentes courbes représentent des surfaces croissantes de massifs-cibles (de bas en haut).

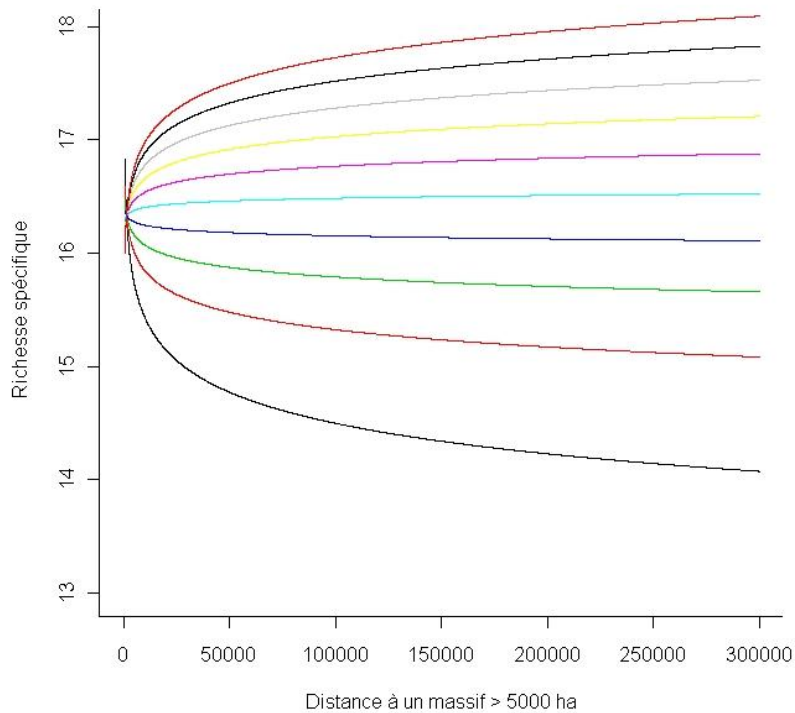


Figure 6. Variation de la richesse spécifique des relevés IFN situés dans des massifs-cibles de moins de 1000 ha en fonction de la distance (en m.) au plus proche massif-source de plus de 5000 ha, après correction par les variables locales. Les différentes courbes représentent des surfaces croissantes de massifs-cibles (de bas en haut).

L'ajout des variables locales augmente considérablement la part de variance expliquée, puisque  $R^2=0,37$  ( $F_{41,14445}=207$ ,  $p<0,0001$ ). On observe toujours une relation négative entre richesse spécifique moyenne des relevés IFN et distance au massif-source de plus de 5000 ha le plus proche, mais

seulement pour des massifs de petite taille (<300 ha). Pour les massifs-cibles plus grands, cette relation change de signe et devient positive, avec toutefois une amplitude de variation moindre.

L'inversion du signe de la relation entre richesse et distance au massif voisin de plus de 5000 ha entre petits et grands massifs-cibles une fois pris en compte la qualité d'habitat local dans le modèle ne peut être expliquée par la théorie des îles. On peut noter cependant que cette inversion disparaît pratiquement si la valeur indicatrice moyenne pour le pH est retirée du modèle ( $R^2=0,27$ ,  $F_{37, 14447}=142$ ,  $p<0.0001$ ).

### 3.2.2.4 Conclusions

Cette approche préliminaire doit être poursuivie en considérant plus attentivement les relations existantes entre la surface des massifs-cibles et les facteurs locaux (notamment édaphiques). En effet, cette inversion pourrait avoir pour origine des corrélations entre facteurs locaux et paysagers (par exemple, comme vu précédemment, l'acidité du sol varie en fonction de la surface des massifs).

Néanmoins, les premiers résultats indiquent une influence significative de la proximité d'un massif de grande à très grande taille sur la richesse floristique locale de relevés situés dans des massifs de plus petite taille, ce qui est vraisemblablement le reflet soit d'un fonctionnement spatial des communautés floristiques répondant à la théorie des îles (régime à l'équilibre), ou du moins aux mêmes mécanismes que ceux mis en jeu dans la théorie des îles (limitation de la dispersion par la distance en particulier). En effet, on ne peut pas réellement considérer que les massifs forestiers se comportent comme des unités à l'équilibre. Si on considère une période longue de 2000 ans, la structure actuelle des masses forestières est le résultat d'une fragmentation forestière (Mather *et al.*, 1999). Par exemple, il est fort probable d'après les sources historiques que les grands massifs de Fontainebleau, Montargis et Orléans formaient un seul et même ensemble boisé continu à l'époque gallo-romaine, ce qui n'est pas le cas aujourd'hui. Les effets de la fragmentation sur la biodiversité floristique n'avaient jamais, à notre connaissance, été explorés à une échelle biogéographique aussi vaste.

## 3.2.3 Changement des structures forestières depuis 1830

### 3.2.3.1 Introduction

Les paysages français et européens évoluent constamment et la forêt et ses acteurs y jouent depuis deux siècles un rôle sans cesse croissant. Le compartiment forestier est celui qui évolue le plus rapidement : les chiffres disponibles indiquent que la forêt était cantonnée à 16% des surfaces en 1815 et a plus que doublé en surface aujourd'hui (Mather *et al.*, 1999). Cependant, la manière dont les masses forestières ont évolué depuis n'a jamais fait l'objet d'étude précise, du moins à une échelle régionale (Verheyen *et al.*, 1999). Or, il existe des fonds cartographiques de bonne qualité, datant du début-milieu du 19<sup>ème</sup> siècle, les cartes d'Etat-Major, qui couvrent la France entière et qui peuvent servir de référence spatialisée à un travail d'analyse, non seulement de l'évolution de la surface forestière mais aussi de la manière dont la structure des masses forestières a évolué. L'objectif de cette partie est donc de quantifier de manière précise les changements des structures forestières depuis 1830 dans la région Lorraine, pour laquelle des données cartographiques anciennes étaient partiellement acquises en début de projet. Plus précisément, nous avons cherché à répondre aux questions suivantes :

- (1) Quel est le taux de changement de la surface forestière ?
- (2) De quelle manière se produit l'augmentation des surfaces : par nucléation ou par accrétion autour des forêts anciennes ?
- (3) Peut-on estimer à quelle vitesse se sont déplacées les lisières forestières ?
- (4) Quelles sont les conséquences sur la flore forestière, et notamment sur les espèces dites de forêts anciennes, à faible capacité de colonisation ?



### 3.2.3.2 *Matériel et Méthodes*

L'étude de l'évolution des structures forestières a été effectuée sur l'ensemble de la région Lorraine. Les structures passées ont été acquises à partir de la numérisation et du géoréférencement des cartes d'État-major (cf. Dupouey *et al.*, 2007). La vectorisation des contours des massifs anciens a permis de calculer précisément l'augmentation des surfaces et de caractériser l'évolution de la structure forestière.

### 3.2.3.3 *Résultats*

Le couvert forestier en Lorraine passe de 29,6% à 34,9% entre 1830 et 2000 (Tableau 6). Cette évolution est le bilan net entre une recolonisation naturelle ou un reboisement par plantation et un léger défrichement (10% des surfaces forestières de 1830 sont aujourd'hui déboisées). Dans les forêts actuelles, 76% des surfaces étaient boisées en 1830 (forêts dites anciennes). Ce taux est beaucoup plus élevé que la moyenne nationale, supposée d'environ 50% seulement d'après les documents d'archives.

Mais la proportion de forêts anciennes varie fortement selon le type de propriété (Tableau 6) : dans les forêts domaniales, elle est de 90%, 88% en forêt communale et 49% seulement en forêt privée.

Le pourcentage de la surface forestière actuelle en contact avec un massif de forêt ancienne est très élevé (Tableau 6). Seulement 13% des forêts actuelles sont apparues par "nucléation", au sein de la matrice agricole et déconnectées d'un massif de forêt ancienne. En conséquence, les relevés de l'IFN effectués dans les forêts récentes sont toujours proches de la lisière d'un massif forestier de la carte de 1830. En valeur médiane, les relevés qui tombent en dehors d'un massif forestier 1830 sont à 158 m de la lisière du massif 1830 le plus proche, avec un percentile 99% de 2034 m seulement. La matrice des forêts 1830 est donc suffisamment dense pour que quasiment aucun relevé actuel ne soit à plus de 2000 m d'un massif 1830, ce qui est une distance relativement courte.

En ce qui concerne les forêts anciennes, et en relation avec la Tâche 2.1, nous avons quantifié l'effet de la recolonisation forestière sur l'éloignement des lisières. Puisque l'augmentation des surfaces forestières se fait principalement par accréation, les relevés effectués dans les zones déjà forestières en 1830 ont vu progressivement leur lisière avec la matrice non forestière s'éloigner du cœur des massifs, passant de 315 à 386 m en moyenne (n=5421 points de forêt ancienne), ou de 213 à 265 m en valeur médiane.

Un premier croisement entre la carte des forêts anciennes et les 7042 relevés IFN disponibles dans la zone d'étude a permis d'identifier une liste de 75 espèces statistiquement plus fréquentes dans les forêts anciennes (boisées en 1830) et 81 espèces plus fréquentes dans les forêts récentes (non boisées en 1830).

Tableau 6. Chiffres clés de l'évolution des structures forestières en région Lorraine entre 1830 et 2000.

Variables considérées	Valeur
Taux de la couverture forestière du territoire en 1830 en Lorraine	29,6%
Taux de la couverture forestière du territoire en 2000 en Lorraine	34,6%
Pourcentage des surfaces forestières présentes en 1830 déboisées actuellement	10%
Pourcentage des surfaces des forêts actuelles déjà boisées en 1830	76%
Proportion de forêts anciennes (présente en 1830) par type de propriété :	
- en forêt domaniale	90%
- en forêt communale	88%
- en forêt privée	49%
Pourcentage des forêts actuelles en contact avec un massif de forêt ancienne	87%
Distance moyenne à une forêt ancienne des points IFN se trouvant dans les forêts récentes	158 m

### 3.2.3.4 *Discussion*

Même si nous n'avons étudié que deux dates dans la dynamique temporelle des surfaces forestières (1830 et 2000), trois points importants ressortent nettement de cette étude historique des structures spatiales.

(1) La Lorraine apparaît comme un territoire où les forêts anciennes sont encore majoritaires. Le taux d'augmentation de la surface forestière est beaucoup plus faible que la moyenne nationale obtenue d'après les documents d'archives. Cela est très probablement le reflet d'un abandon culturel réellement

plus faible qu'ailleurs. Mais ces résultats peuvent aussi remettre en cause la valeur des augmentations de surface forestière avancée jusqu'alors pour l'ensemble de la France. Il faudrait effectuer un travail similaire au nôtre dans des zones supposées à plus forte évolution (moyennes montagnes du sud de la France, par exemple). Cependant, si on extrapole les taux de forêt ancienne observés en Lorraine par type de propriété à toute la France, en se basant sur le pourcentage national de types de propriété, on obtient un taux national moyen pondéré de forêts anciennes de 59,6%, finalement assez proche du taux supposé de 50%.

(2) Il existe une très forte différence de proportion de forêt ancienne selon le type de propriété foncière, dans le sens attendu, mais que nous quantifions exactement pour la première fois. La forêt privée est un territoire labile à moyen terme, susceptible d'échanges importants entre les états cultivé à boisé. Les deux derniers siècles ont surtout vu une augmentation de la surface boisée, mais le mouvement inverse pourrait probablement intervenir à la même vitesse, voire plus brusquement en cas de besoin accru de surfaces cultivées. Dans ce contexte, les forêts publiques doivent donc être considérées comme la zone de conservation majeure des forêts anciennes de France.

(3) La connectivité des forêts récentes, apparues depuis 1830, par rapport aux noyaux de forêts anciennes, déjà existantes en 1830, est forte. L'extension forestière se fait donc majoritairement par accrétion, plus que par nucléation. Là encore, l'importance relative de ces deux phénomènes était totalement inconnue. Mais il peut s'agir aussi d'une particularité régionale, car la Lorraine était déjà fortement boisée en 1830. Cette continuité écologique est probablement favorable au déplacement des espèces de forêts anciennes. De même, il n'y a pas de fort isolement des forêts récentes dans la matrice des forêts 1830, puisque la quasi-totalité des points d'inventaire IFN sont à moins de 2000 m d'une limite de forêt 1830. Pour les deux raisons précédentes, forte accrétion et faible distance à la forêt 1830 la plus proche, les problèmes de recolonisation forestière et de maintien d'une diversité des espèces liées aux forêts anciennes sont probablement minorés en Lorraine.

Nous confirmons l'existence fréquente de lisières "fantômes" à l'intérieur des forêts actuelles, qui explique en partie les corrélations de très longue portée entre distance aux lisières et présence des espèces observées dans la Tâche 2.1.

### **3.2.3.5 Conclusions**

Ce travail confirme l'importance, pour la gestion de la biodiversité, de distinguer les forêts anciennes et les forêts récentes dans le paysage actuel. La connaissance de cette subdivision permet de mieux appréhender le comportement d'un large nombre d'espèces végétales, préférant l'un ou l'autre type de forêt. Par extension à partir de travaux plus ponctuels, on peut raisonnablement penser que de nombreux autres groupes taxonomiques sont affectés par cette dichotomie (insectes, champignons, bactéries).

Notre travail ouvre de nouvelles perspectives sur les rôles respectifs de la forêt publique et de la forêt privée. En particulier, il renforce la vision "sanctuariste" d'une forêt publique qui serait la principale garante de la continuité forestière à long terme et, en conséquence, conforte la responsabilité de l'Etat dans la conservation des milieux forestiers. En contrepartie, il pose la question du maintien des forêts anciennes dans les bois privés.

## **3.2.4 Rôle de la mosaïque intra-forestière sur la biodiversité floristique**

### **3.2.4.1 Introduction**

Les paysages français et européens sont en constante évolution. L'organisation interne des massifs forestiers, à l'échelle paysagère, est elle-même en évolution rapide, avec deux phénomènes importants : un changement progressif entre des plantations souvent résineuses dans les années 1950-90 favorisées par des subventions et la récente recolonisation, très largement naturelle, à la suite de la déprise agricole, une densification du réseau de desserte des massifs forestiers et des routes de circulation les traversant. Si l'impact de la taille, de l'organisation spatiale et de la connectivité des masses forestières dans les matrices agricoles commence à être bien étudié sur certains taxons, en particulier de la faune (Burel et Baudry, 1999, Gosselin, 2004), de nombreuses questions n'ont pas encore été abordées.

## Projet Corylus

Les travaux réalisés en forêt en France ont porté pour la plupart sur une réponse de la biodiversité à l'échelle très locale ou à l'échelle de la parcelle (*cf.* le programme "Biodiversité et Gestion Forestière" du Gip Ecofor, Millier *et al.*, 2004), avec toutefois des exceptions (Frey et Pinon, 2004). Ainsi, la réponse de la végétation du sous-bois à des facteurs locaux comme le choix des essences, le type de coupe et les modes d'exploitation commence à être mieux connue (Kirby, 1990, Chevalier, 2003, Gosselin et Chevalier, 2004, Gosselin et Bergès, 2004, Bergès, 2004a et b).

En revanche, le rôle de la répartition spatiale des habitats forestiers sur la diversité floristique au sein d'un massif forestier est très peu connu (Gosselin, 2004). A notre connaissance, les études ayant abordé le rôle de la quantité et de la répartition spatiale des types de peuplements (milieux ouverts et fermés, peuplements jeunes et adultes, peuplements à base de feuillus ou de résineux) concernent les oiseaux (Jokimaki et Huhta, 1996, Heikkinen *et al.*, 2004, Hobson *et al.*, 2000, Germaine *et al.*, 1997), l'herpétofaune (Loehle *et al.*, 2005), les arthropodes (Barbaro *et al.*, 2005, 2007) ou les arbres seulement (Grau, 2004). Quand il s'agit des plantes, ils ne prennent en compte que grossièrement les structures intra-forestières (Charbonneau et Fahrig, 2004). Le rôle des linéaires sur la biodiversité forestière (routes, chemins d'exploitation, voies ferrées, lignes électriques, cours d'eau) a été un peu mieux étudié (Parendes et Jones, 2000, Nagaïke *et al.*, 2003, Watkins *et al.*, 2003), mais jamais au travers d'une approche au niveau du paysage.

Pourtant, l'écologie du paysage (Burel et Baudry, 1999) et les concepts de fonctionnement des populations en métapopulations (Hanski, 1999) soulignent le besoin de tenir compte des caractéristiques paysagères dans les processus écologiques et dans le fonctionnement des populations, au travers de la quantité d'habitats favorables, de leur connectivité ou de leur fragmentation (Fahrig, 2003). Les actes de gestion, qu'ils soient ponctuels dans le temps et l'espace (*i.e.* coupes, routes, exploitation) ou globaux (aménagement forestier) ont un impact fort sur les paysages forestiers. Etudier et comprendre leur rôle sur la biodiversité par l'analyse des liens entre biodiversité et caractéristiques paysagères intra et extra-forestières permet donc d'accéder à une meilleure compréhension de la dynamique de la biodiversité et de proposer des recommandations de gestion adaptées.

La distribution d'une espèce et la composition des communautés floristiques au sein d'un paysage dépendent à la fois des conditions environnementales (sol, climat, type de peuplement), des besoins écologiques de l'espèce, mais aussi des processus d'extinction et de colonisation de l'espèce (Svenning et Skov, 2002). Mais la part respective de ces facteurs dans l'explication de la variabilité de la végétation est mal quantifiée (Primack et Miao, 1992, Tilman, 1997, Zobel, 1997). Or, les processus d'extinction et de colonisation de l'espèce sont dépendants des caractéristiques propres aux espèces mais aussi des contraintes données par la composition et la configuration spatiale des habitats à l'échelle paysagère. Certains auteurs trouvent que les facteurs liés à la qualité d'habitat sont beaucoup plus importants que les facteurs paysagers, mais d'autres soulignent le rôle des facteurs paysagers dans le maintien de la biodiversité, car les capacités de migration et de colonisation peuvent être très limitantes pour certaines espèces. Quantifier les parts respectives des facteurs locaux et des facteurs paysagers (fragmentation, connectivité des habitats) dans la réponse globale de la flore forestière est donc très important.

La composition du paysage environnant (répartition spatiale des habitats intra-forestiers, densité de linéaires intra-forestiers) a un effet sur la biodiversité locale d'une parcelle, mais, selon les taxons et les milieux étudiés, cet effet s'exprime à des échelles très variables (Jokimaki et Huhta, 1996, Gosselin, 2004). Caractériser le rayon d'action des facteurs paysagers permet de mieux connaître quels peut être la portée d'actions de gestion et d'aménagement sur la biodiversité floristique. Il est donc nécessaire d'appréhender le paysage environnant à différentes échelles, malgré les difficultés de corrélation statistique entre prédicteurs qui en découlent (Bouget, 2004).

### 3.2.4.2 Objectifs

Cette partie du projet s'est intéressée aux rôles de la composition et à la configuration spatiale actuelle des habitats à l'intérieur et à l'extérieur des massifs forestiers sur la biodiversité des végétaux vasculaires :

- en évaluant l'effet de l'importance de la quantité et de la répartition spatiale des milieux ouverts intra- et extra-forestiers (coupes, clairières, zones cultivées ou non cultivées), des types de

## Projet Corylus

peuplements forestiers définis selon leur composition en essences (feuillus ou résineux), leur âge (peuplement jeune ou adulte), leur structure (futaie, taillis ou mélange futaie-taillis) et le type de propriété foncière ;

- en testant l'impact des linéaires intra-forestiers (routes et chemins).

La biodiversité a été abordée par la richesse spécifique de groupes écologiques basés sur les traits de vie des espèces et sur la composition en espèces de la communauté floristique. Les effets des facteurs paysagers ont été évalués tout en contrôlant l'effet des conditions locales d'habitats (type de station forestière, composition et structure des peuplements forestiers) et de la distribution spatiale des relevés.

Plusieurs hypothèses de travail ont été formulées quant à la réponse attendue de la richesse et/ou de l'abondance de groupes écologiques et biologiques à différents facteurs paysagers. Ces hypothèses sont détaillées dans l'Annexe 3.

### 3.2.4.3 Matériel

#### 3.2.4.3.1 Choix de la zone d'étude (Figure 7)

Le travail a porté sur 15 départements situés en régions Picardie, Ile-de-France, Centre, Haute et Basse Normandie : 02, 27, 28, 45, 60, 61, 75 (qui regroupe les départements 75, 78 et 91 à 95), 77, 80. Le critère de choix de ces départements a été l'antériorité des photographies aériennes numériques disponibles par rapport aux dates des observations de la végétation au sol (Tableau 7). Dans ces départements, 1932 points ont été sélectionnés en fonction de leur distance à la lisière du massif (Figure 7) : seuls ont été retenus les points suffisamment éloignés des lisières (plus de 300 m), puisque cette partie du projet visait à surtout étudier l'impact des structures paysagères intra-forestières.

Tableau 7. Nombre de relevés analysés par département et dates de la BD-Ortho et des levés au sol des relevés.

Département		Nb points IFN	Année BD-Ortho	Année levés au sol
02	Aisne	303	2001	2003
27	Eure	263	2000	2002
28	Eure-et-Loir	76	2002	2004
45	Loiret	221	2001	2005
60	Oise	315	2001	2001
61	Orne	218	2001	2001
75	Paris (75, 78, 91, 92, 93, 94, 95)	244	2003	2003
77	Seine-et-Marne	230	2003	2004
80	Somme	62	2001	2002
Total		1932		

#### 3.2.4.3.2 Variables locales liées au type de station

Nous avons effectué une première sélection, subjective, parmi les nombreuses variables stationnelles collectées sur les relevés IFN en fonction de leur intérêt pour la caractérisation de l'hétérogénéité stationnelle des relevés. A partir de cette sélection, nous avons choisi dans un premier temps de ne pas réduire la variabilité stationnelle et de tester l'effet du paysage environnant sur l'ensemble de l'échantillon. Le Tableau 8 précise la nature et la distribution des principales variables stationnelles. La distribution spatiale de la plupart des variables n'est bien sûr pas aléatoire au sein de la zone d'étude.

#### 3.2.4.3.3 Variables locales liées au type de peuplement et au type de propriété

Plusieurs variables et facteurs ont été retenus pour caractériser le peuplement local : surface terrière, composition en essences, classe d'âge, couvert de la canopée, type de structure, présence de coupe, type de peuplement local (défini sur la base de la photo-interprétation) et type foncier (cf. Tableau 8).

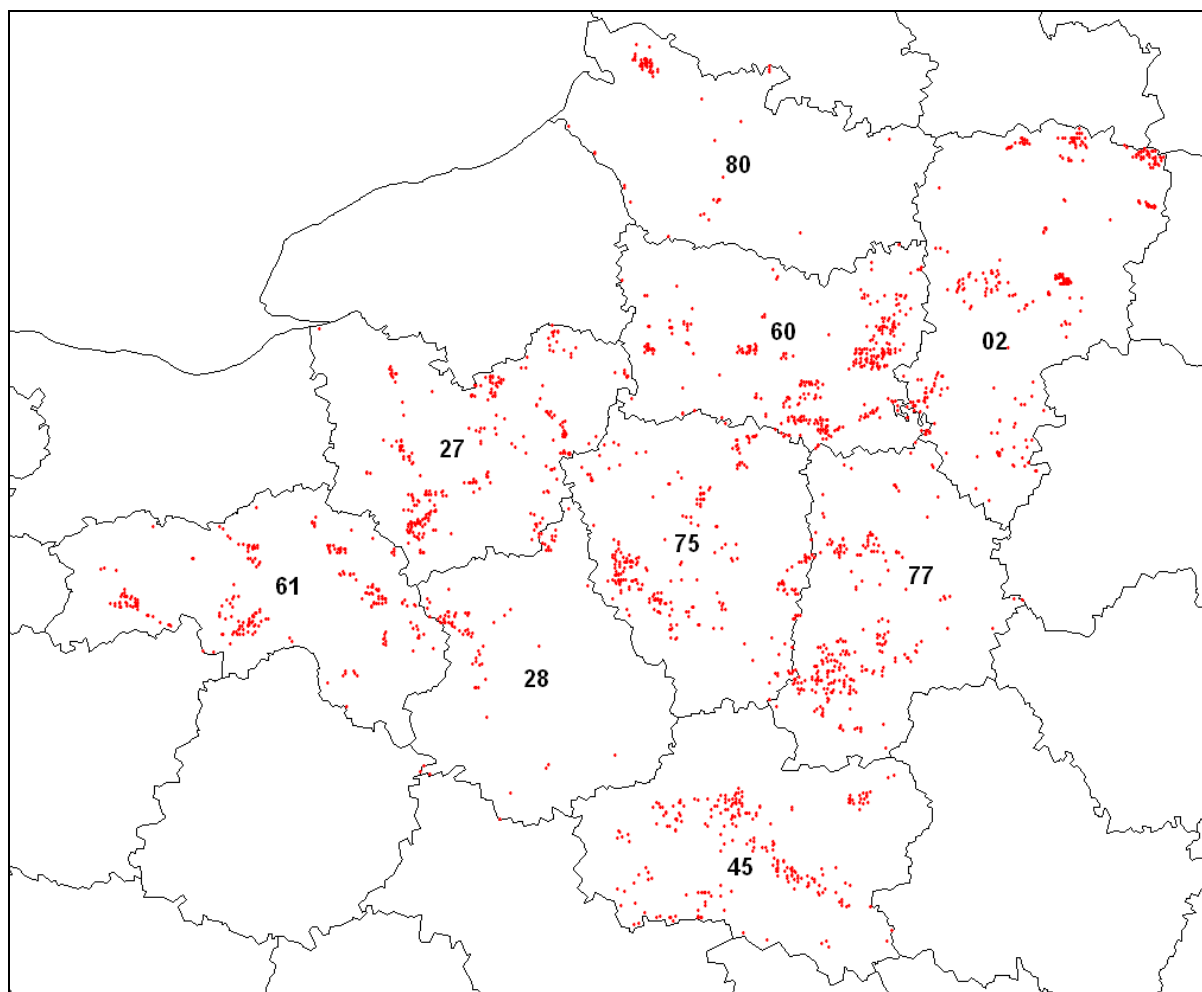


Figure 7. Localisation des 1932 points étudiés dans l'analyse du rôle des structures spatiales intra-forestières. Ils sont situés sur 15 départements (02, 27, 28, 45, 60, 61, 77, 75, 78, 91, 92, 93, 94, 95 et 80, le département "75" regroupant en fait dans la nomenclature IFN sept départements : 75, 78, 91, 92, 93, 94 et 95).

#### 3.2.4.3.4 Valeurs indicatrices moyennes

Pour compléter la liste des variables topographiques, climatiques et édaphiques mesurées sur le terrain, nous avons calculé pour chaque relevé la valeur indicatrice moyenne pour les 5 gradients écologiques à partir des valeurs indicatrices d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1992) ou celles issues d'Ecoplant (Gégout *et al.*, 2002) : acidité (pH), taux de saturation du complexe adsorbant (S/T), qualité de la nutrition azotée (C/N), lumière (L) et humidité (F) (Tableau 8 et Figure 8).

Tableau 8. Statistiques élémentaires des différentes variables continues stationnelles et dendrométriques et des valeurs indicatrices moyennes correspondant aux 5 gradients écologiques analysés.

Nom (unité)	Code	Min	Moy±écart-type	Max
Altitude (m)	alti	30	145±66,4	400
Profondeur de pseudogley (dm)	pseudo	0	7,2±3,5	10
Profondeur d'apparition du CaCO <sub>3</sub> (dm)	pcalc	0	9,5±1,8	10
Surface terrière (m <sup>2</sup> /ha)	G	0	19,9±11,9	77,6
Valeur indicatrice moyenne pour le pH du sol	vim.pH	3,0	4,7±0,9	7,07
Valeur indicatrice moyenne pour le S/T du sol	vim.ST	0,0	45,9±21,2	95,3
Valeur indicatrice moyenne pour le C/N du sol	vim.CN	7,0	19,4±6,7	39,3
Valeur indicatrice moyenne pour la lumière	vim.L	3,3	5,4±0,6	7,2
Valeur indicatrice moyenne pour l'humidité du sol	vim.F	3,5	5,3±0,4	7,5

## Projet Corylus

Tableau 9. Description des différents facteurs liés à l'environnement local de la placette : date de relevé, type de station, type de peuplement et type foncier.

Nom	Code	Modalités	Commentaire
Date du relevé	dateeco	1 : J-F-M : n=273 2 : A-D-ND* : n=276 3 : M-S-O-N : n=736 4 : J-Jt-A : n=647	Les 4 groupes ont été faits en regroupant les mois proches en termes de richesse totale du relevé * ND : données manquantes
Indice topographique	topo	A<P : n=72 A=P : n=1798 A>P : n=62	L'indice correspond au bilan entre les apports (A) et les pertes (P) latérales en eau de la placette
Ecorégion	region	A (n=126) ; B (n=233) ; C (n=129) ; D (n=90) ; E (n=262) ; F (n=198) ; G (n=115) ; H (n=232) ; I (n=251) ; J (n=216)	Regroupement spatial des 36 régions IFN d'origine en 10 nouvelles régions
Composition en essences	comp	Feuillus purs (n=1428) Feuillus majoritaires (n=81) Résineux majoritaires (n=95) Résineux purs (n=328)	Variable issue des relevés IFN (recodée)
Composition en essences simplifiée	comp2	Feuillus purs (n=1509) Résineux purs (n=423)	Regroupement des deux classes comportant des feuillus et les deux catégories contenant des résineux
Age maximal du peuplement	agemax	1 : de 0 à 10 ans (n=132) 2 : de 10 à 20 ans (n=185) 3 : de 20 à 30 ans (n=191) 4 : de 30 à 40 ans (n=190) 5 : de 40 à 60 ans (n=386) 6 : de 60 à 80 ans (n=201) 7 : de 80 à 120 ans (n=337) 8 : de 120 à 240 ans (n=310)	Recodage des classes d'âge IFN (cf. protocole IFN)
Couvert végétal de la canopée sur la placette	cons	1 (n=23) ; 2 (n=45) ; 3 (n=81) ; 4 (n=12) ; 5 (n=6) ; 7 (n=37) ; 8 (n=233) ; 9 (n=1495)	Cf. protocole IFN
Type de structure	sfon	1 : futaie régulière (n=1411) 2 : futaie irrégulière (n=1) 3 : mélange futaie - taillis (n=446) 4 : taillis (n=74)	Cf. protocole IFN
Présence / absence de coupe	cpe	0 : absence de coupe (n=1147) 1 : présence de coupe (n=785)	Recodage de la variable IFN en deux catégories (cf. protocole IFN)
Type de peuplement local	ppt.local	1 : peuplement ouvert (n=203) 2 : peuplement semi-ouvert (n=173) 3 : peuplement fermé (n=1556)	Codage du type de peuplement local à partir de l'information des 4 carrés centraux de la photo-interprétation
Type foncier	pron	1 : forêt domaniale (n=1047) 2 : autre forêt relevant du régime forestier (n=174) 4 : forêt privée (n=711)	Cf. protocole IFN

## Projet Corylus

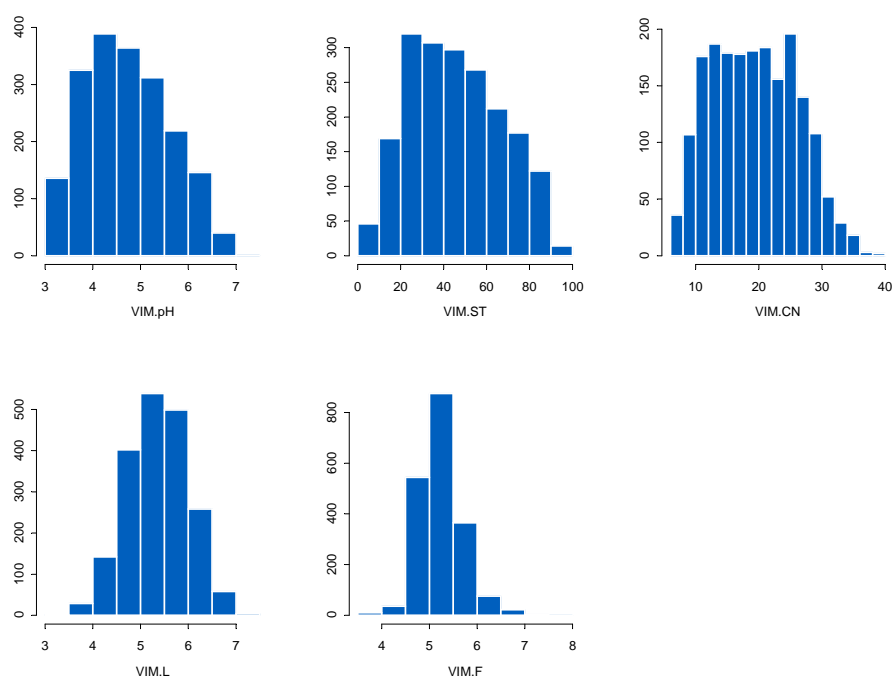


Figure 8. Histogramme des 5 valeurs indicatrices moyennes pour le pH, le S/T, le rapport C/N de l'horizon organo-minéral (VI Ecoplant), la lumière (L d'Ellenberg) et l'humidité du sol (F d'Ellenberg).

### 3.2.4.3.5 Variables paysagères

Elles ont été acquises de deux façons indépendantes, d'une part directement par photo-interprétation de la BD-Ortho IGN, d'autre part par calculs indirects effectués à partir de la carte des forêts de l'IFN. Pour des raisons conjoncturelles, les buffers utilisés pour les calculs ne sont pas les mêmes dans les deux cas : carrés dans la BD-Ortho, circulaires dans la carte IFN.

#### 3.2.4.3.5.1 Variables issues de la photo-interprétation

Le protocole de photo-interprétation est détaillé dans l'Annexe 4.

Le paysage environnant les relevés a été photo-interprété sur des buffers carrés de 400 ha en utilisant la BD-Ortho et le Scan25 et en distinguant les types d'habitats suivants par carré élémentaire de 1 ou 1,56 ha (selon la maille des relevés IFN) : landes, espaces ouverts avec et sans façon culturales, zones non végétalisées, milieux aquatiques, clairières, coupes, peuplements jeunes et peuplements adultes. Pour l'instant, ces données n'ont été utilisées que pour calculer des surfaces totales par type d'habitats (et pas le nombre de taches ou le périmètre). En complément ont été aussi mesurées les distances du relevé au plus proche type d'habitat (pour les mêmes habitats) et à la plus proche route pour 3 types de routes (chemin, route empierrée et goudronnée). Le fait de travailler sur des buffers élémentaires de 1 ou 1,56 ha a aussi permis de calculer les indices sur de plus petits buffers : 100 ha et 25 ou 36 ha. Des indices sommant différents types d'habitats proches ont aussi été calculés : la distance au plus proche habitat "ouvert végétalisé hors forêt" (minimum de la distance aux plus proches habitats avec ou sans façon culturales), la proportion d'habitats ouverts extra-forestiers (somme des habitats avec et sans façons culturales), la proportion d'habitats ouverts intra-forestiers (somme des habitats coupes et clairières), et enfin la proportion d'habitats ouverts (somme des deux indices précédents). A noter que tous les distances proximales ont été mesurées avec une limite de distance, ce qui explique les valeurs maximales observées (1100 m pour les habitats surfaciques et le ruisseau et 3500 m pour les routes).

Le premier chemin se rencontre à une distance faible ( $73 \pm 227$  m), la route empierrée à une distance de 500m environ, et cette distance est logiquement plus faible que la distance moyenne à la route goudronnée la plus proche, mais l'écart est très réduit (60 m). La distance à la lisière la plus proche est supérieure à 300 m, ce qui correspond au choix initial des points IFN retenus dans ce volet.

## Projet Corylus

Tableau 10. Statistiques élémentaires des indices paysagers issus de la photo-interprétation. Cf. protocole de photo-interprétation pour la définition précise des indices et des types d'habitats. Toutes les distances sont en mètres.

Nom (unité)	Code	Min	Moy±écart-type	Max
Distance au plus proche "ruisseau"	dist.eau	9,5	870,5±327,4	1100
Distance au plus proche "chemin"	dist.chemin	0,9	72,9±227	3500
Distance au plus proche "chemin empierré"	dist.pierre	0,8	498,7±422,4	3500
Distance au plus proche "route goudronnée ou voie ferrée"	dist.goudron	2,8	558,7±450,7	3500
Distance à la plus proche lisière du massif	dist.lis	300,1	676±384,5	2719,6
Distance au plus proche habitat "avec façons culturales"	dist.avec.cult	14,5	693,1±281,9	1100
Distance au plus proche habitat "sans façons culturales"	dist.sans.cult	25,1	1001,2±187,1	1100
Distance au plus proche habitat "ouvert végétalisé hors forêt"	dist.non.forêt	14,5	687,2±282,2	1100
Distance au plus proche habitat "clairière"	dist.clair	22,8	737,3±326,2	1100
Distance au plus proche habitat "coupe"	dist.coupe	3,1	377±349,5	1100
Distance au plus proche habitat "peuplement jeune"	dist.ppt.jeune	1,0	353,2±301	1100
% d'habitats aquatiques sur 25/36 ha	p.aqua.25.36	0	0,06±0,60	8,33
% d'habitats aquatiques sur 100 ha	p.aqua.100	0	0,17±0,84	12,5
% d'habitats aquatiques sur 400 ha	p.aqua.400	0	0,35±1,1	14,84
% d'habitats "avec façons culturales" sur 25/36 ha	p.avec.cult.25.36	0	0,13±2,20	75,0
% d'habitats "avec façons culturales" sur 100 ha	p.avec.cult.100	0	2,6±4,8	48
% d'habitats "avec façons culturales" sur 400 ha	p.avec.cult.400	0	13,6±13,5	74,6
% d'habitats "sans façons culturales" sur 25/36 ha	p.sans.cult.25.36	0	0,06±1,06	31,3
% d'habitats "sans façons culturales" sur 100 ha	p.sans.cult.100	0	0,1±0,67	12,5
% d'habitats "sans façons culturales" sur 400 ha	p.sans.cult.400	0	0,22±0,84	14,45
% d'habitats "non végétalisés" sur 25/36 ha	p.non.veg.25.36	0	0,02±0,59	18,8
% d'habitats "non végétalisés" sur 100 ha	p.non.veg.100	0	0,15±1,2	23,44
% d'habitats "non végétalisés" sur 400 ha	p.non.veg.400	0	0,66±2,98	46,87
% d'habitats "ouverts extra-forestiers" sur 25/36 ha	p.ouv.extra.25.36	0	0,20±2,46	75,0
% d'habitats "ouverts extra-forestiers" sur 100 ha	p.ouv.extra.100	0	2,7±4,84	48
% d'habitats "ouverts extra-forestiers" sur 400 ha	p.ouv.extra.400	0	13,8±13,6	75,39
% d'habitats "clairières" sur 25/36 ha	p.clair.25.36	0	0,13±0,89	12,5
% d'habitats "clairières" sur 100 ha	p.clair.100	0	0,17±0,63	7,81
% d'habitats "clairières" sur 400 ha	p.clair.400	0	0,19±0,53	8,20
% d'habitats "coupes" sur 25/36 ha	p.coupe.25.36	0	2,68±7,82	68,8
% d'habitats "coupes" sur 100 ha	p.coupe.100	0	2,48±5,25	54,7
% d'habitats "coupes" sur 400 ha	p.coupe.400	0	2,14±3,58	40,23
% d'habitats "ouverts" sur 25/36 ha	p.ouv.25.36	0	3,04±8,22	75
% d'habitats "ouverts" sur 100 ha	p.ouv.100	0	5,35±6,9	60,9
% d'habitats "ouverts" sur 400 ha	p.ouv.400	0	16,1±13,3	75,8
% d'habitats "ouverts intra-forestiers" sur 25/36 ha	p.ouv.intra.25.36	0	2,84±7,86	68,8
% d'habitats "ouverts intra-forestiers" sur 100 ha	p.ouv.intra.100	0	2,65±5,27	54,7
% d'habitats "ouverts intra-forestiers" sur 400 ha	p.ouv.intra.400	0	2,33±3,61	40,2
% d'habitats "peuplements jeunes" sur 25/36 ha	p.ppt.jeune.25.36	0	9,8±17,5	100
% d'habitats "peuplements jeunes" sur 100 ha	p.ppt.jeune.100	0	9,0±11,8	100
% d'habitats "peuplements jeunes" sur 400 ha	p.ppt.jeune.400	0	7,9±7,9	78,75
% d'habitats "peuplements adultes" sur 25/36 ha	p.ppt.adult.25.36	0	87,1±19,5	100
% d'habitats "peuplements adultes" sur 100 ha	p.ppt.adult.100	0	85,4±13,7	100
% d'habitats "peuplements adultes" sur 400 ha	p.ppt.adult.400	19,8	74,9±13,9	100



## Projet Corylus

Par ordre d'importance, les quatre principaux types d'habitats dans les buffers de 400 ha sont : les peuplements adultes (74,9±13,9%), suivis des habitats avec façons culturales (13,6±13,5%), des peuplements jeunes (7,9±7,9%) et des coupes (2,1±3,6%). Les quatre autres types d'habitats (zones non végétalisées, milieux aquatiques, sans façons culturales, clairières) couvrent en moyenne moins de 1% de la surface des buffers de 400 ha. Lorsqu'on passe à 100 ha et à 25/36 ha, la répartition moyenne par type d'habitats change avec une baisse rapide et logique de la part des habitats avec façons culturales (2,6 puis 0,13%) et une légère hausse de la part des peuplements jeunes (environ 9% puis 10%) et de celle des coupes dans le paysage (2,5 puis 2,7%).

### 3.2.4.3.5.2 Paramètres spatiaux issus de la carte forestière numérique de l'IFN

Les paramètres spatiaux ont été calculés dans 4 buffers concentriques de rayons R=250, 500, 1000 et 1414 m. Le dernier rayon correspond à un cercle qui inscrit le buffer carré de 400 ha utilisé en photo-interprétation. Ces quatre buffers ont des surfaces respectives de 19,6, 78,5, 314,1 et 628,1 ha. Ces chiffres n'étant pas entiers, nous avons gardé par la suite l'appellation des buffers selon le rayon.

A partir de la carte numérique des types de peuplements de l'IFN, 6 classifications ont été définies : les cinq premières correspondent aux 10 types nationaux ou à une simplification de ces types (selon la clé de regroupement indiquée dans le Tableau 11), et la dernière classification correspond au type de propriété foncière. Les typologies servent à compléter les paramètres spatiaux mesurés lors de la photo-interprétation (composition en essences, type de structure, type de propriété) ou ont pour objectif de comparer les deux approches :

- 1- types d'habitats selon la classification nationale ;
- 2- forêt / non forêt ;
- 3- forêt / forêt ouverte / lande / autre ;
- 4- composition en essences : feuillus / résineux / mélange ;
- 5- type de structure : futaie / taillis / mélange futaie-taillis ;
- 6- type de propriété foncière : domanial / autre forêt soumise au régime forestier / privé.

Pour chaque buffer et chaque classification ont été calculés la surface totale du type d'habitat, le périmètre total des taches et le nombre de taches. Cela fait un nombre élevé de paramètres spatiaux calculés. Pour ne pas alourdir le rapport, nous avons limité la présentation aux données de surface totale par habitat dans les buffers R=500<sup>2</sup> et R=1414 m. Les buffers de 1414 m contiennent automatiquement plus d'habitats non forestiers que les buffers de 500 m.

Tableau 11. Clé de répartition des 10 types nationaux selon 4 clés simplifiées d'habitats.

1- classification nationale	2- forêt / non forêt	3- forêt / forêt ouverte / lande / autre	4- composition en essences	5- type de structure
Hors territoire	non forêt			
Autre	non forêt	autre	hors	hors
Futaie de feuillus	forêt	forêt	feuillus	futaie
Futaie de conifères	forêt	forêt	conifères	futaie
Futaie mixte	forêt	forêt	mélange	futaie
Forêt ouverte	forêt	forêt ouverte	hors	hors
Mélange de futaie de feuillus et taillis	forêt	forêt	feuillus	mélange futaie-taillis
Lande	non forêt	lande	hors	hors
Mélange de futaie de conifères et taillis	forêt	forêt	mélange	mélange futaie-taillis
Peupleraie	forêt	forêt	feuillus	futaie
Taillis	forêt	forêt	feuillus	taillis

La forêt couvre en moyenne 79% de la surface des buffers de 1414 m et 98% de celle des buffers de 500 m. En faisant la distinction entre forêt ouverte, landes et autres, le pourcentage change peu car les landes et la forêt ouverte représente en moyenne moins de 0,5% de la surface des buffers.

<sup>2</sup> Sauf pour le type foncier où les valeurs sont données pour R=250 m.

## Projet Corylus

Tableau 12. Statistiques élémentaires des indices paysagers tirés de la carte forestière numérique de l'IFN. Cf. protocole d'analyses cartographiques pour la définition précise des indices et des types d'habitats. Pour des raisons liées à la méthode de découpage des taches dans le buffer et d'arrondi de surface, la somme des taches d'habitats n'est pas tout à fait égale à la surface théorique du buffer circulaire. Pour la classification "propriété foncière", les buffers à 500 m n'étant pas complets, la seconde série de valeurs a été donnée pour R=250 m.

Nom (unité)	Code	Min	Moy±écart-type	Max
surface d'habitats "forêt et forêt ouverte"	surf.forêt.1414	0	490,8±110	625,0
surface d'habitats "forêt et forêt ouverte"	surf.forêt.500	59,4	76,6±2,9	78,2
surface d'habitats "non forêt"	surf.non.forêt.1414	0	132,1±106,8	610,0
surface d'habitats "non forêt"	surf.non.forêt.500	0	1,5±2,9	18,7
surface d'habitats "forêt"	surf.forêt.1414	0	487,8±110	625,0
surface d'habitats "forêt"	surf.forêt.500	27,9	76,3±3,6	78,2
surface d'habitats "forêt ouverte"	surf.for.ouv.1414	0	3,1±11,9	136,7
surface d'habitats "forêt ouverte"	surf.for.ouv.500	0	0,3±2,1	40,2
surface d'habitats "landes"	surf.lande.1414	0	1,0±4,6	103,5
surface d'habitats "landes"	surf.lande.500	0	0,03±0,38	9,4
surface d'habitats "autres"	surf.autre.1414	0	131,2±106,7	610,0
surface d'habitats "autres"	surf.autre.500	0	1,5±2,8	18,7
surface d'habitats "feuillus"	surf.feui.1414	0	372,9±137,5	624,9
surface d'habitats "feuillus"	surf.feui.500	0	57,5±23,1	78,2
surface d'habitats "résineux"	surf.coni.1414	0	79±102,9	548,4
surface d'habitats "résineux"	surf.coni.500	0	13,1±19	78,1
surface d'habitats "mélange feuillus-résineux"	surf.mela.1414	0	35,9±54,5	416,1
surface d'habitats "mélange feuillus-résineux"	surf.mela.500	0	5,8±11,4	77,9
surface d'habitats "hors"	surf.hors.ess.1414	0	135,2±106,9	610,0
surface d'habitats "hors"	surf.hors.ess.500	0	1,8±3,6	50,2
surface d'habitats "futaie"	surf.fut.1414	0	273,9±183,8	624,9
surface d'habitats "futaie"	surf.fut.1414	0	43,9±28,5	78,1
surface d'habitats "mélange futaie-taillis"	surf.mela.fut.tail.1414	0	200,2±145,4	588,3
surface d'habitats "mélange futaie-taillis"	surf.mela.fut.tail.500	0	31,4±27,0	78,1
surface d'habitats "taillis"	surf.tail.1414	0	13,6±30,7	450,1
surface d'habitats "taillis"	surf.tail.500	0	1,8±5,8	66,8
surface d'habitats "futaie de feuillus"	surf.fut.feui.1414	0	165,5±165,2	619,5
surface d'habitats "futaie de feuillus"	surf.fut.feui.500	0	25,6±27,5	78,1
surface d'habitats "futaie de conifères"	surf.fut.coni.1414	0	79±102,9	548,4
surface d'habitats "futaie de conifères"	surf.fut.coni.500	0	13,1±19	78,1
surface d'habitats "futaie mixte"	surf.fut.mixt.1414	0	24,1±43,2	293,1
surface d'habitats "futaie mixte"	surf.fut.mixt.500	0	3,9±9,3	66,5
surface d'habitats "mélange de futaie de feuillus et taillis"	surf.fut.feui.tail.1414	0	188,4±145	588,4
surface d'habitats "mélange de futaie de feuillus et taillis"	surf.fut.feui.tail.500	0	29,6±26,9	78,1
surface d'habitats "mélange de futaie de conifères et taillis"	surf.fut.coni.tail.1414	0	11,8±27,9	337,6
surface d'habitats "mélange de futaie de conifères et taillis"	surf.fut.coni.tail.500	0	1,9±6,4	67,2
surface d'habitats "taillis"	surf.tail.1414	0	13,6±30,7	450,1
surface d'habitats "taillis"	surf.tail.500	0	1,8±5,8	66,8
surface d'habitats "peupleraie"	surf.popul.1414	0	5,3±17,1	216,0
surface d'habitats "peupleraie"	surf.popul.500	0	0,6±3,2	53,7
surface d'habitats en terrain "domanial"	surf.doma.1414	0	266,0±241,2	624,9
surface d'habitats en terrain "domanial"	surf.doma.250	0	10,5±9,4	19,5
surface d'habitats en terrain "communal"	surf.comm.1414	0	32,1±94,4	624,9
surface d'habitats en terrain "communal"	surf.comm.250	0	1,6±5,0	19,5
surface d'habitats en terrain "privé"	surf.priv.1414	0	324,2±251,2	624,9
surface d'habitats en terrain "privé"	surf.priv.250	0	7,4±9,1	19,5

## Projet Corylus

La répartition moyenne des types de peuplements selon leur composition en essences simplifiée montre que les feuillus sont majoritaires dans la zone d'étude (60% de la surface totale du buffer à 1414 m et 73% à 500 m), tandis que la part des résineux varie de 13% à 1414 m à 17% à 500 m. Les peuplements mélangés sont moins représentés et couvrent 5,8% à 1414 m et 7,4% à 500 m.

La répartition moyenne des types de peuplements selon la structure forestière montre que les futaies sont majoritaires aux deux échelles (44% à 1414 m et 56% à 500 m) mais la part des mélanges futaie-taillis est importante (56% et 44%). En revanche, les structure classées en taillis sont peu nombreuses et ne couvrent que 2% de la surface forestière.

Si on décompose encore plus finement les habitats en 10 types, les types de peuplement les plus courants sont les mélanges de futaie de feuillus et taillis (30% à 1414 m et 38% à 500 m), suivis par les futaies de feuillus (27% et 33%), et les futaies de résineux (13 et 17%) ; viennent ensuite les futaies mixtes (4,0% et 5,0%), les mélanges de futaie de conifères et taillis (2,0 et 2,4%), les taillis (2,0 et 2,3%) et en dernier les peupleraies (0,8 et 0,7%).

La répartition des types de peuplement selon le type de propriété foncière est assez différente des valeurs moyennes connues pour la France : les forêts privées sont plus fréquentes que les forêts domaniale à 1414 m (52% contre 43%), mais l'ordre s'inverse en passant à 250 m (38% contre 54%), et la proportion des autres forêts soumises au régime forestier ("comm") reste faible (5% et 8%).

### 3.2.4.3.6 Données floristiques

La nomenclature utilisée est celle de la BDNFFv4.02 ou BDNBE. Si les relevés de l'IFN sont inventoriés durant toute l'année, le nombre de relevés faits en saison de végétation est plus élevé (68% des relevés ayant une date renseignée ont été réalisés entre les mois de Mai et Octobre, cf. Tableau 13). Comme le montre la Figure 9, le pic de richesse totale par relevé est en Juin et le creux en Janvier. Le nombre d'espèces moyen par relevé sur l'ensemble de l'année est de  $15,7 \pm 6,8$  espèces, avec un minimum à 1 et un maximum à 53.

Tableau 13. Moyenne du nombre total d'espèces par relevé en fonction du mois du relevé et nombre de relevés disponibles sur l'échantillon. ND : non déterminé (le mois du relevé n'est pas renseigné dans la BD de l'IFN).

Mois	J	F	M	A	M	J	Jt	A	S	O	N	D	ND	Moy.
RS.totale	12,1	14,4	14,3	15,5	15,9	17,3	16,4	16,6	16,3	16,1	15,7	14,5	13,5	15,7
Nombre de relevés	99	63	111	63	153	207	222	218	227	234	122	141	72	1932

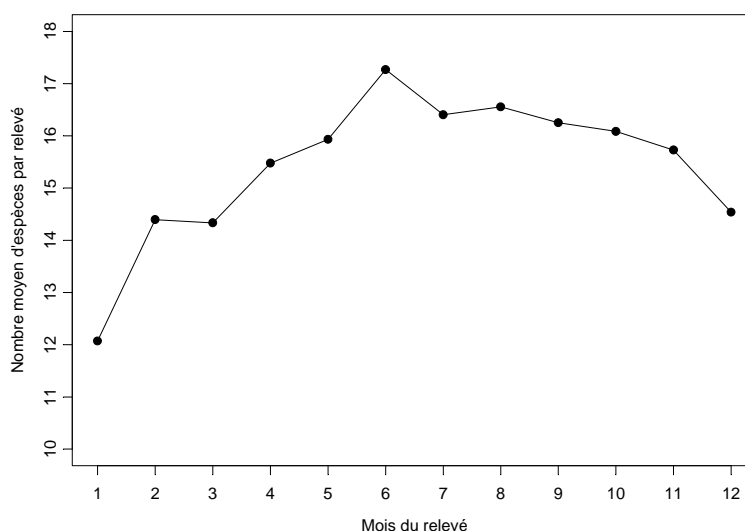


Figure 9. Nombre moyen d'espèces par relevé (RS.totale moyenne) en fonction du numéro de mois du relevé (1 correspond à Janvier et 12 à Décembre).

## Projet Corylus

Au total, 428 taxons ont été échantillonnés : sur ces taxons, 411 sont identifiés à l'espèce et 17 au genre. Dans la mesure où l'on peut émettre l'hypothèse que deux taxons proches sur un même relevé n'ont été confondus, chaque occurrence au sein d'un relevé doit être prise en compte pour calculer la richesse spécifique totale et les richesses par traits de vie si le trait de vie est identifiable. En revanche, dans le cas des traitements statistiques au niveau espèce, seules les 411 espèces ont été retenues.

Parmi les espèces les plus fréquentes, on note : *Corylus avellana* (507 occurrences), *Pinus sylvestris* (529), *Molinia caerulea* (541), *Teucrium scorodonia* (542), *Carex pilulifera* (547), *Hedera helix* (611), *Deschampsia flexuosa* (692), *Fagus sylvatica* (863), *Quercus robur* (875), *Carpinus betulus* (908), *Pteridium aquilinum* (936), *Lonicera periclymenum* (967), *Polytrichum formosum* (980) *Quercus petraea* (1079), *Betula pendula* (1182), *Rubus fruticosus* (1567).

### 3.2.4.3.6.1 Traits de vie des espèces

Nous avons utilisé deux bases de données sur les traits de vie : Julve et Bioflor (<http://www.ufz.de/bioflor/index.jsp>). Les différents traits analysés sont : la forme biologique selon Raunkier, l'appartenance au groupe des graminoides (regroupant les Joncacées, les Cypéracées et les Graminées), l'habitat préférentiel à partir des informations sur les associations dans lesquelles l'espèce est rencontrée (deux sources comparées : Julve et Bioflor), la présence de l'espèce dans des habitats de type "coupe forestière", l'appartenance au groupe des espèces de forêt ancienne (selon Hermy *et al.* 1999), le comportement selon un gradient d'urbanité (Bioflor) ou d'hémérobie (Bioflor), la valeur indicatrice moyenne du relevé pour l'hémérobie (basée sur le même principe que les autres valeurs indicatrices moyennes de type Ecoplant ou Ellenberg), le type de stratégie adaptative de Grime (type CSR, cf. Ellenberg *et al.*, 1992, Hodgson *et al.*, 1995), le mode préférentiel de reproduction, de dispersion et de pollinisation, le poids moyen de la graine et la combinaison poids-longueur de la graine. La construction des groupes au sein de ces différents traits de vie est détaillée dans l'Annexe 5. Des regroupements de classes ont été faits de manière à avoir un nombre suffisant d'espèces et d'occurrence d'espèces pour chaque groupe écologique ou biologique. Les autres préférences écologiques comme le degré d'héliophilie, la qualité de la nutrition azotée et l'acidité du sol ont été intégrées dans les analyses sous la forme d'une valeur indicatrice moyenne.

Tableau 14. Traits de vie utilisés, source d'origine, groupes définis avec, entre parenthèses, le nombre d'espèces du groupe.

Trait de vie	Extrait de	Catégorie et/ou symbole (nombre d'espèces)
Forme biologique	Julve	chaméphyte C (19) ; géophytes G (61) ; hémicryptophytes H (199) ; phanérophytes P (91) ; thérophytes T (19) ; bryophytes B (32) ; indéterminé (7)
Graminoïde	-	Graminoïde (72) ; non-graminoïde (340) ; indéterminé (16)
Habitat préférentiel	Julve	forestière F (109) ; péri-forestière PF (143) ; non-forestière NF (78) hygrophile HYG (52) ; indéterminé (46)
Habitat préférentiel	Bioflor	1F (41) ; 2F-PF (135) ; 3PF (12) ; 4PF-NF (44) ; 5NF (17) ; 6G (94) ; 7HY (4) ; indéterminé (81)
Habitat "coupe forestière"	Bioflor	coupe (87) ; indéterminé (81)
Espèce de forêt ancienne	Hermy	ancien5 (37) ; ancien1 (95)
Urbanité	Bioflor	1 (132) ; 2 (155) ; 3 (52) ; 4 (9) ; 5 (2) ; indéterminé (78)
Hémérobie	Bioflor	1.5 (4) ; 2.5 (196) ; 3 (82) ; 3.5 (36) ; 4 (18) ; 4.5 (12) 5 (3) ; indéterminé (77) hémérobie<3 (200) ; hémérobie=3 (82) ; hémérobie>3 (69)
Stratégie adaptative de Grime	Bioflor	C (144) ; CR (13) ; CS (86) ; CSR (98) ; R (2) ; S (3) SR (3) ; indéterminé (79)
Mode de reproduction	Bioflor	s (112) ; ssv (38) ; sv (187) ; vvs (16) ; indéterminé (75)
Mode de dispersion	Julve	anémochoire (91) ; autochoire (5) ; barochoire (88) ; dyszoochoire (10) ; endozoochoire (58) ; épizoochoire (68) ; hydrochoire (21) ; myrmécochoire (29) ; indéterminé (58)
Mode de pollinisation	Bioflor	anémogame (97) ; autogame (31) auto-/anémogame (8) auto-/entomogame (30) ; entomogame (168) ; entomo-/anémogame (1) ; indéterminé (93)
Poids de la graine	Bioflor	graine légère (58) ; graine moyenne (114) graine lourde (58) ; indéterminé (198)
Longueur de la graine	Bioflor	graine courte (71) ; graine de longueur moyenne (136) ; graine longue (69) ; indéterminé (152)
Poids et longueur de la graine	Bioflor	graine légère et courte (326) ; autre type (326) ; graine lourde et longue (47)

## Projet Corylus

Tableau 15. Statistiques élémentaires des richesses spécifiques par groupe écologique.

Groupe écologique	Min	Moy±écart-type	Max
RS totale	1	15,7±6,8	53
RS chaméphyte	0	1,2±0,9	5
RS géophyte	0	1,2±1,2	8
RS hémicryptophyte	0	5,3±4,0	29
RS phanérophyte	1	6,1±2,8	18
RS bryophyte	0	1,5±1,3	8
RS graminéoïde	0	2,8±2,1	15
RS F	0	7,2±3,5	23
RS PF	0	5,2±3,1	25
RS NF	0	0,8±1,2	14
RS HYG	0	0,7±0,9	8
RS.1F	0	1,4±1,2	9
RS 2F-PF	0	8,6±4,6	32
RS 3PF à 5NF	0	0,4±0,8	11
RS 6G	0	2,5±1,9	12
RS coupe	0	4,1±2,5	19
RS urban1	0	3,0±2,0	17
RS urban2	0	7,7±4,2	31
RS urban3	0	1,9±1,6	14
RS heme<3	0	7,5±3,8	26
RS heme=3	0	4,1±2,2	14
RS heme>3	0	1,3±1,6	11
vim.heme	2,4	2,8±0,1	3,5
RS ancien1	0	4,5±3,7	25
RS ancien5	0	2,2±2,1	15
RS c	1	7,8±3,4	30
RS cs	0	2,9±2,2	17
RS csr	0	2,1±2,1	14
RS s	0	5,2±2,2	14
RS ssv	0	1,8±1,4	8
RS sv	0	5,4±4,1	28
RS vvs	0	0,5±0,7	4
RS anémochore	0	4,1±2,2	15
RS autochore	0	0,2±0,4	2
RS barochore	0	1,4±1,5	10
RS dyszoochore	0	2,0±1,0	5
RS endozoochore	0	3,3±2,2	13
RS épizoochore	0	1,6±1,7	17
RS myrmécochore	0	0,9±1,2	8
RS anémogame	1	7,0±2,8	22
RS entomogame	0	2,9±2,7	18
RS entomogame/anémogame	0	0,2±0,4	2
RS entomogame/autogame	0	1,7±1,6	12
RS hydrogame	0	1,0±0,9	5
RS anémogame BF	0	6,2±2,6	20
RS autogame	0	0,4±0,8	7
RS autogame/entomogame	0	0,4±0,7	5
RS entomogame	0	4,5±3,4	21
RS entomogame/anémogame	0	0,2±0,4	1
RS graine légère	0	1,7±1,4	10
RS graine lourde	0	4,3±2,5	16
RS graine légère et courte	0	0,8±1,1	9
RS graine lourde et longue	0	4,2±2,4	14

## Projet Corylus

Les relevés floristiques présentent les caractéristiques suivantes : ils sont constitués majoritairement d'espèces hémicryptophytes et phanérophtes, sont composés pour moitié de forestières et de péri-forestières selon Julve mais majoritairement d'espèces forestières à péri-forestières selon Bioflor. Le nombre moyen d'espèces pouvant être rencontrées dans les coupes forestières est élevé, ce qui présage sans doute d'une faible discrimination pour ce trait de vie. La distribution des espèces selon les groupes de traits de vie associés à l'urbanité et à l'hémérobie devrait permettre d'analyser la réponse des groupes extrêmes. Les communautés contiennent en moyenne 4,5 espèces de forêt ancienne en prenant la classification la moins restrictive (ancien1).

Les relevés sont composés majoritairement d'espèces compétitrices (type C de Grime), et sont dominés à parts égales par des espèces se reproduisant par voie sexuelle uniquement et par des espèces se reproduisant par voie sexuelle ou végétative. Par ailleurs, les relevés sont dominés par des espèces anémochores et endozoochores. Selon Julve, les relevés sont riches en espèces anémogames et secondairement en espèces entomogames, mais l'écart est moindre entre ces deux catégories selon Bioflor. Malgré une répartition équilibrée des espèces en deux catégories calées sur la distribution du poids et la longueur moyens de la graine sur l'ensemble des espèces (premier et dernier quartiles), la richesse en espèces à graine légère ou à graine légère et courte est beaucoup plus faible que celles de l'autre groupe, ce qui traduit que ces espèces sont moins fréquentes dans l'échantillon.

### 3.2.4.4 Analyses statistiques

#### 3.2.4.4.1 Analyses préliminaires : corrélations entre prédicteurs (cf. Annexe 6)

Nous avons analysé au préalable les corrélations simples entre variables paysagères de manière à détecter et éliminer si possible les variables redondantes et quantifié les corrélations entre indices associés aux mêmes types d'habitats (proportion sur 400 ha, sur 100 ha ou distance proximale). Les corrélations entre variables stationnelles, dendrométriques et paysagères sont importantes à regarder mais cela est un peu plus compliqué dans la mesure où nous avons beaucoup de facteurs pour le type de station et le type de peuplement.

#### 3.2.4.4.2 Démarche et modèles statistiques utilisés pour la réponse de la flore aux facteurs locaux et paysagers

Les effets du paysage environnant sur la biodiversité floristique ont été testés à l'échelle des relevés floristiques (diversité alpha), à trois niveaux :

- (1) sur la richesse spécifique de différents groupes écologiques ou biologiques de la flore ;
- (2) sur la fréquence de chaque espèce.
- (3) sur la composition floristique globale de la communauté ;

La réponse au niveau "groupe écologique ou biologique" (richesse spécifique) repose sur l'utilisation de modèles linéaires à effets mixtes (procédures *lme* de S+). L'analyse de la réponse au niveau "espèce" s'est faite au moyen de régressions logistiques (procédure *glm* sous S+). L'intérêt d'avoir recours à des modèles à effets mixtes réside dans une meilleure prise en compte de la structure de l'échantillonnage, en partie de sa structure spatiale. Cependant, nous n'avons pas appliqué faute de temps de modèle linéaire généralisé à effets mixtes aux analyses par espèce et les modèles sont donc restés, dans ce cas, des modèles à effets fixes.

La réponse au niveau de la composition floristique de la communauté s'est faite par des analyses multivariées de type AFC et ACC (Ter Braak, 1986) au moyen des packages ADE4 sous R et des fonctions *dudi.coa* et *cca* (Chessel *et al.*, 2004).

Quel que soit le niveau analysé, la structure des modèles comprenait lorsque cela a été possible les quatre composantes suivantes (Heikkinen *et al.* 2004) :

- (1) les caractéristiques stationnelles ;
- (2) le type de peuplement forestier apprécié par différentes variables ;
- (3) 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 autres indices de structure paysagère (nombre de taches, longueur des périmètres, hétérogénéité) ;

## Projet Corylus

(4) les facteurs spatiaux, appréhendés par les coordonnées géographiques des relevés (cf. Heikkinen *et al.*, 2004) ou en introduisant un effet aléatoire "région".

Le grand nombre d'indices calculés sur chaque point et la multiplication des échelles soulève le problème du nombre très élevé de prédicteurs, avec le risque sous-jacent de détecter des effets de manière fortuite. Un ratio de 1/20 entre le nombre d'observations et le nombre de prédicteurs est généralement préconisé dans le cas de construction d'un modèle statistique à valeur prédictive (Harrell, 2001), mais on peut retenir un ratio de 1/10 si on ne cherche pas à avoir un modèle prédictif mais simplement explicatif. Ce ratio est néanmoins largement dépassé pour ce volet VIF, puisque le nombre total de prédicteurs locaux et paysagers est d'environ 310 (pour 1932 points).

Pour analyser l'effet des variables paysagères sur la biodiversité floristique, nous avons mené une analyse globale à l'échelle de la zone d'étude sans chercher à découper notre zone d'étude. Le facteur région introduit dans les modèles sur la RS doit permettre de tenir compte des particularités régionales.

### 3.2.4.4.3 Réponse de la richesse spécifique des groupes écologiques ou biologiques

Pour aboutir au modèle global, nous avons procédé en deux étapes :

(1) sélection du meilleur modèle intégrant les effets locaux : station (sol, topographie) et peuplement (essence, âge, ouverture, surface terrière) et un effet aléatoire "region" ; les variables locales ont été sélectionnées pour chaque groupe écologique de la manière suivante :

(1a) test de chacun des paramètres locaux et sélection des paramètres significatifs parmi les 14 variables suivantes : dateco, vim.L, vim.F, vim.pH, vim.N, vim.ST, G, alti, topo, agemax, ppseudo, comp, cpe et ppt.local.simp ; les variables ont été testées sous forme simple et polynomiale ;

(1b) construction du modèle additif à partir des variables significatives de l'étape (1a), puis test des effets de chaque variable du modèle complet ; les variables locales devenues non significatives sont alors enlevées du modèle ; cette étape est reproduite pour aboutir à un modèle allégé où toutes les variables locales sont significatives à  $p=0,05$  ;

(2) ajout de chaque variable paysagère au modèle précédent.

Les modèles ont été sélectionnés sur la base du critère d'Akaike modifié AICc (Lee et Tsai, 1998), en comparant les modèles entre eux et au modèle nul, modèle qui ne tient compte que des effets aléatoires. Cette démarche doit aboutir à un modèle assez robuste, à condition de s'être débarrassé avant des variables redondantes. Par ailleurs, cela se fait au détriment de la mise en évidence d'effets significatifs pour des variables secondaires, c'est-à-dire qui n'auraient d'effets significatifs qu'une fois d'autres variables prises en compte. Mais vu le nombre de prédicteurs à tester, il nous paraît important de procéder à une intégration progressive des prédicteurs dans le modèle par lots de variables.

Pour l'instant, nous n'avons pas eu le temps d'aller plus loin dans la démarche d'analyse : nous n'avons notamment pas encore testé l'effet additif des différentes variables paysagères sur les richesses spécifiques par groupe écologique, mais les résultats variable par variable ne sont pas très concluants.

### 3.2.4.4.4 Réponse au niveau espèce

La réponse de chaque espèce aux variables locales paysagères a été ajustée en utilisant un modèle de régression logistique (eq. 1) :

$$\text{logit}(p_i) = \log\left(\frac{p_i}{1-p_i}\right) = \alpha + \beta_i \cdot X_i + \varepsilon$$

Pour éviter les problèmes d'ajustement des modèles, nous avons supprimé les espèces présentant moins de 40 occurrences et celles présentant plus de 908 occurrences et donc conservé dans toute cette partie des analyses 105 espèces.

#### 3.2.4.4.4.1 **Réponse aux indices paysagers issus de la photo-interprétation**

Toutes les variables paysagères ont été testées en corrigeant pour les effets stationnels à partir d'une sélection des variables stationnelles sur la base du nombre de fois où la variable stationnelle avait un effet significatif sur la fréquence dans des modèles univariés ajustés au préalable. Le même modèle (modèle 2) a été ajusté à chaque espèce. Ensuite, 25 variables issues de la photo-interprétation "var.PI"

## Projet Corylus

ont été ajoutées l'une après l'autre au modèle précédent (modèle 3), puis comparées entre elles et avec le modèle 2 en utilisant l'AICc.

$$\log(p_i) = \varepsilon \quad (\text{modèle 1})$$

$$\log(p_i) = \text{dateeco} + \text{vim.L} + \text{vim.L}^2 + \text{vim.F} + \text{vim.F}^2 + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + G + \text{pppseudo} + \text{comp} + \text{ppt.local.simp} + \varepsilon \quad (\text{modèle 2})$$

$$\log(p_i) = \text{dateeco} + \text{vim.L} + \text{vim.L}^2 + \text{vim.F} + \text{vim.F}^2 + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + G + \text{pppseudo} + \text{comp} + \text{ppt.local.simp} + \text{var.PI} + \varepsilon \quad (\text{modèle 3})$$

Toutes les valeurs de distance ont subi une transformation logarithmique  $y'=\log(y+1)$  pour obtenir une meilleure distribution. Tous les modèles testés se sont limités à tester des effets linéaires sans chercher à tester des relations de forme polynomiale. Nous nous sommes aussi limités pour l'instant à ajuster l'effet de chaque variable paysagère sans chercher à ajuster des modèles additifs. Les variables paysagères significatives ont été sélectionnées en considérant un écart d'AICc d'au moins 5 entre les modèles 3 et 2.

Plusieurs profils de réponse ont été définis sur la base des résultats de ces modèles en considérant le signe de la réponse aux différents types d'habitats à l'échelle paysagère : nous avons déterminé un profil positif, neutre ou négatif dès lors que l'espèce répondait à au moins un des indices liés aux 5 types d'habitats suivants : milieu avec façons culturales, coupe, peuplement jeune et peuplement adulte, et avons aussi ajouté la réponse à la distance à la lisière. Par exemple, une réponse négative de l'espèce à l'effet de la distance proximale à la coupe et/ou à la quantité de coupes sur 100 ou 400 ha conférerait à l'espèce un comportement d'espèce favorisée par les coupes à l'échelle du paysage.

A partir de la combinaison des réponses à ces types d'habitat et à la lisière du massif, nous avons pu établir 7 profils de réponse à la composition du paysage :

- espèce favorisée par la quantité de milieux extra-forestiers dans le paysage ;
- espèce favorisée par la quantité de coupes dans le paysage ;
- espèce favorisée par la quantité de coupes et de peuplements jeunes dans le paysage ;
- espèce favorisée par la quantité de peuplements jeunes dans le paysage ;
- espèce préférant par la quantité de milieux intra-forestiers dans le paysage ;
- espèce préférant par la quantité de peuplements adultes dans le paysage ;
- espèce généraliste.

Les groupes d'espèces formés *a posteriori* n'ont pas encore été comparés au regard des différents traits de vie. Des groupes d'espèces ont aussi été formés *a posteriori* par rapport à la réponse des espèces à la proximité des routes de nature différente.

### 3.2.4.4.2 Réponse aux indices paysagers liés à la composition en essences

Deux séries de modèles ont été comparés :

- la première avec la date du relevé (dateeco) ;
- la seconde série avec la date du relevé (dateeco) et la vim pour le pH (vim.pH).

Pour chaque série, neuf modèles ont été comparés qui intègrent selon le cas et de différentes manières (forme additive ou avec interaction) la composition en essences locale simplifiée en deux classes "feuillus" ou "conifères" ("comp2") et la composition en essences du paysage environnant (feuillus ou conifères) dans le buffer R=1414 m. Les deux indices paysagers n'ont pas été mis ensemble dans le même modèle étant donné leur niveau de corrélation ( $R=-0,63$ ,  $p<0,0001$ ). Les neuf modèles comparés par AIC sont précisés ci-dessous avec une écriture simplifiée :

$$\log(p_i) = \varepsilon \quad (\text{modèle 1})$$

$$\log(p_i) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \varepsilon \quad (\text{modèle 2})$$

$$\log(p_i) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{comp2} + \varepsilon \quad (\text{modèle 3})$$

$$\log(p_i) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{surf.feui.1414} + \varepsilon \quad (\text{modèle 4})$$

$$\log(p_i) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{surf.coni.1414} + \varepsilon \quad (\text{modèle 5})$$

$$\log(p_i) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{comp2} + \text{surf.feui.1414} + \varepsilon \quad (\text{modèle 6})$$

$$\log(p_i) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{comp2} + \text{surf.coni.1414} + \varepsilon \quad (\text{modèle 7})$$



## Projet Corylus

$$\log(\pi) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{comp2} * \text{surf.feui.1414} + \varepsilon \quad (\text{modèle 8})$$

$$\log(\pi) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{comp2} * \text{surf.coni.1414} + \varepsilon \quad (\text{modèle 9})$$

Afin de simplifier l'analyse et la détermination des profils de réponse, nous n'avons pas encore testé de modèle avec les indices de surface sous une forme polynomiale. Cette réponse correspondrait à un maximum ou minimum de fréquence de l'espèce pour une quantité intermédiaire de feuillus ou de conifères à l'échelle du paysage, ce qui est tout à fait plausible.

Le modèle avec l'AIC le plus faible a été considéré comme le plus parcimonieux et été sélectionné pour chaque espèce. Néanmoins, si un modèle plus simple possédait un AIC supérieur de moins de 10 points à l'AIC le plus faible, le modèle plus simple a été sélectionné. Par exemple, lorsque le modèle 8 était sélectionné, nous avons regardé l'écart d'AIC avec les modèles plus simples : modèle 6, 4, 3 ou 2 voire modèle nul (modèle 1) à l'extrême. Idem pour le modèle 9 comparé au 7, 5 3 ou 2. Idem pour le modèle 6 (resp. 5) comparé aux modèles 4 ou 2 (resp. 5 ou 2).

Ensuite, les coefficients du modèle retenu par comparaison des AIC des modèles emboîtés ont servi à déterminer le profil de réponse des espèces aux facteurs environnementaux. La préférence locale a été déterminée à partir du coefficient associé à "comp2" et la préférence au niveau paysage a été déterminé par le signe du coefficient associé à "surf.feui.1414" ou "surf.coni.1414" : un coefficient positif pour "surf.feui.1414" indiquait que l'espèce préfère les feuillus et un coefficient négatif le contraire (et inversement pour le coefficient associé à "surf.coni.1414"). Comme plusieurs modèles étaient concurrents, nous avons aussi regardé le modèle symétrique pour apprécier la cohérence de la réponse au facteur paysager, avec l'hypothèse suivante : si l'espèce répond positivement à la quantité de feuillus au niveau paysage, il est attendu qu'elle réponde de manière négative à celle de conifères. Cependant, la réponse n'est pas systématiquement celle attendue car il s'agit d'une corrélation forte entre les deux indices paysagers mais pas davantage. Lorsque la réponse était incohérente, nous avons regardé si le modèle symétrique était retenu par l'AIC : si le modèle symétrique était significatif, nous avons considéré que l'espèce répondait de manière incohérente au facteur paysager ; si le modèle symétrique n'était pas significatif, la préférence est restée définie avec le modèle sélectionné. Nous avons aussi examiné la cohérence de la réponse entre le niveau local et paysager lorsque le modèle sélectionné combinait les deux effets (modèles 6 à 9). Nous avons donc défini neuf profils de réponse au facteur "composition en essences" :

- espèce indifférente (local ou paysage) ;
- espèce préférant les feuillus au niveau local ;
- espèce préférant les feuillus au niveau paysage ;
- espèce préférant les feuillus au niveau local et au niveau paysage ;
- espèce préférant les conifères au niveau local ;
- espèce préférant les conifères au niveau paysage ;
- espèce préférant les conifères au niveau local et au niveau paysage ;
- espèce présentant une interaction entre les préférences locale et paysagère (profil à interaction) ;
- espèce présentant une préférence de même sens pour les feuillus et les conifères au niveau paysage ou espèce à préférences locale et paysagère opposées.

Les résultats obtenus avec les deux séries de modèles (avec ou sans correction par vim.pH) ont été croisés pour voir combien et quelles espèces changeaient de comportement.

### 3.2.4.4.5 Analyse de la réponse de la composition floristique par analyse multivariée (AFC et ACC)

Afin de compléter les analyses précédentes, nous avons soumis le tableau floristique à une analyse factorielle des correspondances puis à plusieurs analyses canoniques des correspondances en couplant le tableau floristique à différents tableaux de variables écologiques.

1- Dans une première étape, sept ACC ont été appliquées successivement sur (1) les facteurs locaux puis les indices issus de la photo-interprétation, ceux liés à la composition en essences, (3) à la classification forêt / forêt ouverte / lande / autre, (4) à la structure forestière, (5) aux types nationaux et (6) aux types fonciers. Pour chaque ACC, nous avons appliqué un test de permutation des données avec 999 répétitions (fonction *randtest* avec ADE4 sous R) pour vérifier si les prédicteurs sont globalement significatifs. Les tests étaient toujours significatifs à  $p=0,001$ . Pour chaque ACC, nous avons calculé la part d'inertie expliquée en divisant la somme des valeurs propres de l'ACC par la

## Projet Corylus

somme des valeurs propres de l'AFC (ratio entre les valeurs propres de l'analyse avec contrainte et sans contrainte). Cette méthode "automatique" n'est sans doute pas optimale car elle ne sélectionne ni les valeurs propres du côté de l'ACC ni celles du côté de l'AFC. Chaque ACC a permis de sélectionner une liste réduite des meilleurs prédicteurs à partir du dépouillement de l'ACC, c'est-à-dire des corrélations observées des prédicteurs avec les axes de l'ACC.

2- Dans une seconde étape, nous avons couplé les ACC avec facteurs locaux aux 6 autres ACC avec les facteurs paysagers afin de quantifier les parts respectives des effets locaux et paysagers dans l'explication de la variabilité de la composition floristique des relevés. Pour décomposer la variance, nous avons procédé de la façon suivante :

- Soient a, b et c les parts respectives d'inertie des ACC du tableau floristique en fonction des facteurs locaux, des facteurs paysagers et de l'ensemble des variables. La part propre de chaque groupe de variables se calcule simplement :

- Part propre liée aux facteurs locaux = c-b
- Part propre liée aux facteurs paysagers = c-a
- Part commune = a+b-c

3- Dans une troisième étape, nous avons testé si la part d'inertie expliquée par les facteurs paysagers variait selon la taille du buffer et selon le type d'indice paysager utilisé. Nous avons donc complété ou repris les ACC précédentes en appliquant pour chaque classification l'analyse sur les mêmes indices aux différentes échelles ou sur différents indices aux mêmes échelles, à l'exception de la distance proximale où tous les habitats identifiés ne sont pas identiques.

### - Comparaison entre échelles :

Pour les indices issus de la photo-interprétation, nous avons comparé les résultats pour les buffers carrés : S=25/36, 100 et 400 ha. Pour les autres classifications issues de la carte forestière de l'IFN, nous avons comparé les 4 buffers circulaires : R=250, 500, 1000 et 1414 m. Pour les classifications "forêt/forêt ouverte/lande/autre", "composition en essences", "structure forestière" et "propriété foncière", les indices utilisés à chaque échelle sont la surface, le périmètre et le nombre de taches.

### - Comparaison entre types d'indices :

Pour les indices issus de la photo-interprétation, nous avons comparé les indices de surface et les distances proximales. Pour la classification "types nationaux", les indices de surface et de nombre de taches ont été comparés.

#### 3.2.4.4.6 Questions soulevées par les analyses statistiques

Dans la démarche choisie, nous devons rencontrer (et avons effectivement rencontré) deux difficultés principales :

- *Comment corriger le mieux possible la variabilité stationnelle ?*

Les caractéristiques stationnelles ont été intégrées de deux manières complémentaires : (a) en utilisant des indices abiotiques (sol, topographie) (b) en utilisant des indices floristiques basés sur les valeurs indicatrices d'Ellenberg ou Ecoplant (Gégout *et al.*, 2003, Gégout *et al.*, 2002), comme proposé par Brunet *et al.* (2000) ou Svenning et Skov (2002). Le recours à une vim (valeur indicatrice moyenne) ne nous posait pas de problème au départ, même si le calcul est basé sur la composition floristique du relevé, qui est aussi le compartiment étudié. On pourrait dire que l'approche est tautologique, mais elle ne l'est pas complètement car pour calculer la vim, on utilise une information extérieure (liste des VI). Néanmoins, suite à différentes analyses, il semblerait que la correction préalable par les vim des variations de RS et de fréquence des espèces conduisent à rendre des effets paysagers non significatifs, ce qui peut s'interpréter soit par le fait qu'une partie des effets paysagers est intégrée à tort dans la correction par les vim, soit qu'il y a corrélation entre les vim (et donc les facteurs stationnels locaux) et la composition et la structure du paysage. Nous n'évacuons pas la présence de biais dans l'échantillonnage liée à la dépendance entre les caractéristiques du paysage environnant et les types de stations, y compris à cette échelle de travail. Le fait que la vim soit basée sur la composition floristique peut engendrer des artéfacts que l'on peut illustrer de la manière suivante : faisons l'hypothèse qu'à type de station (sol, climat) et type de peuplement local (couvert, G, âge, composition en essences, structure) constants, le paysage a un effet sur la composition floristique par

## Projet Corylus

le biais de la quantité de zones ouvertes : le fait d'avoir un paysage avec beaucoup de coupes va favoriser la présence d'espèces héliophiles ou neutrophiles alors que le couvert local est fermé et la station de type acidophile : le calcul de la vim intègre ces changements en donnant une vim.pH et une vim.L plus élevée qu'attendue ; la conséquence est une absorption de la variabilité liée au paysage et peut être attribuée à tort aux facteurs locaux.

- *Comment bien prendre en compte la structure spatiale des données ?*

Au début du projet, nous avons réfléchi à deux types de modèles : un modèle hiérarchique (basé sur un effet "massif" plus éventuellement des niveaux supérieurs : département, région naturelle...) et un modèle marginal où l'on prend en compte la position des points selon leurs coordonnées avec là aussi deux possibilités : (a) prise en compte des coordonnées en effets fixes ou (b) prise en compte de la position des points dans la structure des résidus. La manière de prendre en compte la structure spatiale dans les modèles statistiques est une question actuellement assez débattue en écologie. Plusieurs papiers récents soulignent la nécessité de tenir compte de cette autocorrélation spatiale dans les analyses des facteurs explicatifs de la biodiversité (Lichstein *et al.*, 2002, Bahn *et al.*, 2006, Barbaro *et al.*, 2007). Néanmoins, lors du comité de thèse de C. Avon (thèse Cemagref sur le projet Corylus), nous avons conclu que la modélisation spatiale ne semblait nécessaire que pour des cas où les relevés sont relativement proches (de l'ordre de quelques dizaines de m). Or, dans notre cas, les relevés sont distants de plusieurs centaines de mètres (maille 1140 m en moyenne, avec dans quelques départements des mailles renforcées avec doublement des points). De plus, la prise en compte de l'autocorrélation spatiale s'avère d'autant plus utile qu'il y a peu de facteurs explicatifs. Or, nous disposons ici d'un grand nombre de facteurs caractérisant le paysage ; la composante spatiale est donc probablement suffisamment intégrée dans les modèles testés.

Par conséquent, nous avons choisi dans un premier temps de mener une approche simple et de recourir aux modèles hiérarchiques à effets mixtes en mettant le facteur "Region" en effet aléatoire.

### **3.2.4.5 Synthèse des résultats et discussion**

Pour faciliter la lecture, nous avons mis la présentation détaillée des résultats dans l'Annexe 7 et nous en présentons ici la synthèse.

#### **3.2.4.5.1 Principaux gradients de paysages influençant la flore forestière**

Grâce aux ACC et aux analyses au niveau espèce, nous avons identifié plusieurs gradients de composition floristique associés aux gradients de structure et de composition du paysage environnant les relevés IFN (Tableau 16).

Le premier gradient paysager oppose les communautés d'intérieur et d'extérieur forestier (Tableau 16). Ce gradient a déjà été identifié dans un autre volet du projet et a fait l'objet d'analyses sur un échantillon plus important. Ce gradient pourrait s'expliquer à la fois par un déplacement de la lisière vers l'extérieur du massif ancien mais aussi par l'influence positive de la quantité d'habitats ouverts extra-forestiers dans le paysage. L'existence d'un gradient depuis la lisière vers le cœur s'expliquerait par l'envoi de graines d'espèces non forestières ou péri-forestières de ces milieux ouverts vers les milieux forestiers ; cependant, les résultats observés sur le groupe des péri-forestières ne confirment pas cette hypothèse car la surface de milieux avec façons culturales ou la proximité de la lisière ont des effets négatifs sur la richesse de ce groupe. Les analyses ne permettent pas de bien faire la part des choses, car les deux indices "distance à la lisière" et "surface d'habitats cultivés" sont corrélés dans la mesure où les milieux avec façons culturales sont largement surreprésentés dans les zones extra-forestières. Pour ce faire, il faudrait rendre plus indépendants les deux paramètres, ce qui supposerait par exemple d'échantillonner moins de zones rurales et davantage de forêts à proximité de zones urbaines.

Le second gradient de paysage oppose des paysages contenant des stades ouverts et/ou jeunes à des zones contenant des peuplements plus âgés et en général plus fermés (Tableau 16). Ce résultat sur le rôle des ouvertures intra-forestières à l'échelle du paysage sur la flore forestière n'avait pas été observé jusqu'ici. Plusieurs travaux indiquaient qu'un grand nombre d'espèces sont favorisées par l'ouverture et que peu d'espèces sont défavorisées par l'ouverture et l'exploitation (Brunet *et al.*, 1996, Deconchat et Balent, 2001, Gosselin et Bergès, 2004, Ruben *et al.*, 1999), tandis que d'autres travaux délivrent des

résultats plus préoccupants (Godefroid *et al.*, 2005, Hannerz et Hanell, 1997). D'autre part, la composition et la richesse des communautés évoluent au cours du cycle sylvicole en lien avec l'augmentation du volume sur pied (Chevalier, 2003, Howard et Lee, 2003). On peut ainsi identifier des espèces de début, de milieu et de fin de cycle (Zobel, 1989, Godefroid *et al.*, 2005). En plus de ces effets locaux qui restent prépondérants sur la présence des espèces, nous avons mis en évidence des effets du paysage au travers des surfaces de coupes et de peuplements jeunes d'un côté ou de peuplements adultes de l'autre (Tableau 16). Nous avons identifié un nombre plus important d'espèces favorisées par la présence de coupes et de peuplements jeunes à l'échelle du paysage (23 espèces) que d'espèces favorisées par les peuplements adultes (3 espèces) ; cette tendance est similaire à celle observée pour les effets locaux, où la richesse spécifique diminue avec l'âge du peuplement et son degré d'ouverture. Les effets paysagers soulignent ainsi que la flore forestière se maintient par les ouvertures aussi bien à l'échelle locale que paysagère. Ces tendances sont partiellement retrouvées sur la réponse des groupes écologiques, puisque les forestières ne répondent de manière significative à aucune composante paysagère intra-forestière, tandis que les péri-forestières sont favorisées par les coupes et les peuplements jeunes. Néanmoins, ce résultat suggère plutôt que le bénéfice des ouvertures intra-forestières va plus à la flore non typiquement forestière qu'à la flore forestière. Les analyses menées ne sont pas abouties car nous n'avons pas testé au niveau espèce de forme de réponse polynomiale (avec optimum) ; ce type de réponse indiquerait un seuil de quantité de coupes ou de milieux jeunes en forêt au-delà duquel certaines espèces typiquement forestières pourraient être pénalisées.

Tableau 16. Comportement préférentiel des espèces analysées vis-à-vis de la lisière forestière, des routes et de la composition du paysage environnant (ouvert/fermé, feuillus/résineux).

Nombre d'espèces végétales analysées	214
Nombre d'espèces préférant les lisières ou favorisées par les milieux ouverts avec façon culturales	8
Nombres d'espèces préférant les paysages forestiers et :	41
- Favorisées par la présence de coupes et/ou de peuplements jeunes	23
- Favorisées par des peuplements adultes	3
- Indifférentes	15
Nombre d'espèces ne réagissant pas à la composition du paysage	56
Nombre d'espèces se tenant éloignées des routes	3
Nombre d'espèces fréquemment rencontrées en bord de route (chemins, routes empierrées et goudronnées)	10
Nombre d'espèces préférant les feuillus (à l'échelle du paysage)	17
Nombre d'espèces préférant les résineux (à l'échelle du paysage)	3

Le troisième gradient oppose assez nettement les communautés favorisées par des paysages de feuillus et celles associées à des paysages de résineux (Figure 10). Les travaux sur le rôle de la composition en essences du peuplement sur la diversité floristique ont souligné des différences de réponse des espèces au niveau local, du moins entre feuillus et résineux (Beatty, 1984, Gosselin, 2004, Barbier *et al.*, 2008). Ainsi, la plupart des travaux comparent des peuplements feuillus et résineux et indiquent une diversité globalement plus élevée sous feuillus (Hill, 1979, Peterken, 2001) ou des différences de composition floristique entre feuillus et conifères (Whitney et Foster, 1988, Kirby, 1988, Légaré *et al.*, 2001, Svenning et Skov, 2002, Barbier *et al.*, 2008). Nos résultats indiquent que la composition en essences peut avoir en plus un effet significatif à l'échelle du paysage. Les analyses à l'échelle de l'espèce ont permis d'identifier 17 espèces qui préfèrent les paysages composés de feuillus et 6 espèces qui aiment davantage les paysages composés de résineux (Tableau 16). Ce comportement tient compte des effets locaux, notamment du pH du sol. Les espèces préférant les zones à feuillus sont des espèces neutrophiles à neutrocalcicoles tandis que celles préférant les zones de résineux sont des acidiphiles. De plus, 12 des 17 espèces préférant les paysages feuillus sont des espèces de forêts anciennes. Il est intéressant de noter aussi que le nombre d'espèces préférant les feuillus ou les résineux à l'échelle du paysage est plus élevé que le nombre d'espèces préférant les feuillus ou les résineux au niveau local.

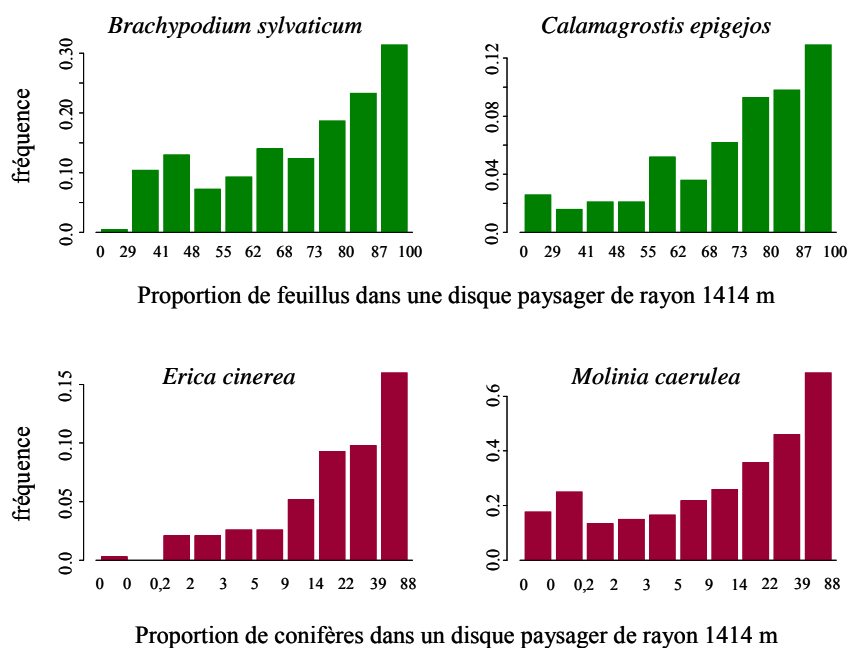


Figure 10. Probabilité de présence observée de *Brachypodium sylvaticum* et de *Calamagrostis epigejos* en fonction de la proportion de feuillus dans le paysage (sur un disque paysager de rayon  $R=1414$  m) et de *Erica cinerea* et *Molinia caerulea* en fonction de la proportion de conifères dans le paysage (même type de disque).

Le quatrième gradient est lié à la structure des peuplements : il oppose les paysages composés de futaie et ceux composés de mélange de futaie et taillis. Il est possible qu'au travers de cet effet structure se cachent des effets de l'âge et de l'ouverture des peuplements et/ou des effets de la composition en essences, puisque les deux facteurs sont en partie liés au type de structure. L'ACC nous indique cependant que l'effet "structure forestière" seul explique une part propre significative de l'inertie totale du tableau floristique (1,1%), tandis que la typologie "feuillus/résineux" explique 0,72% et que les indices issus de la PI explique 1,2%. La mise en commun des 3 typologies accroît d'ailleurs la part de variance qui atteint 2,4% en combinant PI et types nationaux. Les mécanismes expliquant le rôle joué par la structure autres que ceux liés à l'âge et au type d'essences restent à déterminer.

En revanche, l'effet de la densité des routes (quel que soit leur nature) a un rôle plus limité sur la flore forestière, avec un nombre d'espèces favorisées par la proximité des routes goudronnées ou empierrées plus élevé que le nombre d'espèces défavorisées. Ces résultats tendent à pondérer l'effet globalement négatif des linéaires signalé dans la littérature. En effet, les routes peuvent créer des lisières très contrastées et séparer nettement des taches écologiquement proches (Forman et Alexander, 1998). A surface d'habitat donnée, les routes ont un effet négatif sur la surface d'habitat-cœur, c'est-à-dire de la zone forestière située à une certaine distance de la route et qui constitue l'habitat de certaines espèces qualifiées d'intérieur forestier (Forman et Alexander, 1998, Fahrig, 2003, Findlay et Houlihan, 1997). A l'inverse, ce sont aussi des barrières qui empêchent ou limitent fortement le mouvement d'espèces entre taches (Forman et Alexander, 1998, Gosselin, 2004, Findlay et Houlihan, 1997). Mais ce réseau qui constitue un ensemble de milieux ouverts particuliers (talus, fossés, accotements) maintenus dans une phase de début de succession (donc source d'espèces péri-forestières ou non-forestières, d'annuelles et de bisannuelles) peut être vu de manière positive comme un conduit de dispersion pour certaines forestières généralistes (Mitchell et Kirby, 1989). Ce rôle de conduit pourrait être invoqué pour expliquer la réponse positive de certaines espèces à la proximité de la route. L'effet de la densité de route ne semble pas varier selon la nature de la route (goudronnée, empierrée, en terre). L'effet des routes sur la composition floristique porte jusqu'à une faible distance en forêt (15 m selon Watkins *et al.*, 2003), quoique jusqu'à 200 m dans les cas des landes (Angold, 1997) et jusqu'à 1000 m dans le cas des zones humides (Findlay et Houlihan, 1997). Un travail parallèle réalisé dans le cadre de la thèse de C. Avon (Avon *et al.*, 2010) sur l'effet des routes forestières par des transects perpendiculaires à la route indique aussi une faible portée d'effet lisière liée à la route, inférieure à 5 m. Néanmoins, du fait de l'effet des lisières multiples (Harper *et al.*, 2007, Li *et al.*, 2007), il se

## Projet Corylus

pourrait que l'effet des routes ne soit pas bien apprécié par la distance proximale et qu'il soit nécessaire de mesurer la densité surfacique pour mieux apprécier cette pression humaine.

### 3.2.4.5.2 Poids des facteurs paysagers dans les variations de composition floristique par rapport aux facteurs locaux

Le poids relatif des facteurs paysagers dans l'explication de la réponse des communautés floristiques forestières reste très inférieur au poids des facteurs locaux (type de station et le type de peuplement forestier), ce qui signifie que la qualité d'habitat locale prévaut largement sur la configuration spatiale des habitats pour la flore dans notre échantillon. Ainsi, les décompositions de l'inertie totale du tableau floristique expliquée par des facteurs environnementaux effectuées par le biais d'ACC indiquent que la part des facteurs locaux dans l'inertie expliquée varie de 61 à 64%, celle des facteurs paysagers de 14 à 17%, la part commune étant stable à 22%. Le ratio entre local et paysager varie ainsi de 3,6 à 4,6.

### 3.2.4.5.3 Echelle d'action du paysage

La magnitude de l'influence du paysage environnant est d'autant plus forte que le paysage est mesuré sur un grand buffer (rayon maximal de 1414 m soit 628 ha). Ce résultat est retrouvé dans d'autres publications mais il dépasse nettement le rayon potentiel de dispersion des plantes forestières ; ce résultat mérite d'être analysé en détail, car des problèmes statistiques peuvent exister : en effet, la proportion de paysages partagés entre points proches augmente vite avec la taille croissante des buffers.

### 3.2.4.5.4 Choix de l'approche

L'approche menée sur le rôle de la mosaïque extra- et intra-forestière sur la flore est basée sur la composition et la quantité d'habitats disponibles à l'échelle du paysage, mais aborde peu la structure de la matrice paysagère, sauf au travers des distances proximales. Il serait utile de prolonger l'analyse par le calcul d'indices plus fins tenant compte à la fois de la surface des taches et de la distance de la tache au point, mais aussi de la forme des taches. Ces analyses sont en cours. Par ailleurs, au vu de l'importance (déjà connue) des facteurs locaux liés au type de station et du rôle de la composition en essences à l'échelle du paysage, des approches pourraient être menées en se basant sur une analyse plus fine de la configuration spatiale d'habitats croisant types de station et types de peuplement.

## 3.2.4.6 **Conclusions et perspectives**

Plusieurs conclusions peuvent être tirées de cette partie.

(1) Nous avons pu mettre en évidence par ACC plusieurs gradients de composition spécifique associés aux gradients de composition du paysage suivants : le premier oppose les communautés d'intérieur et d'extérieur forestier (lisière *versus* cœur de massif, déjà identifié dans une autre partie du projet) ; le second oppose des communautés de paysages contenant des stades ouverts et/ou jeunes à des communautés de zones contenant des peuplements plus âgés et en général plus fermés ; le troisième oppose assez nettement les communautés favorisées par des paysages de feuillus et celles plus associées à des paysages de résineux ; le quatrième oppose les paysages composés de peuplements de futaie et ceux composés de mélange futaie-taillis. En revanche, l'effet de la densité de routes joue un rôle plus limité sur la flore forestière et plutôt positif sur la richesse, ce qui contredit nos hypothèses de départ. Des analyses au niveau spécifique ont permis d'identifier pour l'instant les espèces qui répondaient aux trois premiers gradients paysagers.

(2) Les analyses de la réponse de la richesse spécifique des groupes écologiques basés sur les traits de vie des espèces (préférences écologiques) aux deux premiers gradients (habitats ouverts et âge des peuplements forestiers) montrent rarement des résultats en cohérence forte avec nos hypothèses de travail, ce qui pourrait s'expliquer par la fiabilité relative des traits de vie ou en raison des problèmes statistiques rencontrés. L'analyse des autres traits de vie (mode de dispersion, taille et poids des graines, vecteur de pollinisation, durée de vie des espèces et stratégie adaptative) et de la réponse aux autres gradients de paysage n'a pas encore été réalisée.

## Projet Corylus

(3) Le poids relatif des facteurs paysagers dans l'explication de la réponse des communautés floristiques forestières reste inférieur au poids des facteurs locaux (type de station et le type de peuplement forestier), ce qui signifie que la qualité d'habitat locale prévaut largement sur la structure et la composition de la mosaïque paysagère pour la flore dans notre échantillon.

(4) Quelles que soient les typologies paysagères utilisées, la magnitude de l'influence du paysage environnant est d'autant plus forte que le paysage est analysé sur un grand buffer (rayon maximal de 1414 m soit 628 ha). Ce résultat est retrouvé dans d'autres publications mais dépasse nettement le rayon habituel de dispersion des plantes forestières.

Nous avons identifié des applications de ce travail dans le cadre de la gestion et du suivi des forêts. Les résultats sur le rôle des ouvertures au niveau du paysage sur la flore montrent qu'elles constituent des sources potentielles de graines à l'échelle du paysage pour la plupart des espèces forestières. Les habitats ouverts ou les habitats jeunes (coupes de régénérations, fourrés, gaulis, jeunes et très jeunes plantations, clairières, trouées de chablis) ne sont pas cartographiés par l'IFN et sont pour l'instant rattachés au type de peuplement adulte correspondant. La typologie actuelle de l'IFN pourrait utilement évoluer vers une typologie plus fonctionnelle sur le plan écologique et intégrer le stade de succession dans la cartographie. Les résultats significatifs portant sur l'effet de la composition en essences du paysage (feuillus et résineux) pourraient être affinés par type d'essences. Or, il manque à l'heure actuelle une typologie nationale plus fine des essences majoritaires quels que soient les types de structure. Il est possible de réaliser cette séparation pour les futaies mais pas pour les autres types de structure (mélange futaie-taillis notamment, très fréquente en plaine).

Néanmoins, le travail de photo-interprétation constitue un facteur limitant pour une cartographie exhaustive plus fine. L'apport des logiciels de segmentation des images (E-cognition, GRASS) pour réduire le temps d'acquisition de ces données serait une voie à creuser. Les cartes plus fines des types de peuplement réalisées en forêt soumise par l'ONF pourraient aussi être valorisées dans ce but.

En revanche, les retombées du projet en termes d'indices paysagers à calculer par l'IFN sont pour l'instant relativement limitées.

### ***3.3 Etude des déterminants paysagers de l'avifaune***

#### ***3.3.1 Rôle de la densité de haies sur les oiseaux forestiers à l'échelle de la France entière (hors zone alpine et méditerranéenne)***

##### ***3.3.1.1 Introduction***

La perte d'habitats constitue une menace pour la survie de nombreuses espèces et est reconnue comme l'une des causes les plus importantes de perte de biodiversité au niveau mondial (Diamond, 1989; Fischer and Lindenmayer, 2007). Les principaux effets de la perte d'habitats sur la dynamique des populations sont d'accroître l'instabilité temporelle et l'isolement spatial des individus dans les fragments restants (Fahrig, 2003). Pour compenser ces effets négatifs, les biologistes de la conservation préconisent d'améliorer les mouvements d'individus entre fragments et pour cela de mettre en place des corridors écologiques (Hanski, 1994, Bennett, 1999). Même s'il existe aujourd'hui des preuves nettes que les corridors améliorent le mouvement des individus d'une espèce donnée (Tewksbury *et al.*, 2002, Gillies et Clair, 2008, Gilbert-Norton *et al.*, 2010), leur capacité à vraiment assurer la viabilité des populations est un point qui reste encore largement débattue (Dunning *et al.*, 1992, Simberloff *et al.*, 1992). Nous n'avons pas de preuves solides d'un réel effet positif des corridors sur la viabilité des populations (Davies et Pullin, 2007), et une étude récente sur la dynamique des communautés d'amphibiens a même montré que la connectivité peut accroître le taux d'extinction des espèces, ce qui contredit l'hypothèse d'un effet compensateur des corridors (Werner *et al.*, 2007).

Dans ce contexte, il est important de bien évaluer les bénéfices pour la conservation que l'on peut tirer de la mise en place de corridors (tel que par exemple la plantation de haies). Dans ce travail, nous avons testé si les haies, considérées comme des corridors boisés, influencent la dynamique des communautés d'oiseaux forestiers. Cependant, la dynamique des communautés ne dit rien sur l'identité des espèces favorisées ou défavorisées par les corridors. Par conséquent, nous avons aussi testé l'effet des haies sur la composition des communautés d'oiseaux. En particulier, nous avons considéré que les espèces spécialistes sont plus affectées par la perte et la fragmentation des habitats que les généralistes (Boulinier *et al.*, 1998; Devictor *et al.*, 2008). Ainsi, nous avons testé si les haies ont un effet positif sur la richesse spécifique des oiseaux forestiers et en particulier sur celle des espèces spécialistes (Julliard *et al.*, 2006). Ces questions ont été abordées en utilisant les données du réseau STOC et de l'IFN, ce qui garantit de disposer de larges gradients de fragmentation forestière et de densité de haies. Le test de l'effet des haies sur la dynamique et la composition spécifique des communautés a tenu compte des différences de contexte paysager (surface de forêt, fragmentation *sensu stricto* et isolement). De plus, comme l'efficacité des corridors dépend de la disponibilité des taches sources et cibles (Falcy et Estades, 2007), nous avons fait l'hypothèse que l'effet des haies variait selon la surface forestière et le degré d'isolement.

##### ***3.3.1.2 Matériels et Méthodes***

###### ***3.3.1.2.1 Données oiseaux***

Les données sur les oiseaux nicheurs proviennent du réseau STOC (Suivi Temporel des Oiseaux Communs, cf. Figure 11), programme lancé en France au printemps 2001 (Jiguet *et al.*, 2007). Dans ce dispositif, des ornithologues bénévoles comptent tous les individus visibles et chantants sur des points permanents. Les sites étudiés ont une superficie de 2x2 km et sont choisis au hasard pour chaque observateur dans un rayon de 10 km autour d'une localité déterminée par le volontaire. Les observateurs effectuent 10 points d'écoute de 5 min dans chaque carré, deux fois par printemps, à savoir une fois avant et une fois après le 8 mai, avec quatre à six semaines entre les deux sessions, avec des points séparés d'au moins 300 m. Pour être validés, les points d'écoute doivent être répétés chaque année par le même observateur sur les mêmes points, environ à la même date, et au même moment de la journée.



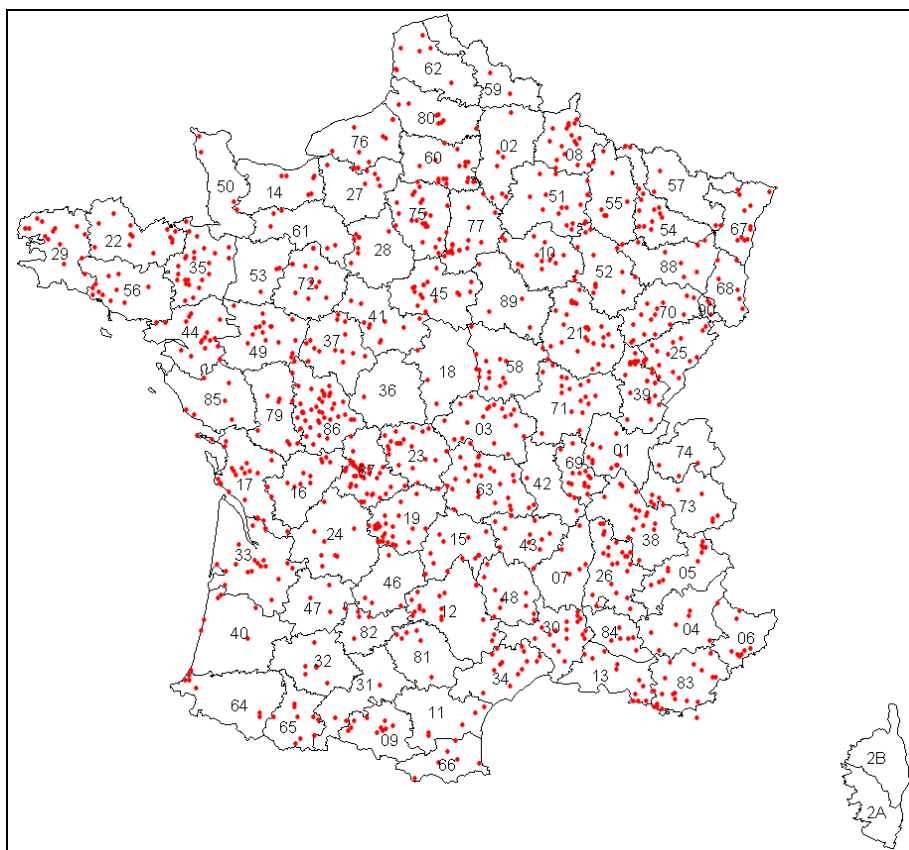


Figure 11. Carte de localisation des 1036 points d'écoute du Réseau STOC (Tâche 3).

Parmi ces points, nous avons exclu les carrés situés dans les zones biogéographiques alpines et méditerranéennes qui sont marginales en France et qui contiennent des habitats forestiers très différents de ceux des zones de plaines et collines. Ensuite, nous avons sélectionné 685 carrés qui ont été inventoriés au moins deux années de suite et qui contenaient au moins deux points dans des habitats forestiers. Les oiseaux non forestiers ont été supprimés du jeu de données et seules ont été gardées les 55 espèces qui sont plus abondantes en milieu forestier que dans les habitats non forestiers dans les données STOC.

L'ensemble des oiseaux forestiers a été considéré comme une communauté. Nous avons calculé la richesse locale en espèces d'oiseaux forestiers, le taux d'extinction local et le taux de colonisation local en utilisant la méthode proposée par Nichols *et al.* (1998) et le logiciel COMDYN (Hines *et al.*, 1999), qui autorise des niveaux de détections imparfaits et tient compte des différences de détectabilité entre espèces. Les paramètres à l'échelle de la communauté ont été calculés en utilisant les répétitions annuelles des points d'écoute.

Pour étudier la réponse au niveau composition des communautés d'oiseaux forestiers, nous avons également calculé un indice de spécialisation de la Communauté (CSI) tel que proposé par Julliard *et al.* (2006). Le CSI d'une communauté donnée est la moyenne de chaque indice de spécialisation des espèces (SSI) inventoriées dans la communauté, pondérée par l'abondance de l'espèce. Le SSI de chaque espèce correspond à la spécialisation pour le milieu forestier et a été calculé de la manière suivante :

$SSI = (d_{for} - d_{nf})/d_{for}$ , où  $d_{for}$  est la densité moyenne de l'espèce sur les points forêt de la base de données STOC et  $d_{nf}$  est la densité de l'espèce moyennée sur les points hors forêt. Cet indice varie donc de 0 pour la plupart des espèces généralistes à 1 pour les espèces les plus spécialisées. L'indice CSI a ensuite été calculé comme la moyenne de tous les SSI des oiseaux forestiers contactés sur chaque carré. Nous n'avons pas été en mesure de tenir compte des détections imparfaites d'individus dans ce calcul. Toutefois, nous ne voyons pas de raisons méthodologiques ni de signification écologique à la présence d'interactions entre spécialisation, éléments du paysage et détectabilité qui pourrait biaiser nos résultats (Devictor *et al.*, 2008).

## Projet Corylus

Tableau 17. Indice de spécialisation des 55 espèces d'oiseaux utilisés dans l'analyse.

Espèce	Indice de spécialisation à la forêt
<i>Accipiter gentilis</i>	0,370
<i>Accipiter nisus</i>	0,540
<i>Aegithalos caudatus</i>	0,511
<i>Anthus trivialis</i>	0,560
<i>Buteo buteo</i>	0,256
<i>Certhia brachydactylla</i>	0,673
<i>Certhia familiaris</i>	0,894
<i>Circaetus gallicus</i>	0,773
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0,868
<i>Columba oenas</i>	0,292
<i>Columba palumbus</i>	0,067
<i>Cuculus canorus</i>	0,449
<i>Dendrocopos major</i>	0,740
<i>Dendrocopos medius</i>	0,959
<i>Dendrocopos minor</i>	0,514
<i>Drycopus martius</i>	0,942
<i>Erithacus rubecula</i>	0,617
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0,909
<i>Fringilla coelebs</i>	0,277
<i>Garrulus glandarius</i>	0,655
<i>Hippolais polyglotta</i>	0,086
<i>Lanius excubitor</i>	0,652
<i>Locustella naevia</i>	0,442
<i>Loxia curvirostris</i>	0,857
<i>Lullula arborea</i>	0,215
<i>Luscinia megarhynchos</i>	0,028
<i>Muscicapa striata</i>	0,539
<i>Oriolus oriolus</i>	0,531
<i>Periparus ater</i>	0,877
<i>Cyanistes caeruleus</i>	0,313
<i>Lophophanes cristatus</i>	0,925
<i>Parus major</i>	0,239
<i>Poecile montanus</i>	0,797
<i>Poecile palustris</i>	0,781
<i>Pernis apivorus</i>	0,380
<i>Phasianus colchicus</i>	0,173
<i>Phylloscopus bonelli</i>	0,858
<i>Phylloscopus collybita</i>	0,572
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	0,966
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0,822
<i>Picus canus</i>	0,654
<i>Picus viridis</i>	0,338
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0,735
<i>Regulus ignicapillus</i>	0,845
<i>Regulus regulus</i>	0,865
<i>Serinus citrinella</i>	0,593
<i>Sitta europaea</i>	0,805
<i>Streptopelia turtur</i>	0,207
<i>Sylvia atricapilla</i>	0,425
<i>Sylvia borin</i>	0,455
<i>Sylvia undata</i>	0,949
<i>Troglodytes troglodytes</i>	0,414
<i>Turdus merula</i>	0,027
<i>Turdus philomelos</i>	0,551
<i>Turdus viscivorus</i>	0,585

## Projet Corylus

### 3.3.1.2.2 Données paysagères

Les paysages forestiers ont été décrits au moyen de quatre paramètres : la superficie forestière, la fragmentation *sensu stricto*, l'isolement et la densité de haies. Pour mesurer la superficie forestière et la fragmentation, chaque carré STOC a été divisé en 256 carrés de 125 m de côté pour former des unités de description du paysage dans les carrés STOC. L'interprétation des photos aériennes a permis de déterminer le mode d'occupation du sol de chaque unité (forêt ou non forêt). Nous avons déduit de ces données la surface forestière au sein de chaque carré STOC (400 ha), ainsi qu'une mesure indépendante de la fragmentation de la superficie forestière, l'indice de forme de paysage normalisé Normalized Landscape Forme Index (nLSI, cf. Leitao *et al.*, 2006).

L'isolement a été mesuré par le rapport entre la surface forestière dans le carré STOC et la surface des forêts environnantes contenues dans un buffer de 5 km de rayon autour du centre du carré STOC. Par conséquent, cet indice était aussi indépendant de la surface forestière. La surface forestière dans le buffer de 5 km a été extraite sous SIG à partir des fonds cartographiques numériques de l'IFN. Enfin, la densité de haies a été calculée à partir des données IFN (nouvelle méthode) recueillies entre 2004 et 2006 (Bélouard *et al.*, 2005). Elle est basée sur un comptage sur photographies aériennes des points d'intersection de haies le long de transects de 1 km. Les haies ont été définies comme un alignement d'arbres de plus de 25 m de long et de moins de 20 m de large, avec au moins un arbre tous les 10 m. Le centre des transects a été disposé selon un plan d'échantillonnage systématique, avec un transect tous les 1,4 km, mais seulement 30% des transects ont été échantillonnés au moment de cette analyse (la nouvelle méthode se déroule sur 10 ans). La direction des transects a été tirée au hasard pour éviter tout biais d'échantillonnage. Pour mesurer la densité de haies autour de chaque carré STOC, nous avons divisé la somme des haies comptées sur l'ensemble des transects dont le centre était à moins de 5 km du centre du carré STOC ( $n \approx 24$ ) par la longueur totale des habitats forestiers non couverts par ces transects.

Les quatre indices de paysage sont faiblement corrélés entre eux (maximum :  $r = -0,38$  entre la superficie forestière et la densité de haies), aux 12 types de peuplement forestier IFN (maximum :  $r = -0,31$  entre la surface forestière et la proportion de futaie feuillus et taillis) et à la proportion d'habitats artificiels hors forêt (maximum :  $r = 0,17$  avec la densité de haies). La composition du paysage environnant a été extraite des fonds cartographiques de l'IFN et de l'interprétation des photos aériennes.

### 3.3.1.2.3 Analyses statistiques

Pour tester si la composition et la structure du paysage influence la dynamique et la composition de la communauté, l'analyse a été effectuée en utilisant un modèle mixte pour chaque indice (richesse spécifique, CSI et turn-over). La modélisation tient compte des possibles biais éventuellement liés aux gradients biogéographiques au sein de la zone d'étude. Ainsi, la partie fixe du modèle contient : (1) quatre variables climatiques élémentaires : température maximale du mois le plus chaud, température minimale du mois le plus froid, précipitations du mois le plus humide et du mois le plus sec (variables BIOCLIM 5, 6, 13 et 14, téléchargées à l'adresse <http://www.worldclim.org/>, cf. Hijmans *et al.*, 2006), (2) les quatre indices paysagers et (3) les interactions entre la surface forestière et la densité de haies et entre l'isolement et la densité de haies :

$Y \sim (\text{variables climatiques}) + \text{superficie forestière} + \text{fragmentation forestière} + \text{isolement des forêts} + \text{densité de haies} + (\text{surface forestière} : \text{densité de haies}) + (\text{isolement des forêts} : \text{densité de haies})$

Le carré STOC a été intégré dans le modèle en facteur aléatoire. Les indices à l'échelle de la communauté et les variables du paysage ont été normalisés pour permettre une comparaison de la magnitude des effets entre variables. Les effets du paysage et les interactions ont tous été testés par un test *t* sur le paramètre ajusté. Les ajustements et les tests ont été effectués avec la fonction *lmer* du paquet *lme4* de R 2.5.1 (R Development Core Team, 2005; Bates, 2007).

### 3.3.1.3 **Résultats**

Nous avons trouvé un fort effet positif de la surface forestière sur 400 ha à la fois sur la richesse spécifique et le CSI (Tableau 18). Ces deux indices ne répondent pas de manière significative aux

autres variables paysagères (Tableau 18). Nous avons trouvé un effet négatif de la surface forestière sur les taux d'extinction et de colonisation, mais la magnitude de l'effet de la surface forestière est plus faible sur ces taux que sur la richesse en espèces et le CSI (Tableau 18). En outre, la densité de haies a un effet positif significatif sur les taux d'extinction et de colonisation. Enfin, l'interaction entre densité de haies et surface forestière est significative et négative pour les deux taux (Tableau 18). Cette interaction se traduit par un effet plus faible de la densité de haies dans les paysages fortement boisés que dans les paysages faiblement boisés, mais l'effet de la densité de haies sur les taux reste toujours positif, même pour la surface forestière maximale (0,092 pour le taux de colonisation et 0,065 pour le taux d'extinction).

Tableau 18. Paramètres standardisés de la réponse des indices des communautés d'oiseaux aux facteurs paysagers. Les réponses significatives sont indiquées en gras et le niveau de significativité par le nombre d'astérisques : \* :  $p < 0,05$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \*\*\* :  $p < 0,001$ .

	Richesse spécifique	CSI : Indice de spécialisation de la communauté	Taux d'extinction	Taux de colonisation
Surface	<b>0,390 ***</b>	<b>0,453 ***</b>	<b>-0,117 **</b>	<b>-0,091 *</b>
nLSI	-0,054	-0,007	-0,059	-0,053
Proximité	-0,015	-0,056	-0,029	0,024
Haies	-0,028	0,033	<b>0,113 *</b>	<b>0,154 **</b>
Surface : Haies	0,088	0,001	<b>-0,125 *</b>	<b>-0,162 **</b>
Proximité : Haies	0,014	0,016	-0,021	-0,014

### 3.3.1.4 Discussion

Nos résultats montrent que les haies n'ont pas d'effet important sur la richesse et la composition des communautés d'oiseaux forestiers mais qu'elles augmentent nettement leur turn-over. De plus, nos résultats confirment d'une part que la surface forestière influence de manière positive la richesse spécifique et favorise les espèces spécialistes par rapport aux généralistes (Boulinier *et al.*, 1998, Bennett *et al.*, 2004), et d'autre part que la fragmentation *sensu stricto* a peu d'effet sur les communautés d'oiseaux forestiers (Fahrig, 2003). Nous avons également constaté un effet négligeable de l'isolement sur tous les indices à l'échelle de la communauté, ce qui suggère que les oiseaux forestiers peuvent tolérer un contexte paysager de mosaïque forestière dans notre zone d'étude (Krauss *et al.*, 2003). Par ailleurs, cette zone d'étude se caractérise par une déforestation beaucoup plus ancienne que pour les autres continents (Williams, 2008), donc la dette d'extinction a probablement déjà été payée (Tilman *et al.*, 1994) ; il est donc impossible de faire appel au mécanisme de dette d'extinction pour expliquer l'absence d'effet de l'isolement.

Plus important encore, cette étude a montré que la surface forestière et les haies ont des effets opposés sur le turn-over des espèces. En effet, comme prévu, la surface forestière diminue le turn-over, ce qui indique que la dynamique des communautés d'oiseaux des forêts est plus stable en paysages plus forestiers (Boulinier *et al.*, 1998). Inversement, les haies augmentent de manière significative les paramètres de dynamique à l'échelle communauté et donc déstabilise la composition spécifique des communautés, notamment lorsque la surface forestière est faible. Ce résultat invalide l'hypothèse selon laquelle une connectivité croissante améliore la viabilité de la population (Davies et Pullin, 2007, Gillies et Clair, 2008). Cela suggère aussi que les haies renforcent la compétition entre espèces forestières en augmentant les mouvements d'individus entre taches forestières. Toutefois, il reste difficile de déterminer si les haies ont un effet négatif sur les communautés d'oiseaux forestiers puisque cette augmentation du turn-over ne se reflète pas par des variations de richesse spécifique ou de composition en espèces. Plus fondamentalement, on peut aussi se demander si ces paramètres dynamiques doivent être considérés comme des indicateurs de bon état de santé des communautés (Boulinier *et al.*, 1998, Doherty *et al.*, 2003, Devictor et Jiguet, 2007).

Une étude a montré que les haies favorisent les oiseaux spécialistes forestiers (Bennett *et al.*, 2004). Néanmoins, les auteurs ont mené leur étude à une échelle beaucoup plus petite que la présente étude. Il semble donc que les haies pourraient améliorer la richesse des espèces d'oiseaux forestiers sur de petites parcelles de forêt, mais pas à l'échelle du paysage. Fait intéressant, l'étude de Bennett *et al.*

(2004) n'a révélé aucune augmentation du turn-over avec la densité de haies, comme dans notre étude. Ces différences peuvent venir du fait que ces auteurs ont mesuré la densité de haies à une échelle beaucoup plus réduite que dans notre travail.

### **3.3.1.5 Conclusions**

Cette partie du projet a montré qu'il n'y a pas d'effet positif des haies sur les oiseaux forestiers. Ainsi, l'amélioration de la connectivité des taches de forêts par des réseaux de haies a peu d'intérêt pour la conservation des communautés d'oiseaux forestiers. Les haies sont supposées jouer le rôle de corridors efficaces pour d'autres taxons comme les invertébrés (Bowne et Bowers, 2004), mais les preuves de l'effet au niveau viabilité des populations font défaut (Davies et Pullin, 2007). C'est aussi ce que conclut une méta-analyse publiée tout récemment (Gilbert-Norton *et al.*, 2010) où il est conclu que la présence de corridor augmente en moyenne de 50% le déplacement des individus entre taches, en comparaison de taches non connectées par un corridor. Mais cette méta-analyse montre également que les mouvements des oiseaux sont moins favorisés que ceux des invertébrés, des autres vertébrés et des plantes. Par conséquent, la gestion des haies et les mesures incitatives devraient être davantage guidées par des besoins de conservation orientés soit vers les taxons des milieux agricoles (Gillings et Fuller, 1998, Merckx *et al.*, 2009) soit vers d'autres taxons forestiers que les oiseaux (Bowne et Bowers, 2004).

## **3.3.2 Influence de la composition de la mosaïque des habitats intra-forestiers sur les oiseaux forestiers à l'échelle de la France entière (hors zone alpine et méditerranéenne)**

### **3.3.2.1 Introduction**

De façon similaire à la Tâche 2.4, nous avons testé l'influence de la composition des habitats intra-forestiers sur la richesse et la composition des oiseaux forestiers dans les massifs présents dans le réseau STOC. Plus précisément, nous avons comparé la contribution des différents types de peuplement dans la formation des communautés d'oiseaux forestiers. Les peuplements varient selon le type d'essence, le traitement sylvicole, la classe d'âge et l'ouverture de la canopée.

### **3.3.2.2 Matériel et méthodes**

Cette étude a été menée sur les 557 carrés STOC comportant au moins deux de leurs dix points en milieu forestier, ayant été suivi au plus tard à partir de 2006 et se situant en zone biogéographique océanique ou continentale (donc à l'exclusion des zones méditerranéennes et alpines). Sur chacun de ces 557 sites forestiers (partie forestière du carré de 2x2 km), deux indices de biodiversité ont été calculés : la richesse spécifique en oiseaux forestiers et un indice de spécialisation de la communauté au regard des milieux forestiers. Les espèces ont été considérées comme forestières dès lors que leur densité en forêt était supérieure à celle hors forêt selon les données STOC (77 espèces). La richesse spécifique a été corrigée par la probabilité de détection des espèces, variable entre sites, à l'aide du logiciel COMDYN. Les indices de spécialisation de chaque espèce (SSI) et l'indice de spécialisation de la communauté (CSI) ont été calculés comme dans la partie précédente (Tâche 3.1).

L'influence de la mosaïque intra-forestière sur ces indices a tout d'abord été étudiée à l'aide des données collectées par photo-interprétation des carrés STOC *via* la BD-Ortho. Ces données permettent de comparer la contribution à la diversité avifaunistique des peuplements selon leur classe d'âge et le degré d'ouverture de la canopée :

- peuplement adulte à canopée fermée (PAF)
- peuplement adulte avec petites trouées (PAT)
- peuplement jeune (PJ)
- coupe avec arbres semenciers (CAA)
- coupe sans arbres semenciers (CSA)

Dans un deuxième temps, nous avons utilisé les fonds cartographiques de l'IFN pour comparer la contribution à la diversité avifaunistique des peuplements selon les essences et le type de traitement sylvicole :

- futaie feuillue avec chêne dominant (FCD)

## Projet Corylus

- autre futaie feuillue (AFF)
- futaie résineuse avec pin dominant (FPD)
- autre futaie résineuse (AFR)
- futaie mixte (FM)
- mélange futaie feuillue et taillis (FFT)
- mélange futaie résineuse et taillis (FRT)
- taillis (TAI)
- peupleraie (PEU)

La réponse des indices de biodiversité à la mosaïque intra-forestière a été testée par des modèles linéaires à effets mixtes en tenant compte de la surface de chaque type de peuplement du volet correspondant et de quatre variables climatiques de contrôle. Tous les indices de biodiversité ont été normalisés pour permettre une comparaison de la magnitude des effets entre modèles. Le carré STOC est introduit dans le modèle en facteur aléatoire.

### 3.3.2.3 Résultats

Les indices de richesse spécifique et de degré de spécialisation de la communauté (CSI) ont montré des réponses significatives et positives à la surface des deux types de peuplement adulte, mais pas à la surface des peuplements jeunes et aux deux types de coupes (Figure 12). Dans les deux cas, la réponse aux peuplements adultes avec trouées est nettement plus forte que la réponse aux peuplements adultes à canopée fermée.

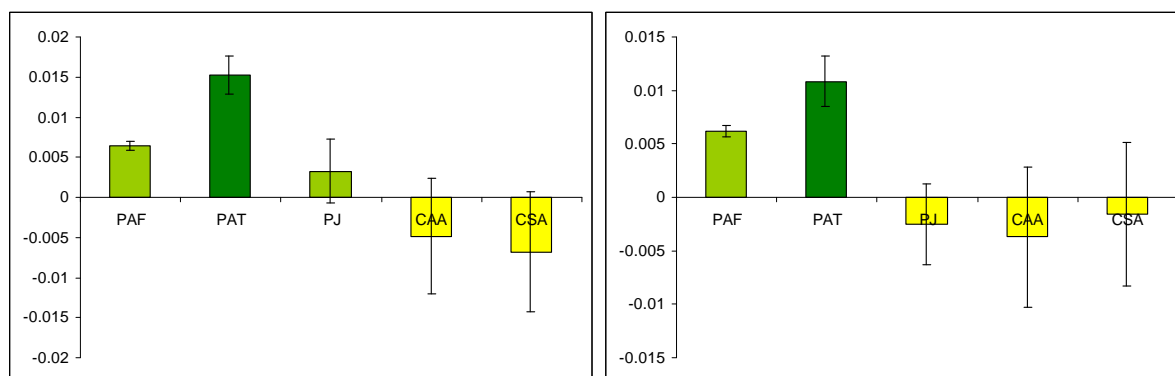


Figure 12. Réponse de la richesse spécifique en oiseaux forestiers (à gauche) et du degré de spécialisation de la communauté d'oiseaux forestiers (CSI, à droite) aux types de peuplement déterminés par photo-interprétation : peuplement adulte à canopée fermée (PAF), peuplement adulte avec petites trouées (PAT), peuplement jeune (PJ), coupe avec arbres semenciers (CAA), coupe sans arbres semenciers (CSA).

L'analyse de l'influence de la composition en essences et du type de traitement sylvicole a montré que la richesse spécifique en oiseaux forestiers répond positivement et significativement à tous les types de peuplement, à l'exception des futaies résineuses, qu'elles soient ou non dominées par les pins (Figure 13). Les réponses aux futaies de feuillus non dominées par le chêne et aux mélanges futaie résineuse et taillis sont significativement plus fortes que pour les autres types de peuplements.

Par ailleurs, la réponse du CSI montre un effet significatif et positif de tous les types de peuplement sur le caractère forestier de la communauté d'oiseaux, à l'exception des peupleraies (Figure 13). Les mélanges futaie résineuse et taillis, les futaies feuillues dominées par le chêne et les futaies mixtes ont un effet plus fort sur le caractère forestier de la communauté d'oiseaux que les autres types de peuplement.

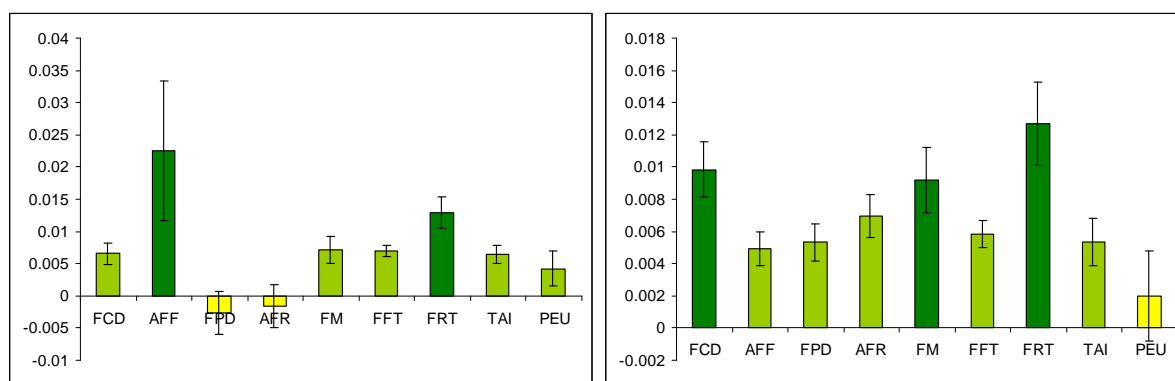


Figure 13. Réponse de la richesse spécifique en oiseaux forestiers (à gauche) et du degré de spécialisation de la communauté d'oiseaux forestiers (CSI, à droite) aux types de peuplement définis par la cartographie IFN : futaie feuillue avec chêne dominant (FCD), autre futaie feuillue (AFF), futaie résineuse avec pin dominant (FPD), autre futaie résineuse (AFR), futaie mixte (FM), mélange futaie feuillue et taillis (FFT), mélange futaie résineuse et taillis (FRT), taillis (TAI), peupleraie (PEU).

### 3.3.2.4 Discussion et conclusion

Nos résultats montrent que la contribution des peuplements jeunes et des coupes est quasiment nulle pour la diversité des communautés d'oiseaux forestiers. Il est important de noter que notre approche n'a pas pris en compte les espèces qui sont à l'échelle française plus abondante hors forêt qu'en forêt parce que leur maintien est plus probable hors forêt et parce que la responsabilité de la gestion forestière pour leur conservation est minime. Cependant, à une échelle régionale, dans des contextes d'agriculture très intensive comme dans le Bassin Parisien, il est établi par la littérature que les coupes forestières peuvent jouer le rôle de refuge pour des espèces de milieu ouvert, qui n'ont pas été pris en compte dans cette étude qui se situait à l'échelle de la France entière. Par ailleurs, l'effet quasi-nul des peuplements jeunes sur les oiseaux forestiers laisse penser que la progression de la forêt en surface par déprise agricole n'a d'effet positif pour les oiseaux forestiers qu'à long terme.

Cette première analyse a également montré que les peuplements adultes avec trouées dans la canopée apportaient plus de richesse et un caractère plus forestier à la communauté d'oiseaux que les peuplements adultes à canopée fermée. Il est cependant difficile d'associer cela au seul effet des trouées dans la mesure où ces peuplements aérés sont en moyenne plus âgés que les peuplements à canopée fermée. Dans le même sens, les photo-interprètes de l'IFN ont eu des difficultés à bien différencier les peuplements adultes à canopée fermée des peuplements jeunes, ce qui pourrait aussi biaiser cette comparaison.

La seconde analyse a montré que les peuplements de résineux purs et les peupleraies avaient une contribution nettement moindre à la diversité des communautés d'oiseaux forestiers que les autres types. On peut noter que ces peuplements moins favorables sont aussi ceux qui sont gérés avec les durées de rotation les plus courtes. Comme dans l'analyse précédente, cela va dans le sens d'un probable effet sous-jacent de l'âge du peuplement qui empêche de mettre en évidence un effet de la composition en essences *sensu stricto*. Mais on peut noter que les taillis contribuent de manière non-négligeable à la diversité avifaunistique, d'une manière similaire au mélange taillis et futaie feuillue, et ceci bien que leur rotation soit courte. D'une manière globale, ces résultats indiquent des contributions comparables des traitements en futaie, taillis et mélange futaie-taillis.

Concernant la composition en essences, on note des réponses différentes des communautés d'oiseaux forestiers aux futaies de chêne et aux autres futaies feuillues. Ces dernières contribuent nettement plus à la richesse de la communauté que les futaies de chêne, ce qu'on pourrait expliquer par un effet de la diversité en essences qui ferait coexister des oiseaux forestiers aux niches écologiques différentes dans ces habitats. A l'opposé, les futaies de chêne ont un effet plus fort sur le caractère forestier de la communauté, qui pourrait s'interpréter par leur attrait élevé pour les oiseaux cavicoles du fait de leur richesse en cavités. Enfin, il est également intéressant de souligner la performance élevée des peuplements mixtes qu'ils soient en futaie pure ou en mélange futaie-taillis. Ceux-ci semblent particulièrement favoriser les espèces d'oiseaux spécialistes forestières.

### 3.4 Conclusions générales

Ce travail visait à étudier l'impact de quelques caractéristiques de la structure paysagère forestière sur la présence des espèces de deux groupes taxonomiques, les plantes supérieures et les oiseaux forestiers.

L'un des points forts de ce projet est d'avoir pu, pour la première fois, étudier le rôle des facteurs paysagers en les découplant entre eux d'une part et en les séparant des facteurs stationnels locaux d'autre part. Le découplage entre le rôle de la distance à la lisière et celui de la surface du massif a pu être réalisé grâce à la taille importante de l'échantillon IFN. Le découplage avec les facteurs locaux a été possible parce que l'IFN inventorie les facteurs stationnels locaux et, dans le même temps, cartographie les massifs forestiers.

Les résultats sont à la hauteur de l'investissement :

- Pour la première fois, on identifie une liste d'espèces végétales qui préfèrent le cœur des massifs forestiers. Les espèces de lisières étaient mieux connues, pour d'évidentes raisons de plus grande facilité d'observation. Mais surtout, on quantifie l'extension de cet effet lisière, beaucoup plus grand que ce que l'on pensait jusqu'alors, de l'ordre du kilomètre plutôt que de la centaine de mètres. La cause de cet effet à longue portée n'est pas clairement identifiable dans notre étude, mais plusieurs arguments militent en faveur d'une trace historique. Le principal argument est que les espèces de cœur sont majoritairement des espèces de forêts anciennes.
- Un résultat particulièrement intéressant est que le mode de propriété foncière est fortement lié aux structures paysagères des masses forestières. On savait que les bois privés étaient plus enrésinés que les bois publics, mais il était moins connu et non quantifié à quel point les forêts privées sont des forêts de lisière, alors que les bois domaniaux sont des surfaces de cœur. L'étude historique exploratoire menée en Lorraine montre que cette localisation paysagère particulière s'accompagne d'un antécédent agricole beaucoup plus fréquent dans les terrains privés. En résumé, la dichotomie forêt privée/publique représente très certainement, pour des raisons historiques et paysagères entre autres, une très forte cause de différenciation de la biodiversité forestière, qui mériterait d'être mieux étudiée.
- Le résultat le plus novateur de ce projet reste la mise en évidence, pour la première fois, du rôle joué par les structures paysagères intra-forestières : la manière dont sont agencés les peuplements dans une zone de quelques centaines d'hectares autour d'un point, en termes de structure ou de composition influence la présence des espèces végétales, au-delà de l'influence que jouent ces paramètres localement. On observe le même fait pour les oiseaux, ce qui était plus attendu. La proportion de feuillus présents dans la mosaïque paysagère d'un massif joue un rôle particulièrement important ainsi que la quantité de milieux ouverts (coupes, peuplements jeunes). Il reste à expliquer les mécanismes sous-jacents à ce rôle des structures paysagères intra-forestières sur la végétation herbacée.
- Les oiseaux apportent leur lot de nouveautés. Si les résultats concernant le rôle de la composition de la mosaïque intra-forestière, en essences ou en structures forestières, sont pour la plupart conformes aux observations antérieures (rôle négatif des futaies résineuses sur la diversité avifaunistique par exemple), le rôle des ouvertures intra-forestières ou de la longueur de la rotation sur la richesse en espèces reste ambigu. Mais surtout, il apparaît nettement l'absence d'effet positif de la densité des haies dans l'environnement forestier sur la richesse en espèces et la spécialisation forestière des communautés d'oiseaux. Et même, les zones à densité de haies plus élevées présentent des populations à dynamique plus instable. On retrouve là une question récurrente à propos de la mise en place des corridors écologiques et, au-delà, de la trame verte : pour quels taxons ces aménagements seront-ils profitables ? Nos résultats suggèrent que le bénéfice pour les oiseaux forestiers n'est pas évident.

Des limites nettes à l'interprétation et la généralisation de nos résultats sont apparues et constituent autant de pistes pour le futur :



- Malgré la taille et l'extension spatiale importantes de l'échantillon, et le soin apporté au contrôle des variables environnementales locales, il peut rester des facteurs cachés qui pourraient expliquer certaines de nos observations. En particulier, la raison pour laquelle certaines espèces changent leur sens de préférence pour la distance à la lisière en fonction de la taille des massifs reste mal expliquée et pourrait relever de différences biogéographiques imparfaitement maîtrisées dans notre étude. Notre projet s'est intéressé à l'ensemble des espèces végétales ou de l'avifaune forestière. Il n'a donc pas été possible d'étudier en détail la validité des modèles construits pour chaque espèce. Cette remarque s'applique à la fois aux plantes et aux oiseaux. Pour ces derniers, seuls des indices synthétiques des communautés ont été analysés (richesse, spécialisation forestière). Des projets ultérieurs devraient s'intéresser plus particulièrement à quelques espèces représentatives des divers comportements mis en évidence dans notre étude.
- Plus intéressant, une interprétation historique des patrons de répartition, selon les variables paysagères, des espèces végétales apparaît de façon récurrente dans ce projet. Le rôle de la distance à la lisière ou même de la proportion d'essences feuillues dans le paysage pourrait bien ne pas être dû à des contraintes abiotiques avec lesquelles les espèces seraient à l'équilibre, mais être le reflet de la dynamique historique d'usage des sols. Il sera très intéressant de vérifier ce point, en étudiant de façon directe les relations entre présence des espèces, contraintes locales, structures paysagère et histoire d'usage des sols. Il faudra pour cela acquérir les données d'usage des sols anciens sur de larges surfaces.
- Enfin, si le rôle des haies a été étudié pour les oiseaux, ce n'est pas le cas pour les végétaux. Or, ce groupe taxonomique est emblématique dans la biodiversité. C'est, avec les grands mammifères et les oiseaux, le mieux connu. Il est donc important de démarrer des études à grande échelle sur le rôle des haies dans le maintien et la dissémination des espèces végétales.

En conclusion, ce projet a permis de mettre évidence de nouveaux faits marquants et non connus jusqu'alors reliant la distribution des espèces végétales et d'oiseaux avec les structures paysagères intra-forestières, la répartition des masses forestières dans le paysage et la position des sites par rapport à ces masses. C'est une première étape franchie dans l'étude des liens entre structure du paysage et biodiversité forestière. Mais l'interprétation exacte de ces relations reste à conforter.

### **3.5 Références bibliographiques**

- 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.
- 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, 1546-1555.
- Bahn V., O'Connor R.J., Krohn W.B., 2006. Importance of spatial autocorrelation in modeling bird distributions at a continental scale. *Ecography*, 29, 835-844.
- Barbaro L., Rossi J.-P., Vetillard F., Nezan J., 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.
- Barbaro L., Pontcharraud L., Vetillard F., Guyon D., 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.
- Barbier S., Gosselin F., 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
- Bates D., 2007. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes.
- Beatty S.W., 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology*, 65, 5, 1406-1419.

## Projet Corylus

- Bellemare J., Motzkin G., Foster D.R., 2002. Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography*, 29, 1401-20.
- Bélouard T., Vidal C., Hervé J.-C., Robert N., 2005. Le nouvel inventaire forestier de l'IFN. De l'observation des écosystèmes forestiers à l'information sur la forêt, IFN, Paris.
- Bénichou P., Le Breton O. 1987. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, 7, 23-34
- Bennett A.F., 1999. Linkages In The Landscape: The Role Of Corridors And Connectivity In Wildlife Conservation. Gland, Switzerland.
- Bennett A.F., Hinsley S.A., Bellamy P.E., Swetnam R.D., Mac Nally R., 2004. Do regional gradients in land-use influence richness, composition and turnover of bird assemblages in small woods? *Biological Conservation* 119, 191-206.
- Bergès L., 2004a. 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.
- Bergès L., 2004b. 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.
- 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, 199-208.
- Bossuyt B., Hermy M., Deckers J., 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology*, 87, 628-38.
- Bouget C., 2004. Chablis et diversité des coléoptères en forêt feuillue de plaine : impact à court terme de la trouée, de sa surface et de son contexte paysager. Thèse de Doctorat, Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 452 p.
- Boulinier T., Nichols J., Hines J., Sauer J., Flather C., Pollock K., 1998. Higher temporal variability of forest breeding bird communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Science*, 95, 7497-7501.
- Bowne D.R., Bowers M.A., 2004. Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape Ecology*, 19, 1-20.
- Broadbent E.H., Asner G.P., Keller M., Knapp D.E., Oliveira P.J.C., Silva J.N., 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation*, 141, 1745-1757.
- Bruna E. M., 1999. Seeds in rainforest fragments. *Nature*, 402, 139.
- Brunet J., 2007. Plant colonization in heterogeneous landscapes: an 80-year perspective on restoration of broadleaved forest vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 44, 563-572.
- Brunet J., Falkengren-Grerup U., 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.
- Brunet J., von Oheimb G., Diekmann M., 2000. Factors influencing vegetation gradients across ancient-recent woodland borderlines in southern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 11, 515-524
- Burel F., Baudry J., 1999. Ecologie du paysage. Concepts, méthodes, applications. Editions Tec et Doc, Paris, 359 p.
- Burke D.M., Nol E., 1998. Edge and fragment size effects on the vegetation of deciduous forests in Ontario, Canada. *Natural Areas Journal*, 18, 45-53.
- Burnham K.P., Anderson D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information - Theoretic approach. Springer-Verlag, New York, USA.
- Cadenasso M.L., Pickett S.T., Weathers K.C., Jones C.G., 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience*, 53, 750-758.
- Casenave, J.L.d., Pelotto, J.P., Protomastro, J., De Casenave, J.L., 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 72, 61-9.

## Projet Corylus

- Charbonneau N.C., 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.
- Chen J., Franklin J.F., Spies T.A., 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 2, 387-96.
- Chevalier R., 2003. Sylviculture du Chêne et biodiversité végétale spécifique. Étude d'une forêt en conversion vers la futaie régulière : la forêt domaniale de Montargis (45). Mémoire pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 111 p.
- Dambrine E., Dupouey J.-L., Laüt L., Humbert L., Thinon M., Beaufile T., Richard H., 2007. Present forest biodiversity patterns in France related to former Roman agriculture. *Ecology*, 88, 1430-1439.
- Davies Z.G., Pullin A.S., 2007. Are hedgerows effective corridors between fragments of woodland habitat? An evidence-based approach. *Landsc. Ecol.* 22, 333-351.
- Davies-Colley, R.J., Payne, G.W., van Elswijk, M., 2000. Microclimate gradients across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology*, 24, 111-121.
- De Schrijver A., Nachtergale L., Roskams P., De Keersmaecker L., Mussche S., Lust N., 1998. Soil acidification along an ammonium deposition in a Corsican pine stand in northern Belgium. *Environmental Pollution*, 102S1, 427-431.
- Deconchat M., 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 Sciences*, 58, 3, 315-328.
- Devictor V., Jiguet F., 2007. Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 120, 179-184.
- Devictor V., Julliard R., Jiguet F., 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117, 507-514.
- Devlaeminck R., Bossuyt B., Hermy M., 2005. Inflow of seeds through the forest edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. *Plant Ecology*, 176, 1-17
- Diamond J., 1989. Overview of recent extinctions. In: Western D., Pearl M. (Eds.), Conservation for the Twenty-first Century. Wildlife Conservation International, New York, p. 37-41.
- Didham R.K., Lawton J.H., 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, 31, 17-30.
- Diekmann M., 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - a review. *Basic and Applied Ecology*, 4, 493-506.
- Doherty P., Boulmier T., Nichols J., 2003. Local extinction and turnover rates at the edge and interior of species' ranges. *Ann. Zool. Fenn.* 40, 145-153.
- Dunning J.B., Danielson B.J., Pulliam H.R., 1992. Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65, 169-175.
- Dupouey J. L., Dambrine E., Laffite J. D., Moares C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83, 2978-2984.
- Dupouey J.L., Bachacou J., Cosserat R., Aberdam S., Vallauri D., Chappart G., Corvisier de Villèle M.A., 2007. Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Le Monde des Cartes*, 191, 85-98.
- Dupré C., Ehrlén J., 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology*, 90, 796-805.
- Ehrlén J., Eriksson O., 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, 81, 1667-1674
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Verlag Goltze, Göttingen, 248 p.
- Euskirchen E.S., Chen J.Q., Bi R.C., 2001. Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *Forest Ecology and Management*, 148, 93-108
- Ewers R.M., Didham R.K., 2006. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology*, 43, 527-536.
- Ewers R.M., Thorpe S., Didham R.K., 2007. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology*, 88, 96-106.
- Fahrig L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 487-515.

## Projet Corylus

- Falcy M.R., Estades C.F., 2007. Effectiveness of corridors relative to enlargement of habitat patches. *Conserv. Biol.* 21, 1341-1346.
- Findlay C.S., Houlahan J., 1997. Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation Biology*, 11, 4, 1000-1009.
- Fischer J., Lindenmayer D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 265-280.
- Fletcher R.J., Ries L., Battin J., Chalfoun A., 2007. The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology*, 85, 1017-30.
- Flinn K.M., Vellend M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and Environment*, 3, 243-50.
- Forman R., Alexander L.E., 1998. Roads and their major ecological effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 29, 207-231.
- 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, 822-832.
- Frey P., Pinon J., 2004. Influence des peupleraies sauvages et cultivées et de la présence de mélèzes sur la structuration génétique des populations de *Melampsora larici-populina*, agent de la rouille. In Millier C., Barre V. et Landeau S. (Eds), Restitution des résultats du programme de recherche Biodiversité et Gestion Forestière, Paris, GIP-Ecofor, p. 58-67.
- Gégout J.C., Coudun C., Bailly G., Jabiol B., 2005. EcoPlant: a forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, 16, 257-260.
- Gégout J.C., Coudun C., Brisse H., Bergès L., 2002. Comportement écologique des espèces forestières vis-à-vis du climat et du sol en France. Application à l'évaluation des charges critiques d'acidité et d'azote. INRA, ENGREF, Nancy, 51 p.
- Gégout J.C., Hervé J.C., Houllier F., Pierrat J.-C., 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 14, 1, 55-62.
- Germaine S.S., Vessey S.H., Capen D.E., 1997. Effects of small forest openings on the breeding bird community in a Vermont hardwood forest. *Condor*, 99, 3, 708-718.
- Gilbert-Norton L., Wilson R., Stevens J.R., Beard K.H., 2010. A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation Biology* 24, 660-668.
- Gillies C.S., Clair C.C.S., 2008. Riparian corridors enhance movement of a forest specialist bird in fragmented tropical forest. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105, 19774-19779.
- Gillings S., Fuller R.J., 1998. Changes in bird populations on sample lowland English farms in relation to loss of hedgerows and other non-crop habitats. *Oecologia* 116, 120-127.
- Godefroid S., Massant W., 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.
- Gosselin F., 2004. Influence de la composition et de la richesse spécifique du peuplement arboré sur la biodiversité. In Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony, p. 127-148.
- Gosselin F., Bergès L., 2004. Réponse de la biodiversité aux chablis en Brie : interaction avec le type d'exploitation et la taille des trouées. Rapport final de la Convention ECOFOR n°2001.41. Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 121 p.
- Gosselin F., Chevalier R., 2004. Evaluation de la biodiversité forestière en Brie: influence du type de peuplement. Rapport final de la convention n°1998-11. Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 105 p. + Annexes.
- Gosselin M., 2004. Influence des facteurs spatiaux sur la biodiversité : taille des parcelles, répartition spatiale des classes d'âges, quantités de lisières. In Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique. Cemagref, Antony, p. 101-126.
- Graae B.J., Okland R., Petersen P.M., Jensen K., Fritzbooger B., 2004. Influence of historical, geographical and environmental variables on understorey composition and richness in Danish forests. *Journal of Vegetation Science*, 15, 465-474.
- Grashof-Bokdam C., 1997. Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science*, 8, 21-28.

## Projet Corylus

- Grau H.R., 2004. Landscape context and local-scale environment influence regeneration of pioneer tree species in treefall gaps. *Biotropica*, 36, 1, 52-59.
- Guirado M., Pino J., 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, 50-62
- Hannerz M., Hanell B., 1997. Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *Forest Ecology and Management*, 90, 1, 29-49.
- Hanski I., 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 9, 131-135.
- Hanski I., 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press, Oxford, 272 p.
- Harper K.A., Macdonald S.E., Burton P.J., Chen J.Q., Brososke K.D., Saunders S.C., Euskirchen E.S., Roberts D., Jaiteh M.S., Esseen P.A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19, 768-82.
- Harper K.A., Mascarua-Lopez L., Macdonald S.E., Drapeau P., 2007. Interaction of edge influence from multiple edges: examples from narrow corridors. *Plant Ecology*, 192, 71-84.
- Harrell F.E., 2001. Regression Modeling Strategies, With Applications to Linear Models, Logistic Regression, and Survival Analysis. Springer, New York, USA, xxiii + 568 p.
- Heikkinen R.K., Luoto M., Virkkala R., 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.
- Hennenberg K.J., Goetze D., Kouame L., Orthmann B. Porembski S., 2005. Border and ecotone detection by vegetation composition along forest-savanna transects in Ivory Coast. *Journal of Vegetation Science*, 16, 301-310.
- Hermly M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C., Lawesson J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91, 9-22.
- Hermly M., Verheyen K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, 22, 361-71.
- Hijmans R., Cameron S., Parra J., 2006. Wordclim 1.4. University of California.
- Hill J.L., Curran P.J., 2005. Fragment shape and tree species composition in tropical forests: a landscape level investigation. *African Journal of Ecology*, 43, 35-43.
- Hill M.O., 1979. The development of a flora in even-aged plantations. In Ford E.D., Malcolm D.C. et Atterson J. (Eds), The ecology of even-aged forest plantations. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge, p. 175-192.
- Hines J.E., Boulinier T., Nichols J.D., Sauer J.R., Pollock K.H., 1999. COMDYN: software to study the dynamics of animal communities using a capture-recapture approach. *Bird Study*, 46, 209-217.
- Hobson K.A., Kirk D.A., 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.
- Hodgson J.G., Grime J.P., Hunt R., Thompson K., 1995. The Electronic Comparative Plant Ecology. Chapman & Hall, London, 19 p.
- Honnay O., Hermly M., Coppin P., 1999. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, 157-170.
- Honnay O., Verheyen K., Hermly M., 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *For. Ecol. Manage.*, 161, 1-3, 109-122.
- Howard L.F., Lee T.D., 2003. Temporal patterns of vascular plant diversity in southeastern New Hampshire forests. *For. Ecol. Manage.*, 185, 1-2, 5-20.
- Hylander K., 2005. Aspect modifies the magnitude of edge effects on bryophyte growth in boreal forests. *Journal of Applied Ecology*, 42, 518-525.
- Jacquemyn H., Butaye J., Hermly M., 2001. Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography*, 28, 801-812.
- Jiguet F., Gadot A.S., Julliard R., Newson S.E., Couvet D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology* 13, 1672-1684.
- Jokimaki J., 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.

## Projet Corylus

- Julliard R., Clavel J., Devictor V., Jiguet F., Couvet D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol. Lett.* 9, 1237-1244.
- Julve P. 2009. Baseflor. <http://perso.oEtendue.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- Kerguélen M., 1999. Index synonymique de la flore de France, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- 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, 241-249.
- Kiviniemi, K., Eriksson, O., 2002. Size-related deterioration of semi-natural grassland fragments in Sweden. *Diversity and Distributions*, 8, 21-29.
- Krauss J., Steffan-Dewenter I., Tschardt T., 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *J. Biogeogr.* 30, 889-900.
- Kühn I., Durka W., Klotz S., 2004. BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distribution*, 10, 363-365.
- Laurance W.F., 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 57, 205-219.
- Laurance W.F., 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 134-135.
- Laurance W.F., Ferreira L.V., Rankin-De Merona J.M., Laurance S.G., 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology*, 79, 2032-2040.
- Lee S.-H., Tsai C.-L., 1998. Model selection for causal models: the global procedure with AICc and AICu. *Global Finance Journal*, 9, 2, 205-223.
- Légaré S., Bergeron Y., Leduc A., Paré D., 2001. Comparison of understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 79, 9, 1019-1027.
- Leibold M.A., 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76, 1371-1382.
- Leitao A., Miller J., Ahern J., McGarigal K., 2006. Measuring Landscapes: A Planner's Handbook. Island Press, Washington, D.C.
- Li Q.L., Chen J.Q., Song B., LaCroix J.J., Bresee M.K., Radmacher J.A., 2007. Areas influenced by multiple edges and their implications in fragmented landscapes. *Forest Ecology and Management*, 242, 99-107.
- Lichstein J.W., Simons T.R., Shriener S.A., Franzreb K.E., 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*, 12, 3, 445-463.
- Loehle C., Wigley T., Shipman P., Fox S., Rutzmoser S., Thill R., Melchior M., 2005. Herpetofaunal species richness responses to forest landscape structure in Arkansas. *Forest Ecology and Management*, 209, 293-308.
- Marchand P., Houle G., 2006. Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: what are their determinants? *Forest Ecology and Management*, 223, 113-124.
- Mather A.S., Fairbairn J., Needle C.L., 1999. The course and drivers of the forest transition: The case of France. *Journal of Rural Studies*, 15, 65-90.
- Matlack G.R., 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, 66, 185-194.
- Matlack G.R., 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology*, 75, 1491-502.
- Merckx T., Feber R.E., Riordan P., Townsend M.C., Bourn N.A.D., Parsons M.S., Macdonald D.W., 2009. Optimizing the biodiversity gain from agri-environment schemes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 130, 177-182.
- Millier C., Barre V. et Landeau S., (Eds.), 2004. Programme de recherche Biodiversité et Gestion Forestière. Résultats scientifiques et actions de transfert. Actes du Colloque de restitution du programme de recherche Biodiversité et Gestion Forestière, Paris, 2-3 décembre 2004 GIP-Ecofor, 170 p.
- Mitchell P.L., Kirby K.J., 1989. Ecological effects of forestry practices in long-established woodland and their implications for nature conservation. Oxford Forestry Institute, Oxford UK, ix + 172 p.
- Nagaike T., Kamitani T., Nakashizuka T., 2003. Plant species diversity in abandoned coppice forests in a temperate deciduous forest area of central Japan. *Plant Ecology*, 166, 1, 145-156.

## Projet Corylus

- Nichols J., Boulinier T., Hines J., Pollock K., Sauer J., 1998. Inference methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conserv. Biol.* 12, 1390-1398.
- Parendes L.A., 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.
- Peterken G.F., 2001. Ecological effects of introduced tree species in Britain. *Forest Ecology and Management*, 141, 31-42.
- Peters H.A., 2000. *Clidemia hirta* invasion at the Pasoh reserve: an expected plant invasion in an undisturbed tropical forest. *Biotropica*, 33, 60-68.
- Petit S., Griffiths L., Smart S.S., Smith G.M., Stuart R.C. Wright S.M., 2004. Effects of area and isolation of woodland patches on herbaceous plant species richness across Great Britain. *Landscape Ecology*, 19, 463-471.
- Primack R.B., Miao S.L., 1992. Dispersal can limit local plant-distribution. *Conservation Biology*, 6, 4, 513-519.
- R Development Core Team., 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., 1989. Flore forestière française, guide écologique illustré, Tome 1 : Plaines et collines. IDF, France, 1785 p.
- Raunkiaer C., 1934. The life form of plants and statistical plant geography, Clarendon Press, Oxford.
- Ries L., Fletcher R.J.Jr., Battin J., Sisk T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35, 491-522.
- Ruben J.A., Bolger D.T., Peart D.R., Ayres M.P., 1999. Understorey herb assemblages 25 and 60 years after clearcutting of a northern hardwood forest, USA. *Biological Conservation*, 90, 3, 203-215.
- Simberloff D., Farr J.A., Cox J., Mehlman D.W., 1992. Movement corridors - conservation bargains or poor investments. *Conserv. Biol.* 6, 493-504.
- Svenning J.C., Baktoft K.H., Balslev H., 2009. Land-use history affects understorey plant species distributions in a large temperate-forest complex, Denmark. *Plant Ecology*, 201, 221-34.
- Svenning J.C., Skov F., 2002. Mesoscale distribution of understorey plants in temperate forest (Kalo, Denmark): the importance of environment and dispersal. *Plant Ecology*, 160, 2, 169-185.
- Ter Braak C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 5, 1167-1179.
- Tewksbury J., Levey D., Haddad N., Sargent S., Orrock J., Weldon A., Danielson B., Brinkerhoff J., Damschen E., Townsend P., 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Science*, 99, 12923-12926.
- Tilman D., 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78, 1, 81-92.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65-66.
- Verheyen K., Bossuyt B., Hermy M., 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, 1115-1128.
- Verheyen K., Fastenaekels I., Vellend M., De Keersmaeker L., Hermy M., 2006. Landscape factors and regional differences in recovery rates of herb layer richness in Flanders (Belgium). *Landscape Ecology*, 21, 1109-1118.
- Verheyen K., Guntenspergen G.R., Biesbrouck B. Hermy M., 2003. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology*, 91, 731-42.
- Villard M.A., 1998. On forest-interior species, edge avoidance, area sensitivity, and dogmas in avian conservation. *Auk*, 115, 801-805.
- Wales B.A., 1972. Vegetation analysis of north and south edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs*, 42, 451-471.
- Watkins R.Z., Chen J., Pickens J., Brososke K.D., 2003. Effects of forest roads on understorey plants in a managed hardwood landscape. *Conservation Biology*, 17, 2, 411-419.

## Projet Corylus

- Weathers K.C., Lovett G.M., Likens G.E., 1995. Cloud deposition to a spruce-forest edge. *Atmospheric Environment*, 29, 665-672.
- Werner E.E., Yurewicz K.L., Skelly D.K., Relyea R.A., 2007. Turnover in an amphibian metacommunity: the role of local and regional factors. *Oikos* 116, 1713-1725.
- Whitney G.G., Foster D.R., 1988. Overstory composition and age as determinants of the understory flora of woods of central New England. *Journal of Ecology*, 76, 867-876.
- Williams M., 2008. A new look at global forest histories of land clearing. *Annual Review of Environment and Resources*, 33, 345-367.
- Wuyts K., De Schrijver A., Staelens J., Gielis L., Vandenbruwane J., Verheyen K., 2008. Comparison of forest edge effects on throughfall deposition in different forest types. *Environmental Pollution*, 156, 854-861.
- Yamaura Y., Kawahara T., Iida S., Ozaki K., 2008. Relative importance of the area and shape of patches to the diversity of multiple taxa. *Conservation Biology*, 22, 1513-1522.
- Zmihorski M., Chylarecki P., Rejt L., 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, 393-400.
- Zobel M., 1989. Secondary forest succession in Jarvselja, southeastern Estonia: changes in field layer vegetation. *Annales Botanici Fennici*, 26, 2, 171-182.
- Zobel M., 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 7, 266-269.



## **4 ANNEXES**

## ***4.1 Annexe 1 - Calculs d'indices caractérisant la composition et la structure de la mosaïque paysagère***

### ***4.1.1 Calcul d'indices paysagers par photo-interprétation***

#### ***4.1.1.1 Rappel des objectifs spécifiques***

L'objectif poursuivi, dans le cadre de ce projet, est d'analyser les interactions entre le paysage et le niveau de biodiversité observé au sein de différents groupes fonctionnels : flore et avifaune.

Plus spécifiquement et à partir de données nouvelles recueillies par photo-interprétation, il s'agit :

- pour le volet "flore" (Tâche 2), d'étudier la forêt en tant qu'ensembles d'habitats hétérogènes possédant leur propre fonctionnement à l'échelle du paysage intra-forestier
- pour le volet "avifaune" (Tâche 3), d'étudier les relations entre la richesse spécifique en oiseaux communs et la diversité des types de formations arborées, la fragmentation des massifs, la présence de haies ou de corridors boisés ou encore l'influence des milieux adjacents.

#### ***4.1.1.2 Les sites d'étude et les données***

##### ***4.1.1.2.1 Sites du volet "flore"***

Les sites étudiés dans le cadre du volet flore sont répartis sur 12 départements situés en Picardie, Ile de France, Centre, Haute et Basse Normandie (Tableau 19 et Figure 7). Ces sites sont centrés sur les placettes IFN d'observations et de mesures au sol. L'un des critères de choix de ces départements a été l'antériorité des photographies aériennes numériques disponibles par rapport aux dates des observations et mesures au sol. Dans ces départements, 1955 placettes IFN ont été sélectionnées en fonction de leur distance à la lisière du massif dans lequel elles se trouvent et de la taille de ce massif. Seuls ont été retenus les points éloignés de plus de 300 m d'une lisière. Cette partie du travail en effet vise à étudier principalement l'impact des mosaïques paysagères intra-forestières.

*Tableau 19. Caractéristiques des données de la Tâche 2.2 par département : date de la BD-Ortho, des levés au sol et nombre de relevés IFN.*

Département	02	27	28	45	60	61	75-78-91-95	77	80
BD-Ortho	2001	2000	2002	2001	2001	2001	2003	2003	2001
Levers au sol	2003	2002	2004	2005	2001	2001	2003	2004	2002
Nb. points IFN	303	264	76	225	316	227	248	234	62

##### ***4.1.1.2.2 Sites du volet "avifaune"***

Les sites du volet avifaune sont répartis sur toute la France (à l'exception de la Corse, cf. Figure 11). Ces sites sont centrés sur les 1036 points d'écoute du réseau STOC. Un "point" STOC est un carré de 2x2 km à l'intérieur duquel sont répartis 10 points d'écoute.

##### ***4.1.1.2.3 Les données***

Les images utilisées, tant pour le volet flore que pour l'avifaune, sont celles de la BD-Ortho couleurs naturelles. Le canal infrarouge, n'étant présent que dans de trop rares départements, n'a pas été utilisé. Quant aux missions IRC de l'IFN, elles n'ont pas été utilisées car non orthorectifiées et géoréférencées. En conséquence, la distinction feuillu – résineux, prévue au départ, n'a pu être retenue car très peu fiable sur la couleur naturelle.

Le Scan-25 a également été utilisé soit comme information complémentaire à l'image pour un contrôle de la couverture du sol, soit pour l'identification de certains linéaires (pérennité des ruisseaux, typologie des routes et chemins, etc.).

Enfin, la carte forestière numérique 1/25000 enfin, qui couvre l'ensemble du territoire, était également disponible et a été utilisée en cas de doute sur l'identification de certains habitats, notamment en présence de peuplements jeunes, d'accrués, de plantations ou encore pour la distinction,

## Projet Corylus

si nécessaire, des feuillus et des résineux, voire de certaines plages de ligneux bas, de graminées ou de régénération forestière.

### 4.1.1.3 *La méthode mise en œuvre*

Dans l'approche globale mise en œuvre, la forêt est analysée :

- soit en tant qu'habitat homogène dans une matrice non forestière : rôle de la structure spatiale des masses forestières sur la flore et l'avifaune. Le recueil des informations nécessaires a alors été fait par exploitation de la carte forestière : calcul sous SIG de surfaces, périmètres, distances, longueurs d'interface ;

- soit en tant qu'ensembles d'habitats hétérogènes à l'échelle du paysage intra-forestier : rôle de la présence et de la répartition des types d'habitat dans l'environnement (400 ha) de chaque relevé floristique ou point d'écoute avifaunistique. Les informations nécessaires sont ici recueillies par photo-interprétation. C'est cette approche qui est explicitée ci-dessous.

#### 4.1.1.3.1 Les acteurs

Le travail d'interprétation, d'une durée de six mois, a été confié à un élève de l'ESITPA de Rouen, Ecole d'Ingénieurs en Agriculture, et correspond à un stage de fin d'études. Le stagiaire était localisé dans l'atelier de photo-interprétation de l'échelon IFN de Caen. Plus au fait des problèmes agricoles que forestiers, le stagiaire (BLH) souhaitait acquérir un complément de formation dans le domaine de la photo-interprétation. Une formation de base d'une semaine en foresterie, en salle et sur le terrain, lui a été donnée. D'autre part, la demande, les différents thèmes de la nomenclature, a été explicitée et illustrée au cours de plusieurs réunions au démarrage des travaux.

#### 4.1.1.3.2 Le dispositif spatial

L'analyse du couvert des habitats, comme l'ensemble des observations prévues, ont été réalisées sur des surfaces de 100 et 400 ha, sises autour des points IFN d'observation au sol ( ) et autour des points d'écoute du réseau STOC. Ces surfaces, prévues initialement de formes circulaires, ont été abandonnées au profit du carré, lequel s'est très vite imposé principalement pour des raisons d'estimation rapide et simple des surfaces. En effet, le découpage de ces carrés en mailles élémentaires auxquelles n'est affecté qu'un seul type d'habitat, permet d'éviter la délimitation de ceux-ci trop onéreuse en temps de travail. Il s'agit en fait d'une simple généralisation des contours au seuil de l'ha ce qui reste très largement compatible avec la précision souhaitée.

Ces grilles d'analyse sont centrées sur le maillage IFN or celui-ci correspond, selon les départements, soit à une grille de 600 x 600 m soit à une grille de 500 x 625 m. Le premier cas équivaut à 6 x 6 carrés élémentaires de 100 m de côté (1 ha), tandis que le second est l'équivalent de 4 x 5 carrés de 125 m (1,56 ha).

Ainsi, la surface de 100 ha, soit 1 km de côté, a été subdivisé selon le cas en

- 10 x 10 carrés de 100 m
- ou 8 x 8 carrés de 125 m

La surface de 400 ha, soit 2 km de côté, a été subdivisée en

- 20 x 20 carrés de 100 m
- 16 x 16 carrés de 125 m.

Ce dispositif permet de ne jamais interpréter 2 fois la même portion de territoire, y compris en cas de superposition (fréquente) des surfaces de 100 et 400 ha. En revanche, de nombreuses mailles élémentaires de 100 ou 125 m de côté peuvent être situées dans les buffers de 100 et 400 ha appartenant à plusieurs points IFN ( ).

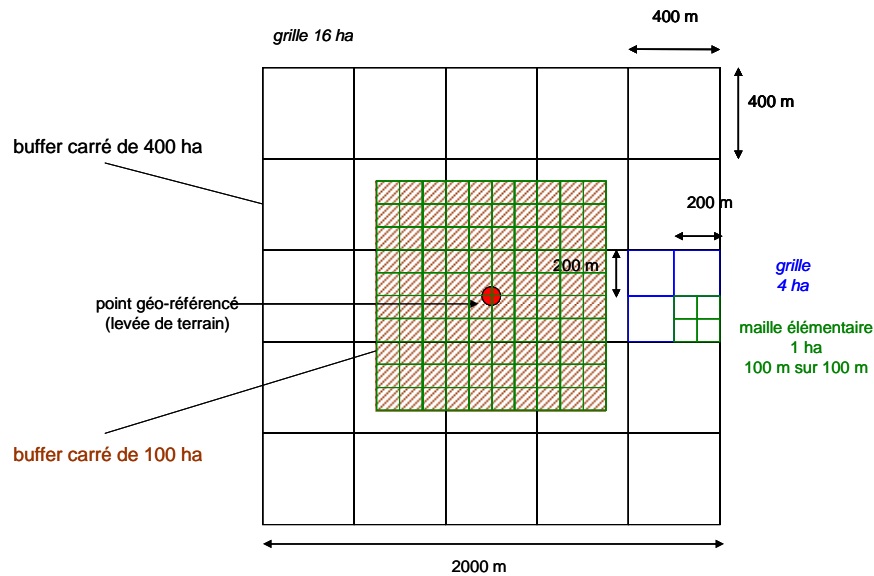


Figure 14. Représentation des deux buffers carrés emboîtés de 100 et 400 ha centrés sur chaque relevé IFN pour le travail de photo-interprétation.

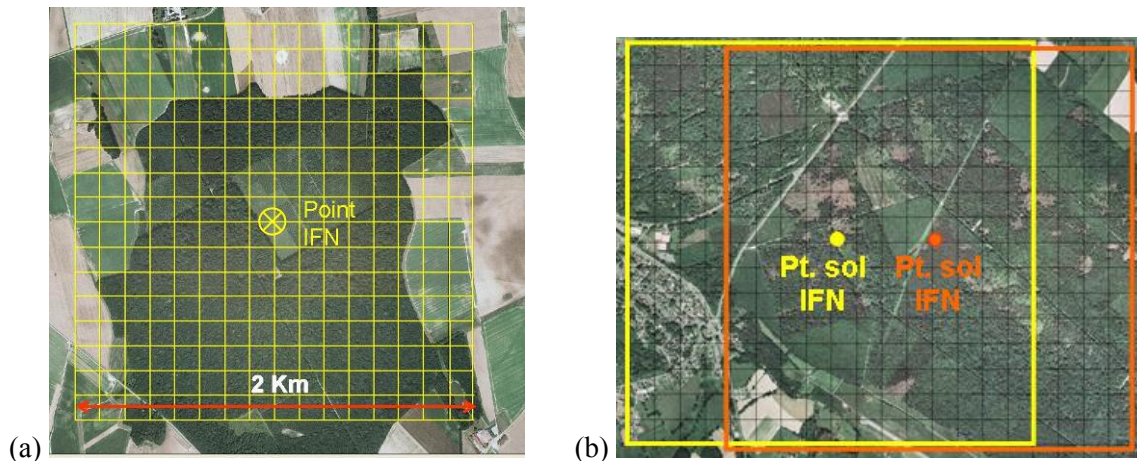


Figure 15. (a) Illustration de la phase de photo-interprétation avec représentation du buffer carré de 400 ha centré sur le point IFN et découpé en  $16 \times 16 = 256$  carrés élémentaires de 1,56 ha chacun. (b) Illustration de la zone de superposition entre buffers de deux relevés IFN proches.

#### 4.1.1.3.3 La nomenclature

Les informations recueillies sur chaque carré élémentaire sont :

- les couverts par type d'habitat : coupes, clairières, peuplements jeunes, peuplements adultes, non forêt avec façons culturales, non forêt sans façon culturelle, terrains non végétalisés, eaux,
- pour les points du réseau STOC, les vignes, vergers, ligneux bas et graminées ont été distingués ainsi que 4 classes de densité dans le couvert boisé, la présence de haies arborées, de bosquets et d'arbres épars,
- la distance du relevé aux habitats ouverts suivants : coupes, clairières, peuplements jeunes, non forêt avec façons culturales, non forêt sans façon culturelle (Figure 16),
- la distance du relevé à chacun des linéaires suivants : route goudronnée, route empierrée, chemin, ruisseau (Figure 16).

#### 4.1.1.3.4 Développement d'un module spécifique sous Arc-View

Pour visualiser le dispositif d'échantillonnage et faciliter l'interprétation, une extension pour Arc-View-3 a été développée en langage "Avenue". Cette extension se compose de deux modules :

- un module de création des carrés de 400 ha chacun (grand buffer) divisés en 256 ou 400 carrés

## Projet Corylus

élémentaires de 1 ha (ou 1,56 ha) selon le cas. Le buffer de 100 ha correspond alors aux 64 ou 100 carrés élémentaires centraux (Figure 14) ;

- un module de saisie des informations sous la forme d'un formulaire présentant les différents items de la nomenclature.

Compte tenu du nombre de sites à analyser, plus de 3000, avec des portions de territoire communes pour certains d'entre eux, l'objectif était d'optimiser au maximum la saisie des informations, notamment en évitant de revenir sur une portion de territoire déjà analysée. Un carré élémentaire peut ainsi être référencé soit à un seul site soit à plusieurs en cas de chevauchement des surfaces d'analyse.

En présence de formations homogènes, le renseignement de plusieurs carrés élémentaires en même temps est une autre caractéristique de ces modules susceptible d'optimiser la saisie. Rappelons qu'un seul choix est possible par carré élémentaire, quelle que soit son hétérogénéité.

Des contrôles de cohérence (ou choix bloqués) ont également été introduits dans ces modules afin de limiter les risques d'erreur lors de la saisie.

Enfin, et surtout, les informations saisies sont conservées avec leur caractéristiques spatiales c'est-à-dire leur positionnement géographique les unes par rapport aux autres au sein de chaque buffer. Ainsi, à l'obtention de résultats statistiques (surfaces, longueurs, présence absence, etc.) peuvent être adjointes des informations spatiales (nombre de taches, formes, dimensions, connexité, lisière, etc.).

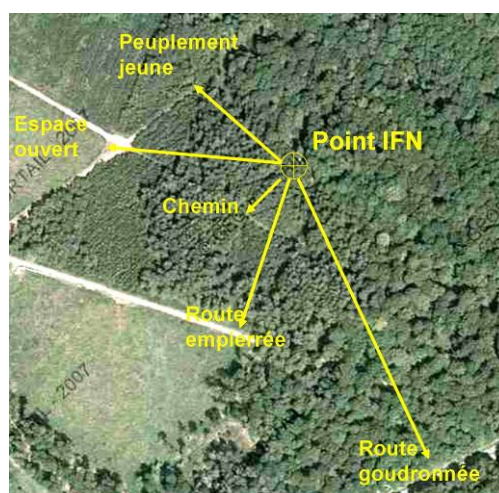


Figure 16. Illustration des mesures de distances prises sur chaque relevé flore IFN de la Tâche 2.2. Les distances au plus proche habitat ouvert, peuplement jeune, chemin, route empierrée et route goudronnée sont visualisées par des flèches.

### 4.1.1.4 Les problèmes rencontrés et les contrôles de qualité

Un suivi des travaux sous forme de réunions mensuelles a été réalisé ainsi que quelques mises au point relatives à la compréhension et à l'application de la nomenclature. En revanche, la fourniture de résultats partiels n'a pas été prévue, ce qui n'a pas permis de rectifier à temps d'éventuels problèmes.

Les premières analyses firent apparaître des erreurs et incompréhensions sur certains items de la nomenclature. Un contrôle systématique sur 200 points du volet flore a donc été réalisé avec l'aide, en personnel, du Cemagref. Les résultats de ce contrôle montrèrent des surestimations mais aussi des sous-estimations, parfois importantes, sur des thèmes tels que : landes, accrues, friches, prairies naturelles, clairières, coupes rases ou encore peuplements jeunes. Il semble notamment que la règle des 50% de couverture d'un type d'habitat dans le carré élémentaire n'ait pas été bien suivie. Il semble également que la limite conventionnelle entre coupe rase et peuplement jeune ait été mal appréciée.

Si les erreurs constatées portent sur des types d'habitat peu étendus, elles n'en sont pas moins importantes pour l'étude de la flore comme pour le suivi de l'avifaune. Un contrôle systématique du travail effectué a donc été décidé et pris en charge par l'IFN avec une aide substantielle du Cemagref.

L'objectif n'était en aucune façon de reprendre l'ensemble du travail mais simplement de ne le corriger qu'en présence d'erreurs manifestes. La part, non négligeable, de subjectivité inhérente à toute

interprétation, n'a fait l'objet d'aucune correction. Seuls les oublis et erreurs manifestes ont été corrigés et ceci sur l'ensemble des échantillons flore et avifaune.

Un retard de plusieurs mois dans la fourniture de ces données est donc à déplorer même si celles-ci sont aujourd'hui particulièrement fiables.

### **4.1.1.5 Les objectifs de déploiement futur au sein de l'IFN**

L'IFN, dont une étape de la méthode consiste chaque année à analyser par photo-interprétation un point pour 10 km<sup>2</sup> sur l'ensemble du territoire, envisage le recueil, sur ces mêmes 55 000 placettes, d'informations complémentaires, à caractère paysager. Ces informations concerneraient la présence, la nature, le nombre, les dimensions, etc. d'objets ponctuels, linéaires ou surfaciques constitutifs d'un paysage et nettement visibles sur les images aériennes.

Le travail de photo-interprétation réalisé dans le cadre de ce projet constitue donc pour l'IFN un premier essai de taille significative : 400 ha autour de 3000 points soit 120 000 ha de territoire analysé. Il représente également une opportunité de validation scientifique de la pertinence des informations collectées. A ce jour, tout développement en ce sens des informations recueillies par l'IFN reste cependant assujettie à un besoin clairement identifié.

## **4.1.2 Calcul d'indices paysagers à partir de la carte forestière numérique de l'IFN**

### **4.1.2.1 Rappel des objectifs spécifiques aux calculs sous système d'information géographique**

L'investissement de l'IFN dans ce volet du projet vise à calculer un ensemble d'indicateurs cartographiques pouvant servir de variables explicatives de la répartition des espèces végétales. Au-delà d'une simple faisabilité, le délai de mise en place des calculs intègre une phase de développement d'un processus générique qui pourra être mobilisable pour d'autres lots de données à tout moment.

Les indicateurs conventionnels déjà calculés par l'IFN, que l'on retrouve dans le document "Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises" (édité tous les 5 ans : 1995, 2000, 2005) et qui sont appliqués pour les demandes d'indicateurs régionaux de suivi de certification type PEFC, n'ont pas évolué de façon majeure depuis une dizaine d'années. Ce projet est donc l'occasion de définir et d'expérimenter concrètement dans une perspective nationale, au sein d'un groupe d'experts, un nouveau socle d'indicateurs spatiaux. La mise au point de ces indicateurs est assurée dans le souci de conserver une cohérence entre les préoccupations du projet et les possibilités de valorisation ultérieure par réitération des calculs à différentes échelles. Ce projet permet de confronter concrètement les approches de révision et d'harmonisation des indicateurs nationaux ou paneuropéens (*cf.* MCPFE Varsovie novembre 2007) et une extension des possibilités de calcul ou d'acquisition d'informations actuelles.

Cette première tâche du projet, de mise au point des calculs d'indicateurs géographiques, est une phase essentielle dont la durée ne doit pas être minimisée pour que la pertinence finale puisse être évaluée avec fiabilité. Elle ne pourra être sanctionnée qu'après la phase suivante de modélisation de la distribution des espèces. A la suite de cette seconde phase, il pourra être envisagé des ajustements, approfondissements ou les développements futurs.

### **4.1.2.2 Calculs des descripteurs spatiaux**

La méthode de travail a reposé tout d'abord sur la définition des indicateurs prescrits puis sur une analyse de faisabilité sous SIG. Cette analyse a tout d'abord été conduite entre décembre 2006 et décembre 2007 par un ingénieur chargé d'étude en CDD localisé à Nancy. Elle a conduit à partir d'avril 2007 à une première implémentation et une restitution de résultats sur l'intégralité du domaine d'étude. A partir de janvier 2008, le suivi des travaux s'est fait à la fois dans la poursuite de calculs prescrits et non implémentés mais également dans une refonte des algorithmes pour une amélioration des performances de calculs et un enchaînement automatique des calculs unitaires.

#### **4.1.2.2.1 Les contraintes d'organisation et choix des outils**

Les outils informatiques utilisés sont ceux du système d'information de l'IFN : outils ESRI : ArcINFO, Arcview3 et secondairement ArcGIS 9.x. ArcINFO workstation a été privilégié du fait de

sa rapidité pour l'exécution de procédures automatiques (scripts AML), de sa gestion de modèles topologiques (qui est très utilisée pour les traitements de voisinage) et de l'existence de nombreux scripts développés à l'IFN pour la manipulation des couches d'information et pour l'application de tests de traitement et de contrôle. Les calculs doivent composer également avec l'architecture des bases de données de l'IFN, à découpage départemental et année de référence, ce qui est une contrainte forte pour tout travail d'analyse plus global, en continuité spatiale. Pendant la première année, la complexité liée aux limites entre zone n'a pas été abordée dans ces aspects d'automatisation. Nous avons utilisé une unique couche fusionnée spécifique regroupant les couvertures forêt/non forêt IFN de la moitié nord de la France (avec 52 départements) et une bordure de 50 km de large dans les pays limitrophes (Belgique et Allemagne) en utilisant Corine Land Cover.

### 4.1.2.2.2 Organisation du travail

La méthodologie adoptée consiste en un découpage de la Tâche 1 (indices de structure spatiale) en 4 phases, dont les enchaînements permettent un affinage progressif de la définition des variables de calcul de chaque descripteur prescrit, tout en favorisant la compréhension globale par les acteurs du projet, des concepts, des possibilités et des limites inhérentes aux données existantes.

**Phase 0** (décembre 2006 à octobre 2007) : préparation et formulation des besoins et des facteurs clés : prise en compte de la variabilité des dates des données, de contraintes d'antériorité entre données, de l'hétérogénéité départementale des données de base pour constituer les lots de données adéquats pour les traitements.

**Phase 1** (avril 2007 à décembre 2007) : décomposition analytique des opérateurs spatiaux de chaque besoin pour définir les étapes de création des objets géographiques, d'agrégation en valeurs synthétiques ou d'application de fonctions SIG (calculs de distances, longueurs d'interfaces). Il s'agit essentiellement d'une analyse de faisabilité, de calibration hors contraintes de stockage et d'organisation de l'information, et de choix des données.

#### **Difficultés rencontrées :**

La principale difficulté rencontrée a été la gestion de l'aspect multidimensionnel des besoins se traduisant par un foisonnement des calculs selon 4 axes de définition des variables descriptives spécifiques :

(1) un axe concernant les nomenclatures et l'harmonisation des données sources en lots de données d'emprise nationale : de nombreuses couches thématiques ont été utilisées dans le projet, mais les types de peuplements départementaux (TYPD) étaient la base de l'information existante et permettent d'en déduire des données agrégées spécifiques au projet telles que la composition en essences, le type de structure forestière, les types nationaux de peuplement IFN ou tout autre regroupement intermédiaire ;

(2) un deuxième axe concernant l'étendue spatiale des zones d'influence initiales et d'études des objets dans le projet ;

(3) un troisième pour la variation temporelle (que l'on rencontre sur ce projet entre le lot de données utilisé pour le croisement avec les points STOC et le lot de données cartographiques utilisé pour les deux autres volets) ;

(4) les traitements thématiques divers selon le volet "oiseaux" et les deux volets "flore".

**Phase 2** (juin 2007 à fin des développements) : définition et précision des seuils pris en compte dans les calculs : surfaces minimales, distances de recherche. Cela comprend :

- la précision et l'affinage des concepts utiles pour l'analyse de données.

- l'enrichissement des traitements SIG avec adjonction d'opérations SIG et de données descriptives représentatives de situations contrastées.

Par exemple, le calcul de la "distance du relevé à la lisière la plus proche" a été affiné au niveau de la définition de "lisière" en distinguant : (1) la distance du point à la limite non forestière la plus proche et (2) la distance du point à la limite externe du massif dans lequel se trouve le point. Cette distinction est liée à la présence possible d'enclaves non forestières d'une certaine surface au sein des massifs forestiers (ce point est illustré par les Figure 17a et b). Un autre exemple est le calcul de la distance à la lisière la plus proche du massif dépassant une certaine surface (Figure 17c).

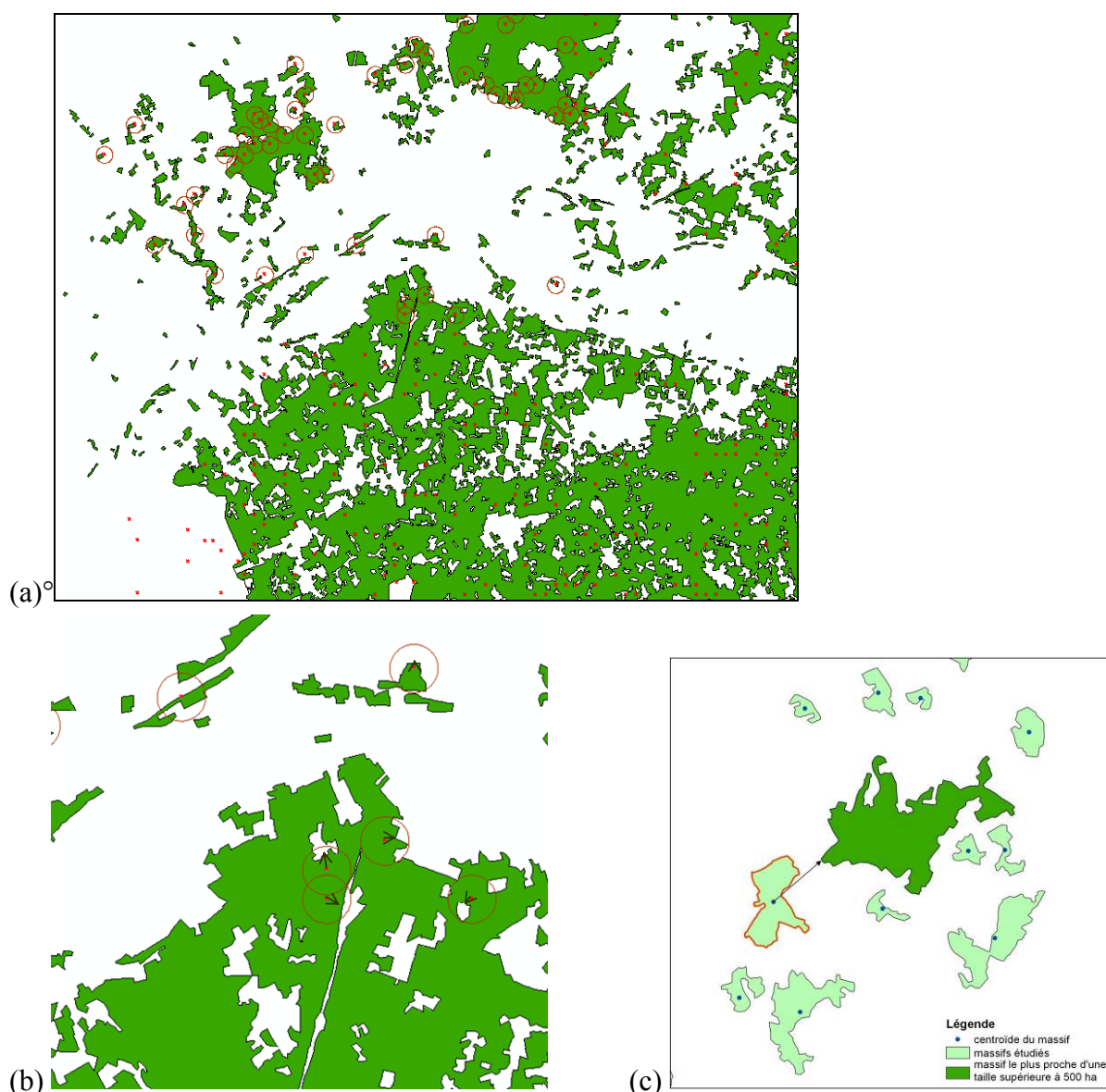


Figure 17. (a) Répartition des points IFN avec emprise de 500 m dans les massifs forestiers. Extrait Nord-Ouest de la Sologne. (b) Distance d'un point à une limite : situation hors d'un massif ou dans un massif avec ou sans enclave (ou trou). (c) Illustration d'un type de distance calculée à un plus proche élément paysager : distance du centroïde du massif étudié à la lisière du massif le plus proche d'une taille supérieure à 500 ha.

Au moment des tests de faisabilité, le choix des seuils de recherche a été volontairement limité afin de pouvoir établir un planning de développement des outils principaux avant fin 2007.

Le choix des sources de données a été fixé en prenant d'un côté la carte forestière numérique IFN et de l'autre les relevés de biodiversité, à savoir : les 41 934 relevés floristiques et dendrométriques de l'IFN et les 1317 points STOC (incluant les 1036 points situés en forêt et étudiés pour la PI).

La précision des résultats est directement héritée de la précision de constitution et d'utilisation des données sources. Des tests de faisabilité ont été conduits pour estimer les limites matérielles de calcul, ce qui a par exemple limité l'étendue du rayon de prise en compte à 1414 m au lieu des 5 km envisagés. Cela représente avant tout croisement d'information un volume de données de près de 500 Mo du fait de la forte intersection des emprises des points voisins. La densité de l'échantillonnage IFN est telle que les points sont souvent distants de moins de 500 m (cf. Figure 19 où une partie de ces emprises est figurée).

Il était néanmoins essentiel de considérer que ces choix structurants pour le projet reposent sur une trame d'acquisition d'information en continue relevant des missions d'organismes publics, ce qui



## Projet Corylus

garantit la généricité des traitements et leur reproductibilité sur des données actuelles, passées (lorsqu'elles existent) ou futures.

**Phase 3** (mai 2007 à octobre 2007) : déploiement partiel. Fourniture de lots de résultats en décembre 2007 pour contrôle de validité et de cohérence.

### **Difficultés rencontrées :**

Les calculs requis pour les premiers indicateurs ont été extrêmement longs du fait de la très grande quantité d'information et d'itérations dans les calculs. La très forte inflation de temps était très liée au cloisonnement des traitements spatiaux qui, pour chaque indicateur, déroulent l'ensemble des itérations et de traitements intermédiaires. La poursuite du projet a donc nécessité un délai de réorganisation de la très grande quantité de données intermédiaires conservées pour la traçabilité du projet.

**Phase 4** (décembre 2007 - septembre 2008) : Reprise des développements.

Cette phase comprend la consolidation globale (vérification de l'articulation des déploiements et compléments de développements) et la poursuite des calculs pour constitution de lots de données complets avant l'analyse de ces données.

### **4.1.2.3 Calculs réalisés**

Toutes les données de référence pour les calculs des indices cartographiques ont été définies et pour certaines constituées en tant que référence figée. Les exploitations après-projet devront se préoccuper de cet aspect de variation temporelle.

Ainsi, pour la Tâche 2.1, nous avons réalisé une fusion de toutes les couches départementales "forêt/non forêt" ainsi que les massifs transfrontaliers. La consommation en ressource d'une telle couche ne permet pas d'envisager un portage "France entière" avec la moitié sud la plus boisée du territoire.

#### Caractéristiques de la couverture des massifs forestiers :

- Couverture d'un seul tenant
- Taille de fichier : 155 Mo
- Calcul d'un identifiant unique fixe pour chaque massif d'un seul tenant (114 803 objets)
- Calcul d'un identifiant unique fixe de chaque inclusion non forestière présente dans les massifs (14505 objets)
- 114 803 massifs
- Somme des surfaces de forêt = 97 800 km<sup>2</sup>
- Surface minimale de massif = 0,01 ha
- Surface maximale de massif = 322 526 ha
- Surface moyenne de massif = 85 ha

La mise en œuvre des calculs a été organisée en trois volets qui correspondent à des jeux de données sources différents (spatiales et temporelles) et des calculs d'indicateurs différents. La totalité des calculs cartographiques pour le volet oiseaux sont terminés et les processus automatisés concernant le rayon de buffer et les fonds IFN sont réutilisables (Tableau 3). Un fond image d'illustration des données cartographiques a été également mis à disposition sur l'intégralité de la zone d'étude pour l'exploitation des résultats (Figure 20).

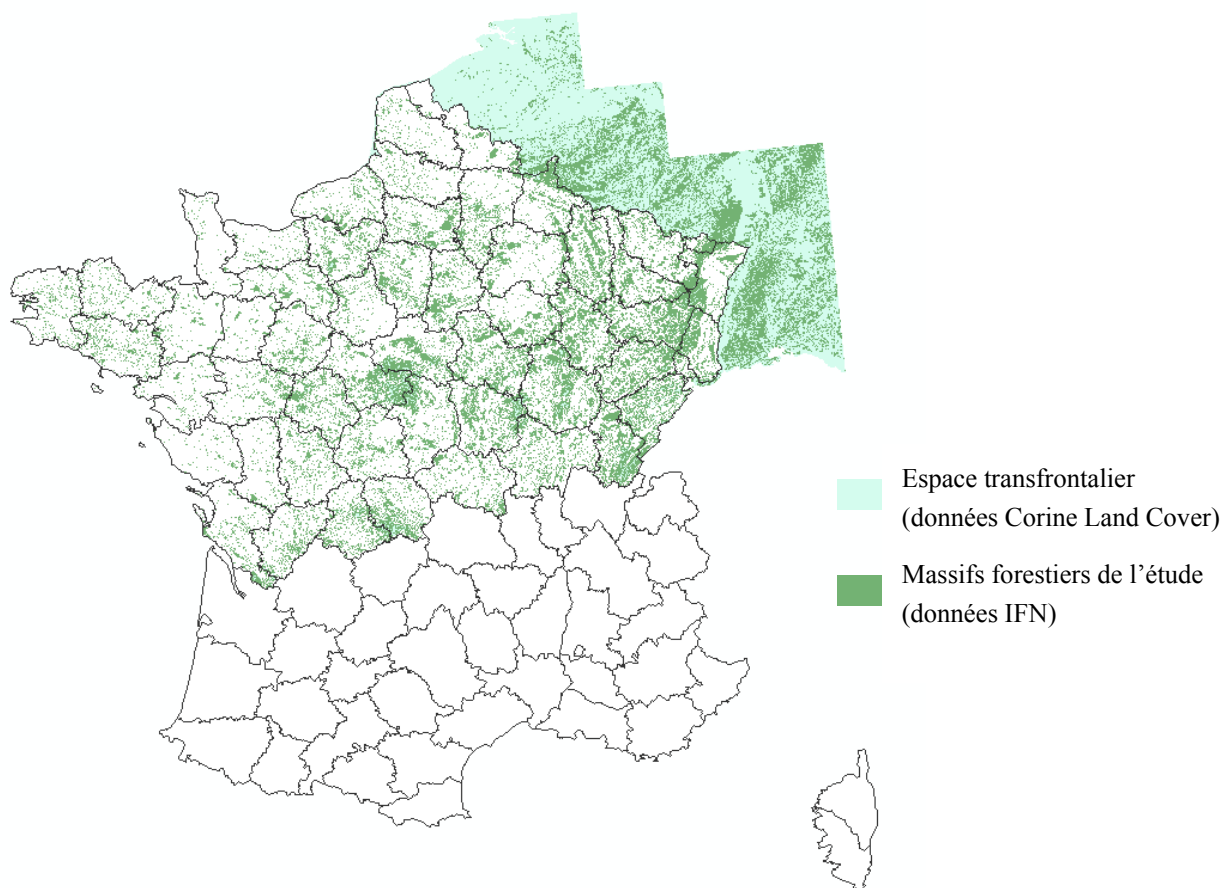


Figure 18. Carte des masses forestières dans la zone d'étude de la Tâche 2.1 (moitié nord de la France).

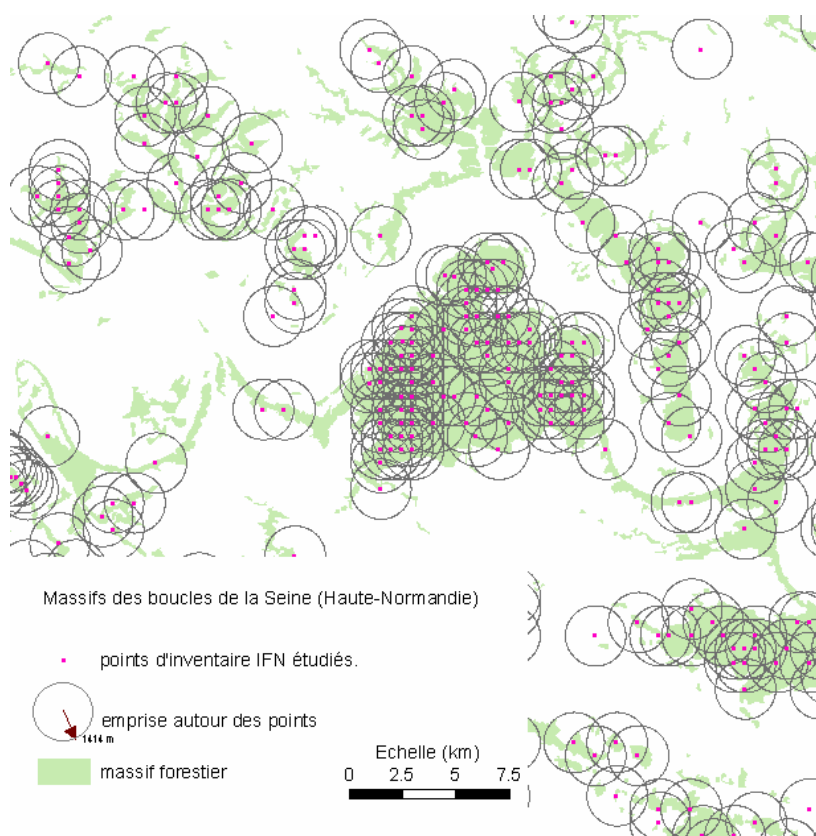


Figure 19. Illustration de la redondance géographique des buffers de 1414m autour des points de la Tâche 2.2.

## Projet Corylus

Tableau 20. Descriptif des variables paysagères calculées sur les points STOC du volet "oiseaux" (Tâche 3).

---

### VOLET avifaune (1317 points)

---

4 Lots de données :

- **STOC\_bufcarré\_TYPD.data** : données unitaires pour calculer nombre, surface et périmètre des habitats (types cartographiés départementaux détaillés) autour de chaque point dans un carré de 4 km<sup>2</sup> - 13 336 lignes de données
- **STOC\_bufcercle5k\_TYPD.data** : données unitaires pour calculer nombre, surface et périmètre des habitats (types cartographiés départementaux détaillés) autour de chaque point dans un cercle de 5 km de rayon - 153 918 lignes de données
- **STOC\_bufcarré\_FORET.data** : données unitaires pour calculer nombre, surface et périmètre et coordonné du centroïde de chaque tache d'habitat "forêt/non forêt" autour de chaque point dans un carré de 4 km<sup>2</sup> - 7 579 lignes de données
- **STOC\_bufcercle5k\_FORET.data** : données unitaires pour calculer nombre, surface et périmètre et coordonné du centroïde de chaque tache d'habitat de "forêt/non forêt" autour de chaque point dans un cercle de 5 km de rayon - 99 498 lignes de données

Détail du descriptif des données fournies (données et métadonnées) :

<Identifiants>

Id\_POINT\_RESEAU : Numéro du point STOC

Id\_HABITAT : identifiant du polygone "habitat", élément dont la géométrie est décrite ensuite

FORET ou TYPD : code de l'élément (selon nomenclature dans la thématique étudié)

<Variables mesurées>

SURFACE : surface de l'élément

PERIM : périmètre de l'élément

X,Y : Coordonnées du centroïde de l'élément

<Métadonnées>

DEP : département d'appartenance de l'élément cartographique croisé

ANREF : année de référence de l'information (cycle d'inventaire)

---

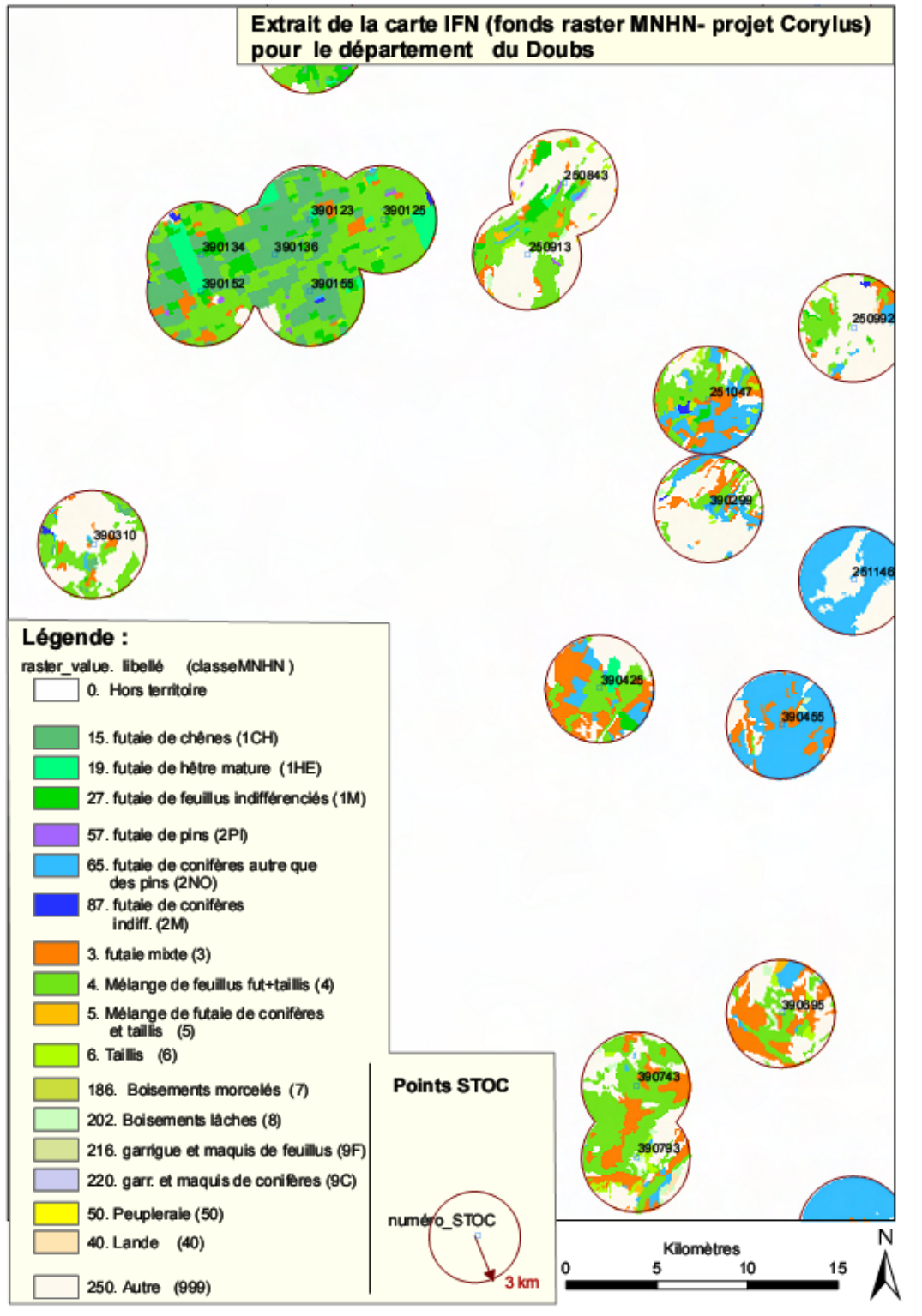


Figure 20. Extrait du fond raster sur une partie du département du Doubs : cartographie des types de peuplement autour des points STOC sur un rayon de 5 km. La classification utilisée est un peu plus détaillée que la classification nationale de l'IFN. Cette carte constitue une aide à l'interprétation des résultats.

## ***4.2 Annexe 2 - Utilisation de la couche CORINE Land Cover pour l'étude des structures spatiales forestières***

### ***4.2.1 Possibilité d'utiliser CORINE Land Cover (CLC) pour le suivi de l'évolution des paysages forestiers français.***

L'IFN ne peut pas offrir, pour l'instant, de suivi temporel des structures spatiales forestières. L'inventaire CORINE Land Cover (voir le site de l'IFEN pour une description complète de cette base de données cartographique de l'utilisation des sols d'Europe, <http://www.ifen.fr/index.php?id=88>) pourrait constituer une base de travail intéressante pour l'étude des structures paysagères en France et en Europe, puisqu'il cartographie, à l'échelle du 1:100 000, l'occupation du sol en 44 postes et avec des unités de surface minimale de 25 ha. De fait, il a déjà été utilisé dans cet objectif à de multiples reprises. Il constitue ainsi une alternative intéressante aux données de l'IFN, puisqu'il est gratuit.

Mais surtout, deux inventaires successifs sont déjà disponibles, datés de 1990 et 2000. Ces deux inventaires offrent la possibilité de caractériser les tendances actuelles dans l'évolution des structures paysagères forestières en France. Une question mal résolue et pourtant très importante est par exemple de savoir comment se fait l'augmentation actuelle de la surface forestière. Plus précisément, quelle est la part, dans cette augmentation, due à l'accrétion autour des noyaux forestiers déjà existants et quelle est la part due à la création de nouveaux massifs ? De mêmes, les résultats précédents concernant l'effet de la distance à la lisière sur la diversité végétale forestière montrent l'intérêt de caractériser, cartographier et suivre l'évolution des zones de cœur et de périphérie des massifs forestiers français.

Nous avons dans un premier temps testé la validité des données CLC en les confrontant à d'autres séries de données. Nous avons pour cela étudié l'évolution de la surface forestière française globale dans les données CLC. En effet, cette surface forestière est supposée avoir fortement augmenté entre 1990 et 2000, d'après les inventaires de l'IFN et de Teruti. Dans Teruti par exemple, les sols boisés passent de 15 785 à 16 244 milliers d'hectares entre 1992 et 2002, soit une progression de 45 950 ha/an. Les données de l'IFN indiquent qu'entre 1984 et 1996, la surface forestière française a progressé d'un peu plus de 73 000 ha/an. Même si ces deux chiffres diffèrent fortement (le chiffre IFN est 60% plus élevé que le chiffre Teruti), ils indiquent tous deux une augmentation rapide de la surface boisée. Qu'indique CLC à ce propos ?

Nous avons dans un premier temps recherché quels sont les codes CLC, parmi les codes potentiellement forestiers (rubriques 3.1 et 3.2 de la nomenclature CLC, voir Tableau 21), qui correspondent à des zones forestières, au sens de l'IFN.

Dans cet objectif, nous avons croisé la carte CLC 2000 avec la carte de l'IFN sur deux régions différentes, la Lorraine d'une part (départements 54, 55, 57 et 88) et le grand Ouest (14, 27, 49, 61, 72, 75, 76, 37, 41, 22, 29, 35, 44, 50, 53, 56, 85) d'autre part. Il est apparu que les codes CLC qui sont majoritairement de la forêt au sens IFN sont les codes 3.1.1, 3.1.2, 3.1.3 et 3.2.4 (Tableau 22). La transition est très nette entre le code 3.2.3 (landes et broussailles), très majoritairement considéré comme non forestier par l'IFN (à 85%) et le code 3.2.4 (forêt et végétation arbustive en mutation), très majoritairement forestier (à 87% en Lorraine et à 75% dans le grand Ouest). On peut donc tracer une limite assez nette entre les codes forestiers et non forestiers de CLC. Il faut noter que les codes 1.4.1 (espaces verts urbains) et 2.2.2 (vergers) apparaissent majoritairement forestiers dans le grand Ouest. Nous ne les avons pas retenus, dans un premier temps, dans la définition de la forêt au sens CLC, en raison du faible pourcentage de la surface régionale totale qu'ils représentent (0,1% et 0,4% respectivement), par rapport aux 4 seuls codes forestiers (14,4%). Nous n'avons pas non plus retenu le code 3.2.3 de la végétation sclérophylle, car l'IFN ne compte pas comme forêts les garrigues et maquis. Il faudrait cependant vérifier cela par des comparaisons entre CLC et IFN dans le sud-est de la France.

Tableau 21. Nomenclature CORINE Land Cover concernant les formations arborées.

### 3.1 Forêts

#### 3.1.1. Forêts de feuillus

Formations végétales principalement constituées par des arbres, mais aussi par des buissons et arbustes, où dominent les espèces forestières feuillues.

#### 3.1.2. Forêts de conifères

Formations végétales principalement constituées par des arbres, mais aussi par des buissons et arbustes, où dominent les espèces forestières de conifères.

#### 3.1.3. Forêts mélangées

Formations végétales principalement constituées par des arbres, mais aussi par des buissons et arbustes, où ni les feuillus ni les conifères ne dominent.

### 3.2. Milieux à végétation arbustive et/ou herbacée

#### 3.2.1. Pelouses et pâturages naturels

Herbages de faible productivité. Souvent situés dans des zones accidentées. Peuvent comporter des surfaces rocheuses, des ronces et des broussailles.

#### 3.2.2. Landes et broussailles

Formations végétales basses et fermées, composées principalement de buissons, d'arbustes et de plantes herbacées (bruyères, ronces, genêts, ajoncs, cytises, etc.).

#### 3.2.3. Végétation sclérophylle

Végétation arbustive persistante, aux feuilles relativement petites, coriaces et épaisses. Y compris maquis et garrigues. Maquis: associations végétales denses composées de nombreux arbrisseaux qui couvrent les terrains siliceux acides en milieu méditerranéen. Garrigues: associations buissonnantes discontinues des plateaux calcaires méditerranéens. Elles sont souvent composées de chênes kermès, d'arbusiers, de lavande, de thym et de cistes blancs. Quelques arbres isolés peuvent être présents.

#### 3.2.4. Forêt et végétation arbustive en mutation

Végétation arbustive ou herbacée avec arbres épars. Formations pouvant résulter de la dégradation de la forêt ou d'une recolonisation / régénération par la forêt.

Au niveau national, la somme des surfaces des 4 codes forestiers définis précédemment passe de 15 579 259 ha en 1990 à 15 574 078 ha en 2000, soit une baisse insignifiante de 5181 ha en 10 ans, en contradiction flagrante avec les chiffres IFN et Teruti. Cette stabilité persiste même si on change les limites de la forêt dans CLC. En incluant les codes 1.4.1, 2.2.2 et 3.2.3, la forêt passe de 16 269 515 ha en 1990 à 16 269 071 ha en 2000, soit une baisse toujours insignifiante de 444 ha.

Cette contradiction pourrait venir du fait que la surface minimale d'inventaire dans CLC est de 25 ha, alors qu'elle n'est que 2,25 ha dans les cartes IFN (et avec une largeur minimale de 75 m). Il faudrait alors imaginer que la progression des surfaces forestières françaises ne s'est faite que dans cette catégorie des bois compris entre 2,25 et 25 ha. Ceci n'est guère probable pour plusieurs raisons. En particulier, une grande partie de ces petits bois inférieurs à 25 ha sur la carte IFN sont bien inventoriés en forêt sur CLC (qui les considère donc supérieurs à 25 ha): 52% en Lorraine et 34% dans le grand Ouest.

En conclusion, les données CLC ne sont pas, en l'état, utilisables pour caractériser l'évolution des masses forestières. Il faudrait, avant de pouvoir continuer dans cette direction, comprendre l'origine de cette différence entre CLC d'une part et l'IFN et Teruti d'autre part. Nous nous sommes adressés à l'IFEN, correspondant en France de CLC pour avoir plus d'informations. Mais nous n'avons eu pour l'instant aucune réponse. Il faut noter que si l'évolution des surfaces forestières est fautive dans CLC, l'évolution d'autres surfaces devient elle aussi fautive. Or, il a déjà été écrit de nombreux articles sur ces évolutions (voir par exemple EEA 2004, Naizot 2005, Keil *et al.* 2005).

## Projet Corylus

Tableau 22. Proportion de surfaces forestières au sens de l'IFN, par unité de la carte CLC. Le calcul a été fait pour la Lorraine et le grand Ouest. Les unités de la carte CLC majoritairement constituées de forêts sont indiquées en gras.

Nomenclature CLC	code CLC	% forêt IFN Lorraine	% forêt IFN grand Ouest
tissu urbain continu	111	<0,05	0,4
tissu urbain discontinu	112	0,9	2,1
zones industrielles et commerciales	121	3,3	2,4
réseaux routiers et ferroviaire et ...	122	2,6	4,4
zones portuaires	123	<0,05	0,4
aéroports	124	2,8	1,7
extraction de matériaux	131	8,9	9,0
décharges	132	3,6	8,3
chantiers	133	2,5	10,5
espaces verts urbains	141	17,0	<b>52,1</b>
équipements sportifs et de loisirs	142	11,9	16,3
terres arables hors périmètres d'irrigation	211	1,7	0,7
vignobles	221	5,6	2,1
vergers et petits fruits	222	2,5	<b>63,0</b>
prairies	231	2,9	2,7
systèmes cultureux et parcellaires complexes	242	2,6	2,7
surfaces essentiellement agricoles....	243	15,6	30,5
forêts de feuillus	311	<b>91,1</b>	<b>85,5</b>
forêts de conifères	312	<b>94,0</b>	<b>91,4</b>
forêts mélangées	313	<b>85,5</b>	<b>84,5</b>
pelouses et pâturages naturels	321	10,0	7,6
landes et broussailles	322	14,9	14,7
forêt et végétation arbustive en mutation	324	<b>87,1</b>	<b>74,5</b>
plages, dunes et sable	331		8,1
roches nues	332	8,2	0,9
végétation clairsemée	333	23,0	3,5
marais intérieurs	411	5,1	13,5
tourbières	412	<0,05	7,8
marais maritimes	421		1,6
marais salants	422		0,2
zones intertidales	423		4,5
cours et voies d'eau	511	0,6	3,6
plans d'eau	512	3,2	7,3
lagunes littorales	521		<0,05
estuaires	522		4,5
mers et océans	523		3,5

### 4.2.2 Caractérisation à l'échelle nationale de la surface des cœurs de massifs dans la couche CLC 2000.

Si la dynamique temporelle des surfaces forestières semble pour l'instant mal reproduite dans CLC, les structures spatiales à une année donnée sont, elles, probablement plus fiables. En témoigne la bonne corrélation entre les surfaces forestières définies par l'IFN et CLC (Tableau 23 et Tableau 24).

Tableau 23. Distribution des surfaces forestières CLC selon la classification forêt-non forêt de l'IFN, en % de chaque ligne, pour la région Ouest.

CLC	Forêt	IFN		
		Forêt >25 ha	Non forêt	Forêt 0-25 ha
2000	Forêt	79,9	14,0	6,0
	Non forêt	1,3	97,0	1,7

## Projet Corylus

Tableau 24. Distribution des surfaces forestières CLC selon la classification forêt-non forêt de l'IFN, en % de chaque ligne, pour la région Lorraine.

		IFN		
		Forêt >25 ha	Non forêt	Forêt 0-25 ha
CLC	Forêt	89,1	9,1	1,8
2000	Non forêt	1,6	97,4	1,0

En raison des résultats obtenus dans la phase préliminaire d'analyse des données, qui souligne l'importance des différences floristiques entre zones de cœur et de périphérie des massifs, nous avons élaboré des cartographies de ce paramètre pour l'ensemble de la France (Figure 21).

La surface des forêts dans CLC est de 17,5 millions d'hectares. La proportion des surfaces forestières à plus de 100 m d'une lisière est de 67,6%. Elle tombe à 24,0% à plus de 500 m, ce qui est faible au regard des résultats précédents. Ces pourcentages diminuent certainement si on considère un seuil minimal plus bas pour la surface forestière, comme dans les données IFN par exemple, puisque les massifs nouveaux sont tous petits (mais ne rajoutent pas une grande surface au total).

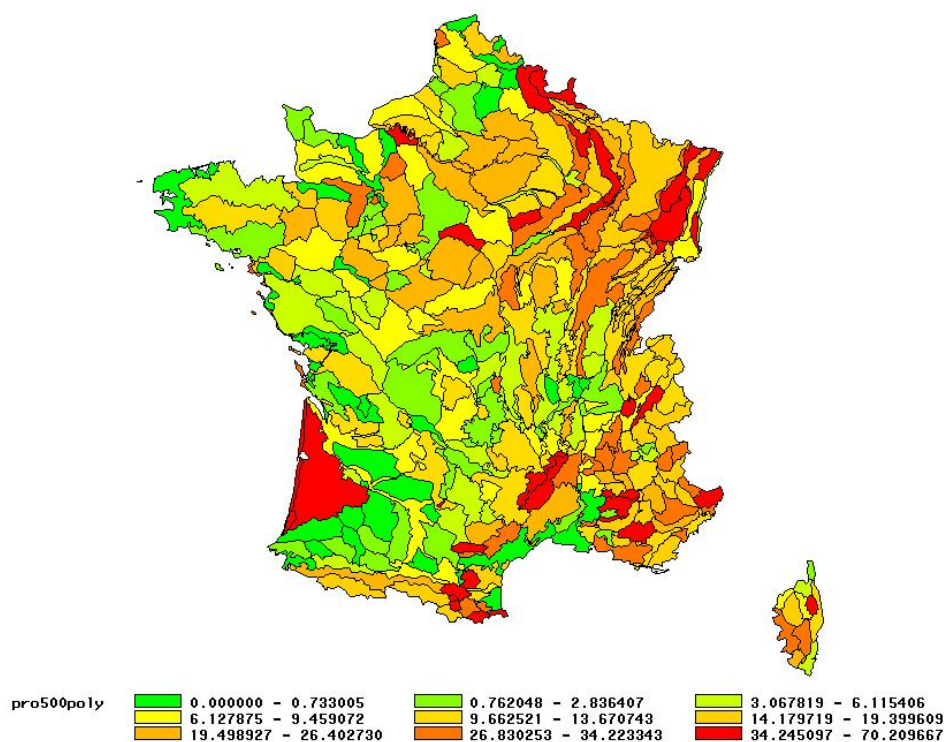


Figure 21. Pourcentage de la surface forestière CLC (%) à plus de 500 m d'une lisière, par région forestière IFN.

La surface théorique minimale nécessaire pour qu'un bois ait une surface de cœur (à plus de 500 m de toute lisière) non nulle est de 79 ha (un cercle de 500 m de rayon). Le massif le plus petit effectivement observé ayant une proportion non nulle de surface de cœur (à plus de 500 m de toute lisière) fait 117 ha.

Le lien entre la surface des massifs et la proportion de surface de cœur n'est pas très fort ( $r=0,61$ ,  $n=2949$  massifs ayant une proportion non nulle de cœur). Bien sûr, il y a une limite théorique maximale à cette proportion, celle qu'on observe pour le cercle. Mais à part cette limite maximale, toutes les configurations sont observées pour une taille donnée (Figure 22), avec des valeurs souvent très basses de proportion de cœur, liées à des formes non compactes des massifs. Il existe ainsi dans le Massif Central (plateaux du Limousin et de Millevaches principalement) un massif forestier de 417 000 ha ne présentant que 7,4% de surface de cœur (soit tout de même 30 800 ha de surface de



## Projet Corylus

cœur !). De façon générale, l'ouest du Massif Central présente des massifs peu compacts. Il en est de même dans le massif du Jura et dans les Alpes du Nord.

La faible proportion des zones de cœur est bien sûr corrélée à l'importance des interfaces forêt-non forêt et la carte suivante (Figure 23) est donc le négatif de la précédente ( $r=-1,0$  entre la longueur des interfaces forêt-non forêt par unité de surface forestière et la proportion de zone de cœur située à plus de 100 m d'une lisière ;  $r=-0,85$  pour les zones de cœur situées à plus de 500 m d'une lisière, corrélations calculées sur les valeurs observées dans les 303 régions forestières IFN).

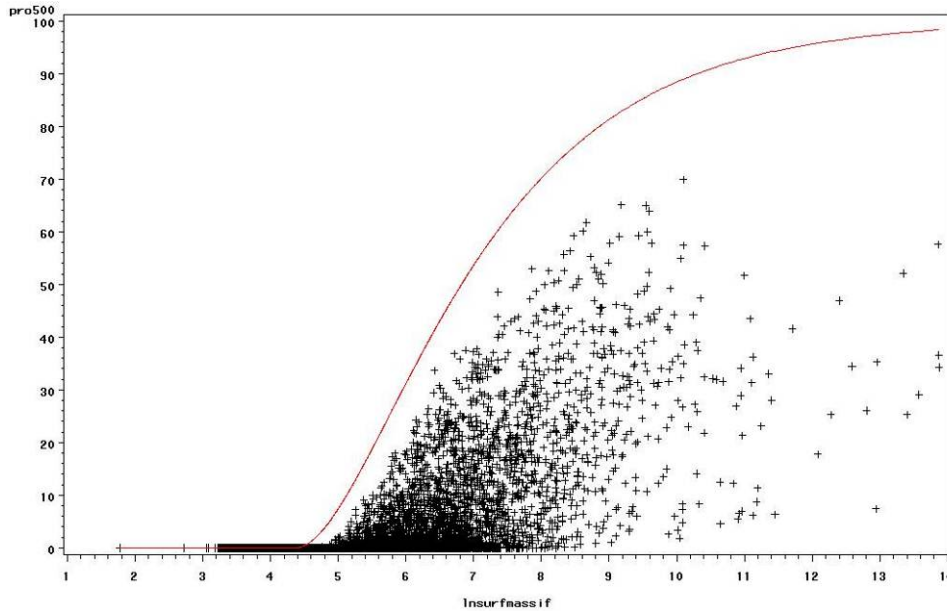


Figure 22. Relation entre la proportion de surface de cœur des massifs CLC (% de surface à plus de 500 m de toute lisière) et la surface du massif (log(surface du massif en hectares)). La courbe rouge indique le maximum théorique possible de ce pourcentage, correspondant au cas du cercle.

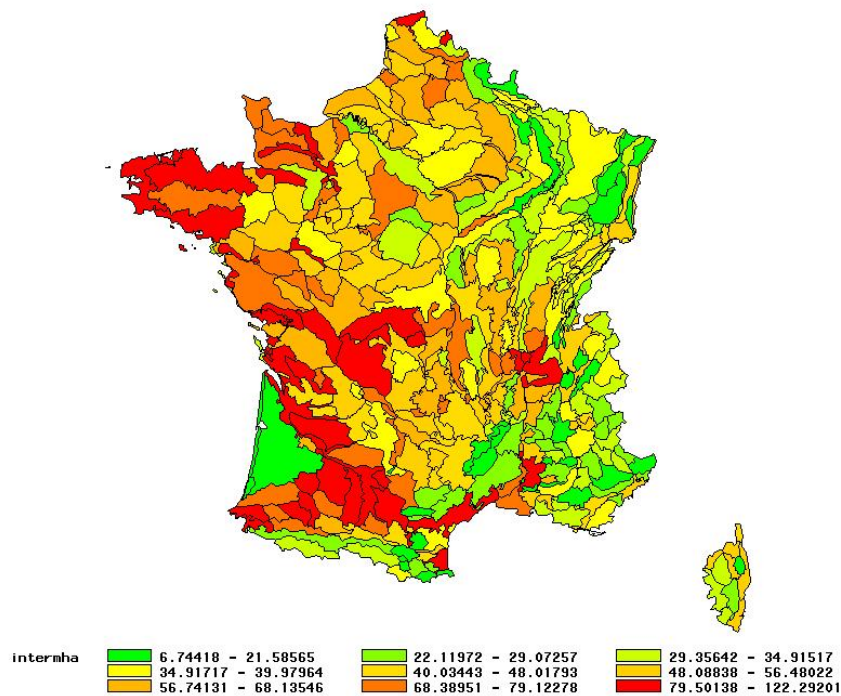


Figure 23. Longueur des interfaces en m par ha de surface forestière, calculées dans la couche CLC 2000 et représentées par région forestière IFN.

### ***4.3 Annexe 3 - Hypothèses sur l'effet des facteurs paysagers sur la richesse ou l'abondance de groupes écologiques de la flore***

#### ***4.3.1 Hypothèse relative à la quantité de milieux ouverts***

**H.1.1** : "la quantité de milieux ouverts permanents ou temporaires au niveau du paysage (agro-écosystèmes, espaces agricoles et végétalisés, coupes et clairières forestières) a un effet très positif sur la richesse/abondance des espèces non forestières, des annuelles et bisannuelles, des anémochores, des espèces à stratégie R, un effet positif sur la richesse/abondance des espèces péri-forestières et des espèces héliophiles, un effet positif ou nul sur les espèces forestières généralistes, et un effet négatif sur les espèces d'intérieur forestier, les espèces sciaphiles, les espèces à faible capacité de dispersion (autochores, barochores et myrmécochores) et les espèces à stratégie S".

#### ***4.3.2 Hypothèses relatives à la nature de milieux ouverts***

**H.2.1** : "les milieux ouverts au niveau du paysage ont un effet variable sur la richesse/abondance des espèces forestières généralistes, des sciaphiles, des myrmécochores et des espèces à stratégie S suivant leur nature : on prédit un effet nul ou négatif de la quantité de milieux ouverts extra-forestiers et un effet nul ou positif de la quantité de milieux ouverts intra-forestiers (coupes, clairières)".

**H.2.2** : "la quantité des peuplements jeunes (<30 ans) au niveau du paysage a aussi un effet sur ces groupes qui s'ajoute à l'effet de la quantité de milieux ouverts ; à quantité totale d'habitat égale, la réponse des différents groupes écologiques à la quantité de jeunes peuplements est moins forte mais dans le même sens que la réponse du groupe à la quantité de milieux ouverts".

**H.2.3** : "la quantité de peuplements adultes fermés au niveau du paysage a un effet positif sur la richesse/abondance des espèces d'intérieur forestier, des espèces sciaphiles, des espèces à faible capacité de dispersion et des espèces à stratégie S<sup>3</sup>".

#### ***4.3.3 Hypothèse relative à la composition en essences des peuplements forestiers***

**H.3.1** : "la quantité de peuplements feuillus<sup>4</sup> (resp. résineux) au niveau du paysage a un effet positif sur la richesse/abondance des espèces caractéristiques de feuillus (resp. résineux)."

#### ***4.3.4 Hypothèses liées à la fragmentation et à la connectivité des taches d'un type donné***

**H.4.1** : "à quantité donnée d'habitat d'un type particulier dans le paysage (forêt, milieu ouvert, milieu fermé, peuplements feuillus, peuplements résineux), la fragmentation des taches a un effet sur la composition floristique et sur les groupes écologiques, mais cet effet varie selon le groupe et peut être positif ou négatif : cette hypothèse peut être appliquée aux hypothèses H.1.1 à 3.1".

**H.4.2** : "à quantité donnée de masses forestières dans le paysage, la connectivité entre masses forestières dans le paysage (évaluée par un indice basé sur le nombre de liaisons assurées par des haies) a un effet positif sur la richesse et/ou l'abondance des espèces forestières généralistes, des espèces d'intérieur forestier et des espèces à faible capacité de dispersion (auto-, baro- et myrmécochores)".

#### ***4.3.5 Hypothèse liée à l'hétérogénéité des habitats***

**H.5.1** : "une forte hétérogénéité des habitats intra et extra-forestiers au niveau du paysage a un effet

---

<sup>3</sup> Cette hypothèse n'est pas tout à fait l'opposée de H.1.1 dans la mesure où il peut y avoir dans le paysage des zones urbaines ou aquatiques.

<sup>4</sup> La définition du peuplement feuillu sera précisée en fonction des critères utilisés par l'IFN. Il s'agira probablement de peuplement pur ou de peuplement à dominante feuillue (par exemple 70%).

positif sur la richesse/abondance de la plupart des groupes, à l'exception de espèces d'intérieur forestier, des sciaphiles et des espèces à faible capacité de dispersion et des espèces à stratégie S".

#### ***4.3.6 Hypothèses relatives à la distance à la lisière externe du massif forestier***

**H.6.1** : "la diversité et la composition floristique varient en fonction de la distance à la lisière externe du massif forestier : la richesse/abondance des espèces non forestières, des annuelles et bisannuelles, des anémochores, des espèces à stratégie R diminue progressivement avec la distance à la lisière ; la richesse/abondance des espèces péri-forestières et des espèces héliophiles diminue mais moins rapidement, celle des forestières généralistes ne change pas, et la richesse/abondance des espèces d'intérieur forestier, les espèces sciaphiles, les espèces à faible capacité de dispersion (autochores, barochores et myrmécochores) et les espèces à stratégie S augmente".

**H.6.2** : "la profondeur de l'effet de lisière externe sur la biodiversité est beaucoup plus importante que celle mise en évidence par d'autres études et qui ne dépasse pas 150 m Honnay *et al.*, 2002). On fait l'hypothèse que cet effet de lisière profond n'est pas seulement dû à des facteurs environnementaux tels que le microclimat, les dépôts azotés ou la station forestière."

#### ***4.3.7 Hypothèses relatives à la densité et à la nature des linéaires intra-forestiers***

**H.7.1** : "la densité de linéaires intra-forestiers au niveau du paysage a un effet très positif sur la richesse/abondance des espèces non forestières, des anémochores, des annuelles et bisannuelles et des espèces à stratégie R, positif pour les espèces péri-forestières et les espèces héliophiles, nul ou positif sur les forestières généralistes, et négatif voire très négatif pour les espèces d'intérieur forestier, les sciaphiles, les espèces à faible capacité de dispersion et les espèces à stratégie S".

**H.7.2** : "à quantité donnée de linéaires dans le paysage, le niveau de fréquentation de la route a un effet différent sur les groupes d'espèces et la composition floristique : les routes ouvertes à la circulation auront un impact plus marqué que les chemins et routes de desserte forestière".

#### ***4.3.8 Hypothèse relative à la distance au linéaire intra-forestier***

**H.8.1** : "la diversité et la composition floristique varient en fonction de la distance au linéaire intra-forestier : la richesse et/ou l'abondance des espèces non forestières, des annuelles et bisannuelles, des anémochores, des espèces à stratégie R diminue très vite avec la distance au linéaire intra-forestier, la richesse/abondance des espèces péri-forestières et des espèces héliophiles diminue mais moins rapidement, celle des forestières généralistes ne change pas, et la richesse/abondance des espèces d'intérieur forestier, les espèces sciaphiles, les espèces à faible capacité de dispersion (autochores, barochores et myrmécochores) et les espèces à stratégie S augmente rapidement".

#### ***4.3.9 Hypothèse relative à l'interaction entre densité de linéaire et position par rapport à la lisière du massif***

**H.9.1** : "à quantité donnée de linéaires dans le paysage, l'effet sur la richesse des groupes écologiques et la composition floristique dépend du contexte paysager : l'effet est d'autant plus fort que l'on est près de la lisière externe du massif".

#### ***4.3.10 Hypothèses relatives au rayon d'action du paysage***

**H.10.1** : "le rayon d'action d'une caractéristique du paysage varie selon l'espèce ou le groupe écologique/biologique analysé".

**H.10.2** : "le rayon d'action du paysage pour une espèce ou un groupe écologique/biologique analysé varie selon la caractéristique du paysage testée".

Ces hypothèses seront traitées en prenant comme donnée de base le relevé élémentaire. Par ailleurs, certaines hypothèses pourront être vérifiées à l'échelle locale (richesse  $\alpha$ ) ou à celle du paysage (richesse  $\gamma$ ).

## **4.4 Annexe 4 - Protocole de travail pour la photo-interprétation**

Cemagref Nogent/Vernisson :

- Catherine Avon, [catherine.avon@cemagref.fr](mailto:catherine.avon@cemagref.fr), tél : 02 38 95 65 45
- Laurent Bergès, [laurent.berges@cemagref.fr](mailto:laurent.berges@cemagref.fr), tél : 02 38 95 03 42

### **4.4.1 1- Préambule**

Il est nécessaire pour le Cemagref d'avoir la date des fonds de cartes IFN disponibles pour les départements choisis pour l'étude intra-forestière le plus tôt possible, ceci dans le but de vérifier que l'écart entre la date de la BD-Ortho et du fonds IFN soit minimal. Ces dates seront aussi nécessaires pour l'ensemble de la zone d'étude extra-forestière.

De plus, nous avons besoin pour la zone intra-forestière uniquement, de la date des Scan25 qui seront utilisés pour calculer les indicateurs basés sur la distance à la route, qui devront correspondre au mieux à la date du relevé floristique.

### **4.4.2 2- Critère de sélection des départements**

Les départements pour lesquels la BD-Ortho précède la levée de terrain ou est de la même année (13 départements). Au final, la sélection porte sur les 9 départements situés dans la même zone (nord et centre-nord) ; on ne conserve pas le département 76-Seine Maritime (BD-Ortho pré-tempête 1999 et relevés post-tempête) et le 62-Pas-de-Calais (seuls relevés datant de la saison suivant la tempête de 1999).

02-AISNE	61-ORNE
27-EURE	75-PARIS (75, 78, 91, 92, 93, 94, 95)
28-EURE-ET-LOIR	77-SEINE-ET-MARNE
45-LOIRET	80-SOMME
60-OISE	

### **4.4.3 Critère de sélection des points d'étude du paysage environnant**

Le nombre maximal de points étudiés sera déterminé en fonction du temps de photo-interprétation.

Pour chaque relevé IFN, il faudra fournir : (1) la distance à la lisière du massif élémentaire (en mètres) et à la lisière du grand ensemble, (2) la taille de massif élémentaire et celle du grand ensemble.

Dans la zone d'étude choisie (9 départements) on dispose de 6499 relevés. L'échantillon final choisi après examen des données par le Cemagref et élimination des relevés trop proches de la lisière (**distance supérieure ou égale à 300m**) contient **1955 points** répartis de la manière suivante :

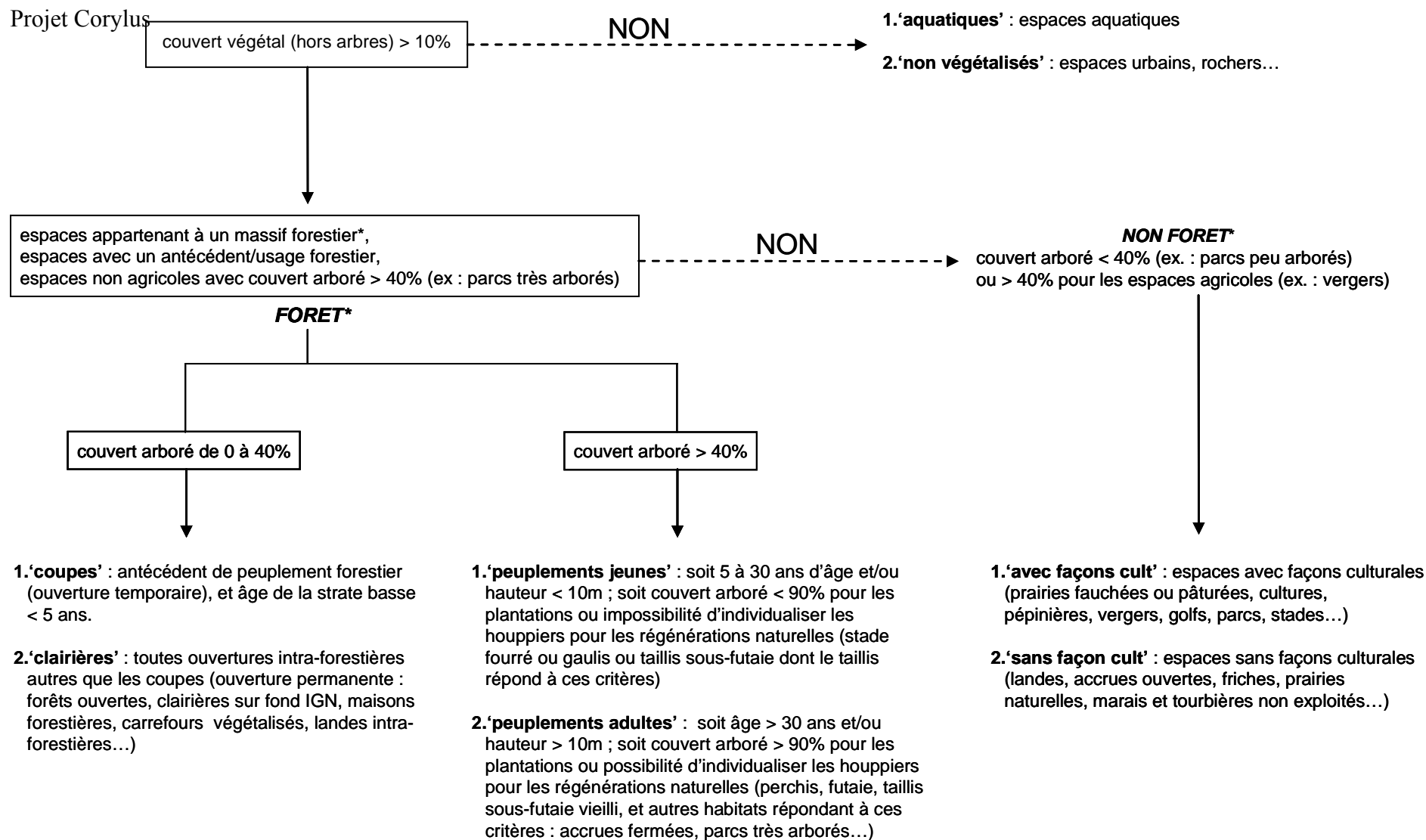
02 303 relevés	61 227 relevés
27 264 relevés	75 248 relevés
28 76 relevés	77 234 relevés
45 225 relevés	80 62 relevés
60 316 relevés	

### **4.4.4 Habitats cartographiés (surfaciés)**

#### **4.4.4.1 Type d'habitats**

Il sera nécessaire d'utiliser sous le SIG en plus de la BD-Ortho, les fonds IFN notamment pour aider à déterminer si l'habitat appartient au massif ou s'il est hors massif, mais aussi les Scan25 pour les indicateurs paysagers sur les routes. Les seuils et catégories seront affinés après test de photo-interprétation (notamment pour le seuil d'identification des coupes : couvert arboré < 40%).

Diagramme d'identification des habitats



**NB** :- \* on s'aidera du « fond vert » de l'IFN si c'est nécessaire, en notant bien qu'il y a un décalage avec la prise de vue de la photo. Attention, nos définitions FORET et NON FORET n'ont pas le sens classique de la typologie IFN : nous tolérons par exemple en NON FORET un couvert arboré jusqu'à 40% (et plus pour les espaces agricoles) pour les habitats ne répondant pas aux critères FORET, sachant toutefois que dans la plupart des cas ces habitats auront un couvert arboré avoisinant les 10%.

- le couvert arboré désigne le couvert des houppiers d'arbres adultes. **et des jeunes arbres hors régénération : on ne compte pas ce qui à moins de 5 ans d'âge.**
- les peupleraies ou les plantations appartenant à un massif sont classées en forêt comme coupe, peuplement jeune ou peuplement adulte selon le cas.
- en cas d'hésitation quels que soient les supports d'aide à la décision utilisés (cartes IFN ou cartes IGN) c'est la photo qui doit primer pour déterminer le type d'habitat.
- les trouées de chablis sont classées en 'coupes' si le couvert arboré restant < 40 % ; sinon en 'peuplements adultes' ou 'peuplements jeunes' selon le cas

## Projet Corylus

### 4.4.4.2 Echelle d'analyse

L'analyse du couvert des habitats surfaciques se fait sur une zone carrée, et ce à deux échelles. La maille des points IFN n'est pas constante d'un département à l'autre. Pour pouvoir photo-interpréter sans avoir à repasser plusieurs fois sur la même zone lorsque les buffers d'analyse se superposent, le maillage de la photo-interprétation est adapté à la maille de l'IFN présente sur le département.

Pour les départements 02, 27, 60, 61, 75, 77, 80 où la maille des points de l'IFN est de 500 m sur 625 m, la photo-interprétation se fait sur un maillage de 125 m sur 125 m :

#### Grand buffer carré

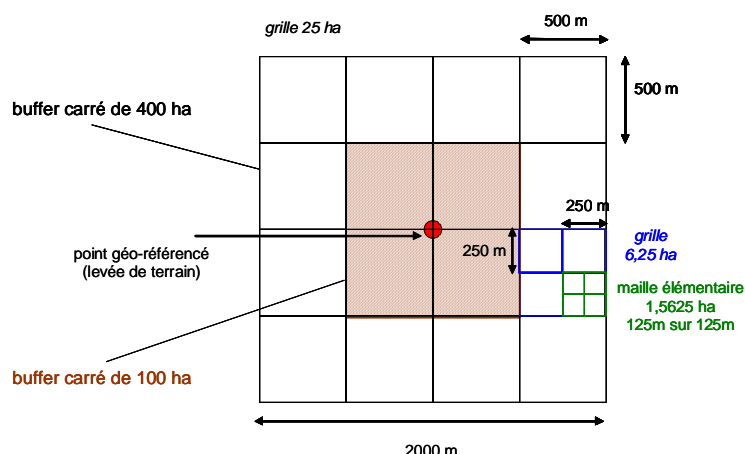
- 2000 m de côté soit 400 ha de superficie
- soit 256 petits carrés de la maille élémentaire de 1,5625 ha sur laquelle est interprété le paysage.

#### Petit buffer carré

- sélection des 64 petits carrés centraux de 1.5625 ha chacun, soit 100 ha de superficie au total (1000 m sur 1000 m)

Ce petit buffer est donc une sous-partie du précédent.

L'interprétation n'a lieu qu'une seule fois, sur les petits carrés de 1,56 ha, que l'on doit pouvoir sélectionner par paquets, voire aussi sélectionner directement par le niveau supérieur de 6,25 ha ou même de 25 ha lorsque l'habitat domine sur l'ensemble des 4 ou 16 petits carrés de 1,56 ha respectivement.



*NB : les grilles de niveaux supérieurs, 16 carrés de 25 ha et 64 carrés de 6,25 ha ne seront pas conservés pour la photo-interprétation puisque le travail se fait sur la maille élémentaire.*

Pour les départements 28 et 45 où la maille des points de l'IFN est de 600 m sur 600 m, la photo-interprétation se fait sur un maillage de 100 m sur 100 m :

#### Grand buffer carré

- 2000 m de côté soit 400 ha de superficie
- soit 400 petits carrés de la maille élémentaire de 1 ha sur laquelle est interprété le paysage.

#### Petit buffer carré

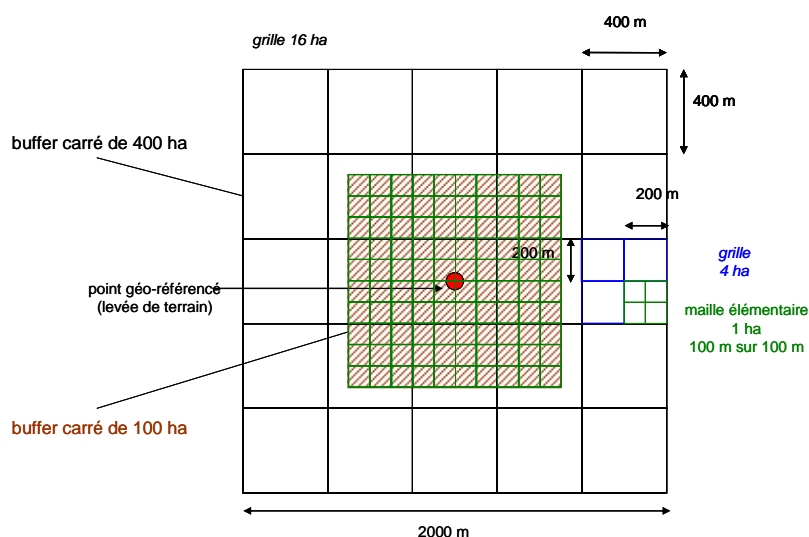
- sélection des 100 petits carrés centraux de 1 ha chacun soit 100 ha de superficie au total (1000 m sur 1000 m).

Ce petit buffer est donc une sous-partie du précédent.

L'interprétation n'a lieu qu'une seule fois, sur les petits carrés de 1 ha, que l'on doit pouvoir

## Projet Corylus

sélectionner par paquets ou éventuellement par les niveaux supérieurs.



*NB : les grilles de niveaux supérieurs, 25 carrés de 16 ha et 100 carrés de 4 ha ne seront pas conservés pour la photo-interprétation puisque le travail se fait sur la maille élémentaire.*

### 4.4.4.3 Paramètres mesurés autour de chaque point

On estimera le couvert par type d'habitat. Il est nécessaire pour le Cemagref d'avoir les classes les plus fines possibles pour les pourcentages de couvert faible afin de discriminer au mieux les habitats les moins représentés dans le paysage et qui sont ceux qui nous intéressent le plus (habitats ouverts sources de graines).

La photo-interprétation se fait sur la maille initiale de 1,56 ha ou 1 ha selon le département concerné.

On identifiera en premier l'ensemble des habitats "coupes", "clairières", "peuplements jeunes", "avec façons cult.", "sans façon cult.", "non végétalisés", "aquatiques".

La règle est que le carré initial de 1,56 ha (ou 1 ha) est attribué à l'habitat majoritaire au sein de ce carré (ex. s'il y a deux habitats présents au sein du carré initial, celui qui en couvre plus de la moitié remporte le carré).

Il faudra toutefois que le photo-interprète ajuste l'attribution des carrés si cela est nécessaire. En effet, un habitat relativement disséminé peut être toujours minoritaire sur le carré initial et donc ne jamais le remporter, alors que disposé de manière plus agglomérée, cet habitat aurait remporté un ou plusieurs carrés de la maille initiale. Si le photo-interprète estime que c'est effectivement le cas, alors il devra corriger et attribuer des carrés initiaux à cet habitat afin que celui-ci ait son couvert représenté au mieux.

De cette manière, tous les carrés laissés vacants doivent représenter 'les peuplements adultes' formant la 'matrice' du paysage et seront attribués de manière automatique à cet habitat.

On mesurera la distance du relevé à la lisière du plus proche habitat ouvert (source de graines) pour chacun des habitats ouverts suivant : "coupes", "clairières", "peuplements jeunes", "sans façons cult." et "avec façons cult.", indépendamment du type d'habitat auquel appartient le point. Cette mesure sera faite dans la limite du disque dans lequel s'inscrit le buffer carré de 400 ha, soit un disque de 1414 m de rayon.

### 4.4.5 Relevé des éléments linéaires

On mesurera la distance du relevé IFN au plus proche linéaire (du relevé au milieu du linéaire) pour chacun des types de linéaires ci-dessous :

- 1- "route goudron": route goudronnée ou voie ferrée la plus proche ;

## Projet Corylus

2- "route empierrée": route empierrée la plus proche sur Scan25 ;

3- "chemin": autre chemin que la catégorie 1 et 2 ;

4- "ruisseau": ruisseau ou rivière la plus proche (trait bleu plein sur le Scan25).

Les légendes étant variables selon la date du Scan25, notamment pour les linéaires de faible importance, nous ne pouvons pas les énumérer dans les détails. On adoptera donc le principe suivant :

- pour les routes goudronnées, on se basera sur la photo où elles sont généralement bien visibles (on s'aidera éventuellement du Scan25) ;

- la catégorie "route empierrée" sera distinguée sur la seule base du Scan25 (trop d'incertitude avec la photo) en utilisant uniquement le symbole double formé par un trait continu et un trait en pointillé (généralement dénommé comme 'autre route étroite irrégulièrement entretenue') ;

- la catégorie 'chemin' regroupe les linéaires qui ne sont ni de la catégorie 1 ni de la 2. Cette catégorie sera donc mixte car on ne peut être totalement sûr du type de revêtement (empierré ou en terre) même s'il devrait le plus souvent être en terre. On utilisera donc le Scan 25 avec les légendes des catégories inférieures (chemin d'exploitation, ligne de coupe, sentier...) sauf si la photo montre une discontinuité plus proche nouvellement créée.

La distance minimale sera mesurée sans limite de distance pour les routes et les voies ferrées dans la mesure où elles ne seront généralement pas au-delà de 2,5 km (en moyenne entre 600 m et 800 m) ; seule la distance au ruisseau le plus proche sera mesurée dans la limite du disque de 1414 m de rayon.

### Remarques :

- Les indices paysagers du volet intra-forestier ne sont pas stabilisés.

- Ce protocole sera ajusté en fonction du test et des premiers résultats de la photo-interprétation.



## 4.5 Annexe 5 - Construction des traits de vie des espèces

### 4.5.1 Habitat préférentiel

Label	Description
Forestière (F)	Habitats commençant par : "bois", "sous-bois", "lianes"
Péri-forestière (PF)	Habitats commençant par : "friches vivaces", "ourlets", "lisières", "fourrés", "annuelles pionnières des clairières et lisières"
Non-forestière (NF)	Habitats commençant par : "friches annuelles", "pelouse", "prairies", "tondures", "prés", "annuelles commensales des cultures"
Hygrophile (HYG)	Habitats de type : "mégaphorbiaies", "caricaies", "tourbières", "roselières", "sources", "treublants tourbeux", "herbiers vivaces ou aquatiques", "cressonnières"
Non déterminé	Habitats de type : "parois européennes, acidophiles, planitiaies, boréales" et <u>bryophytes</u>

### 4.5.2 Mode de reproduction

Label	Description
S	par graine (seed) ou par spore
Ssv	principalement par graine, rarement par voie végétative (vegetatively)
Sv	par graine et par voie végétative
Vvs	principalement par voie végétative, rarement par graine
V	par voie végétative

### 4.5.3 Urbanité

Label	Nom	Description
1	"urbanophobe"	espèce exclusivement rencontrée dans des zones non urbanisées
2	"moyennement urbanophobe"	espèce rencontrée de manière préférentielle dans des zones non urbanisées
3	"urbano-neutre"	pas de préférence particulière
4	"moyennement urbanophile"	espèce rencontrée de manière préférentielle dans des zones urbanisées
5	"urbanophile"	espèce exclusivement rencontrée dans des zones urbanisées

### 4.5.4 Hémérobie

Label	Nom	Description
a – 1	"ahémérobique"	Species of rocks, bogs and tundra in parts of Europe; in Central Europe only in parts of high mountains. Human impact: none Espèce de rochers, de bog et de toundra en Europe, en Europe Centrale seulement dans les zones de haute montagne. Aucun impact humain
o – 2	"oligohémérobique"	Species of weakly utilized woodlands, growing dunes, growing bogs and swamps as well as near-nature heathlands and dry grasslands. Human impact: e.g. slight wood felling, grazing, emission from air (e.g. sulphurdioxide) and waters (e.g. flooding of floodplains with eutrophic water)
m – 3	"mésohémérobique"	Species of forests with well developed bush and forb layer, heathlands, dry and nutrient poor grasslands, slightly utilized pastures and meadows. Human impact: e.g. clearings or rarely ploughing, material for animal bedding or mulch, rarely fertilized
b – 4	"β-euhémérobique"	Species of intensely used pastures, meadows or forests and rich ornamental turfs. Human impact: e.g. fertilizing, lime application, use of biocides, slight drainage.

## Projet Corylus

- c – 5 "α-euhémérobique" Species of arable fields with typical weed communities, of sown grasslands, poor ornamental turfs, intensely used forests with little developed ground layer, sewage fields.  
Human impact: e.g. levelling, regular ploughing, application of mineral fertilizer, irrigation with sewages.
- p – 6 "polyhémérobique" Species of specialized crops (e.g. fruits, vine, crop rotation with intensely selected weed communities), landfills, spoil piles, debris (only during the first stages of succession, later transition to a-euhemerobic), partly sealed areas (e.g. cobbled ways, railroad tracks with chippings); community only rudimentary, habitat persistently modified.  
Human impact: deep ploughing, persistent and intense drainage (or intense irrigation), intense fertilization or application of biocides, single destruction of community and covering of the habitat with foreign (allochthonous) material.
- t – 7 "métahémérobique" Community completely destroyed. Human impact: poisoned ecosystems, completely sealed areas.
-

## 4.6 Annexe 6 - Corrélations entre indices paysagers pour l'analyse de l'effet de la mosaïque paysagère intra-forestière

### 4.6.1 Corrélations entre indices issus de la photo-interprétation

Toutes les valeurs de distance ont subi une transformation logarithmique  $y'=\log(y+1)$  pour obtenir une meilleure distribution. L'analyse est faite sur les surfaces et non les proportions, mais cela ne change rien aux résultats.

Les deux premiers axes de l'ACP centrée normée sur les 35 variables paysagères se détachent des axes suivants et expliquent 30% de l'inertie totale. Sur le premier cercle des corrélations (Figure 24), les 3 distances proximales "dist.lis", "dist.non.forêt" et "dist.avec.cult" sont corrélées positivement et négativement avec la proportion de milieux avec façons culturales sur 100 et 400 ha. Ces deux groupes de variables s'opposent sur la première bissectrice des deux premiers axes de l'ACP. Les proportions de peuplements jeunes sont corrélées positivement et s'opposent sur la seconde bissectrice aux variables "dist.ppt.jeune", "p.ppt.adult.25.36" et "p.ppt.adult.100". La proportion de peuplements jeunes aux trois échelles est corrélée négativement avec celle des peuplements adultes à 25/36 et 100 ha, mais pas ou peu à 400 ha. De plus, la proportion de peuplements adultes dans le paysage à 400 ha a une position intermédiaire entre les deux groupes de variables car la variable est corrélée positivement aux 3 distances (distances à la lisière, au plus proche habitat avec façons culturales ou à plus proche habitat non forestier), négativement aux proportions de milieux avec façons culturales à 100 et 400 ha, mais est aussi corrélée positivement à la proportion de peuplements adultes à 100 ha. En revanche, elle n'est pas corrélée à la proportion de peuplements jeunes. Les autres variables ne sont pas bien corrélées aux deux premiers axes.

Néanmoins, en regardant plus en détail, on ne détecte aucune corrélation forte ( $R>0,4$ ) entre "dist.eau" ou "p.aqua" et les autres variables paysagères. La seule corrélation importante est entre "p.aqua.100" et "p.aqua.400". Les distances aux différents types de routes ne sont pas corrélées entre elles ni aux autres indices paysagers. La faible proportion (déjà notée) des habitats sans façons culturales, des zones non végétalisées et des clairières rend ces indices peu ou non corrélés à tous les autres indices paysagers.

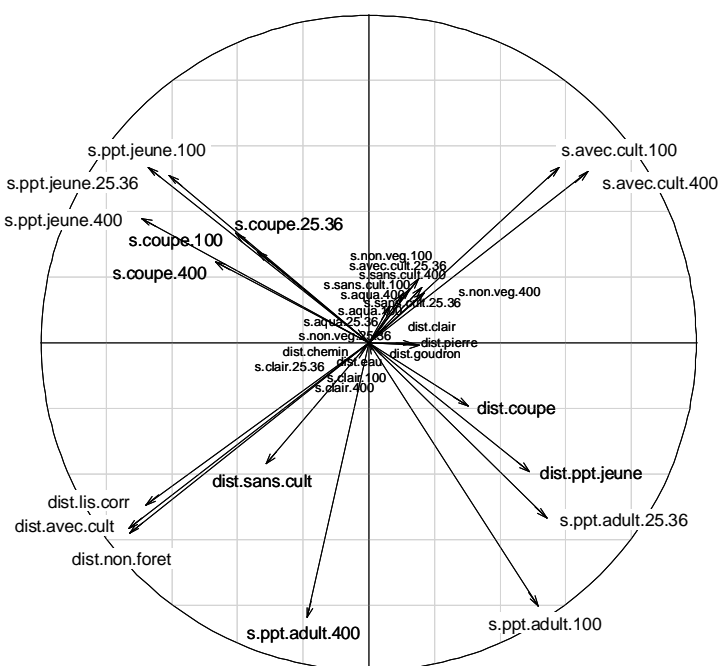


Figure 24. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 35 variables paysagères issues de la photo-interprétation.

## Projet Corylus

De manière générale, les corrélations entre indices à différentes échelles (25/36, 100 et 400 ha) sont toujours supérieures à 0,4 et le plus souvent les plus élevées entre les échelles 100 et 400 ha. Les corrélations entre 25/36 et 100 ha sont un peu moins souvent supérieures à 0,4. Les corrélations sont toujours moins élevées et souvent beaucoup moins élevées entre 25/36 et 400 ha. Les coupes, les peuplements jeunes et les peuplements adultes font partie des indices les plus corrélés entre 25/36 et 100 et entre 100 et 400 ha. Les proportions d'habitats sont aussi en général très corrélées négativement aux distances proximales pour les milieux avec façons culturales ("dist.avec.cult", "dist.lis", "dist.non.forêt"), les peuplements jeunes et les coupes.

### 4.6.2 Corrélations entre variables issues de la carte forestière

Comme pour la présentation des données, nous avons restreint l'analyse des corrélations entre indices aux deux buffers de 500 et 1414 m. Cinq ACP ont été réalisées pour les classifications suivantes : (1) forêt/forêt ouverte/lande/autre, (2) composition en essences, (4) structure forestière, (3) types nationaux (pour cette dernière, nous avons séparé l'ACP sur 1414 et 500 m) et (5) propriété foncière.

1- L'ACP sur les indices paysagers issus de la classification "forêt/forêt ouverte/lande/autre" (24 variables) indique que 48% de l'inertie sont résumés par les deux premiers axes. Sur le premier axe (Figure 25), s'opposent la surface de forêt aux deux échelles contre la quasi-totalité des autres variables, dont les plus corrélées sont : le périmètre de forêt sur 1414 m, le périmètre de forêt ouverte aux deux échelles, la surface de forêt ouverte aux deux échelles et le nombre de taches de forêt ouverte à 1414 m. Le second axe oppose la forêt ouverte aux habitats "autres" (surface, périmètre, nombre de taches). Il est intéressant de noter que pour les habitats très minoritaires à l'échelle du paysage, les indices de surface, périmètre et nombre de taches sont généralement tous corrélés positivement. Ce n'est pas le cas des habitats très dominants (habitat "forêt") pour lequel le périmètre des taches d'habitat et le nombre de taches sont corrélées négativement avec la surface. Ce résultat est logique dans la mesure où le nombre de taches et le périmètre augmentent avec la fragmentation forestière.

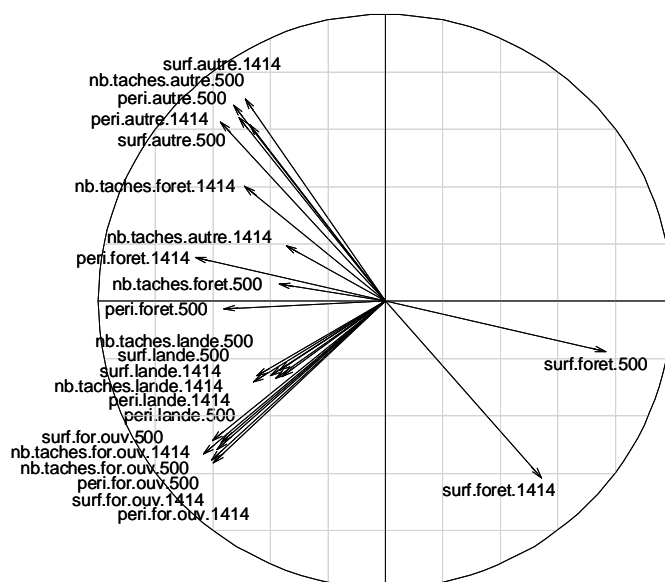


Figure 25. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 24 variables paysagères issues de la classification "forêt/forêt ouverte/lande/autre".

2- L'ACP sur les indices paysagers issus de la classification "composition en essences" (24 variables) indique que 52% de l'inertie sont résumés par les deux premiers axes. Sur le premier axe, s'opposent d'un côté les surfaces de feuillus aux deux échelles et de l'autre à peu près tous les indices liés aux conifères et les mélanges (périmètre, surface, nombre de taches) aux deux échelles et le nombre de taches de feuillus à 1414 m. La corrélation négative entre surface et nombre de taches de feuillus traduit ici aussi le fait que les feuillus sont majoritaires dans nos paysages échantillonnés et

## Projet Corylus

qu'un nombre de taches élevée de feuillus est associé à une surface totale faible. L'axe 2 de l'ACP est associé aux habitats classés "hors" forêt, ce qui ne présente pas d'intérêt particulier ici.

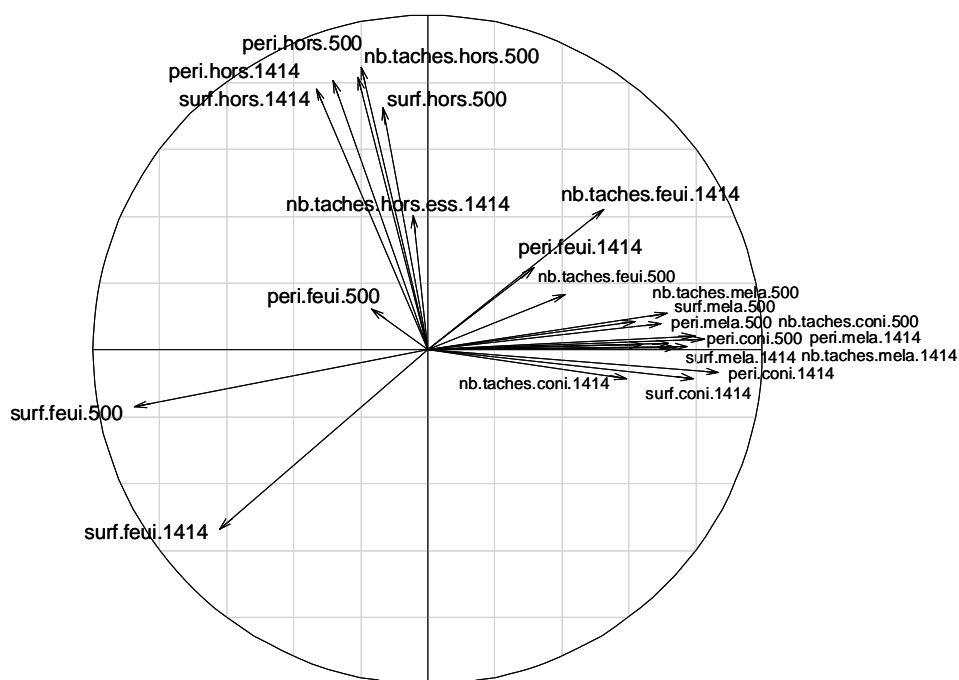


Figure 26. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 24 variables paysagères issues de la classification "composition en essences".

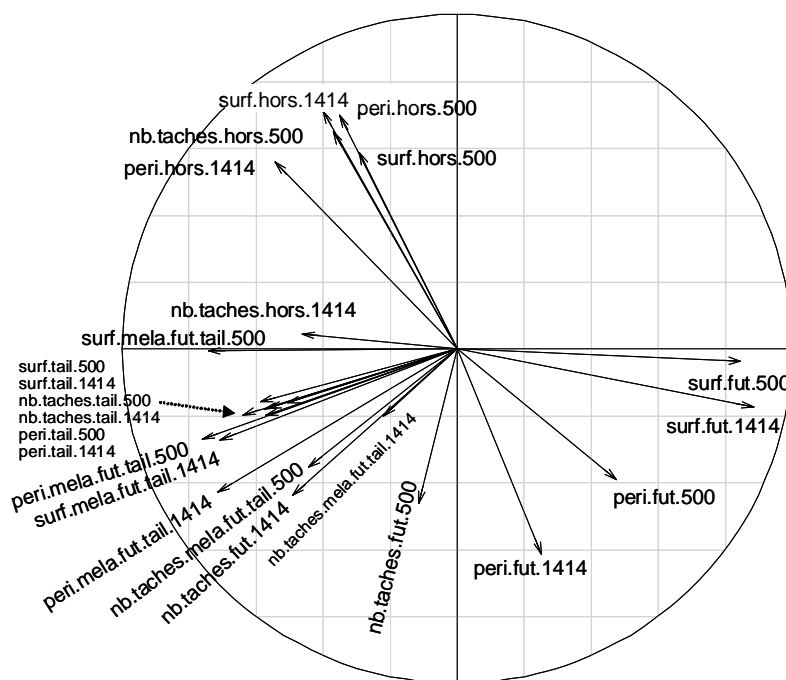


Figure 27. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 24 variables paysagères issues de la classification "structure forestière".

## Projet Corylus

2- L'ACP sur les indices paysagers issus de la classification "structure forestière" (24 variables) indique que 61% de l'inertie sont résumés par les trois premiers axes. Sur le premier axe, s'opposent les surfaces en futaie aux deux échelles à droite contre les indices de surface et périmètre de mélange de futaie et taillis ainsi que les 3 indices des taillis (Figure 27). Sur l'axe 2, s'opposent les indices liés au "hors structure" contre le périmètre de taches en futaie. Sur l'axe 3 s'opposent les indices de surface et périmètre de mélange de futaie et taillis contre les indices liés aux taillis.

4- L'ACP sur les indices paysagers issus de la classification "types nationaux" (33 variables, rayon 1414 m) indique que 50% de l'inertie sont résumés par les quatre premiers axes factoriels. Sur le premier axe (Figure 28), s'opposent d'un côté les trois indices liés au taillis, aux landes et aux habitats "autres" et le périmètre de mélange futaie de feuillus et taillis et de l'autre la surface et le périmètre de futaie de feuillus. Sur l'axe 2, s'opposent la surface et le périmètre des habitats "autres" d'un côté et les trois indices de futaie de conifères, de futaie mixte et de mélange de futaie de conifères et taillis. L'axe 3 individualise les zones "hors" et l'axe 4 oppose d'un côté les trois indices de forêt ouverte et de l'autre la surface et le périmètre de mélange de futaie de feuillus et taillis. L'ACP sur les mêmes indices dans un rayon de 500 m fournit des résultats proches : le premier axe est similaire avec en plus la futaie mixte du côté de la futaie de feuillus. L'axe 2 est un peu différent avec d'un côté les trois indices de futaie de conifères et de mélange de futaie de conifères et taillis, la futaie mixte étant un peu moins corrélée, et de l'autre surface et périmètre de futaie de feuillus. L'axe 3 met ensemble d'un côté les trois indices de landes et de forêt ouverte avec et l'axe 4 correspond à l'axe 3 de l'ACP à 1414 m (zones "hors").

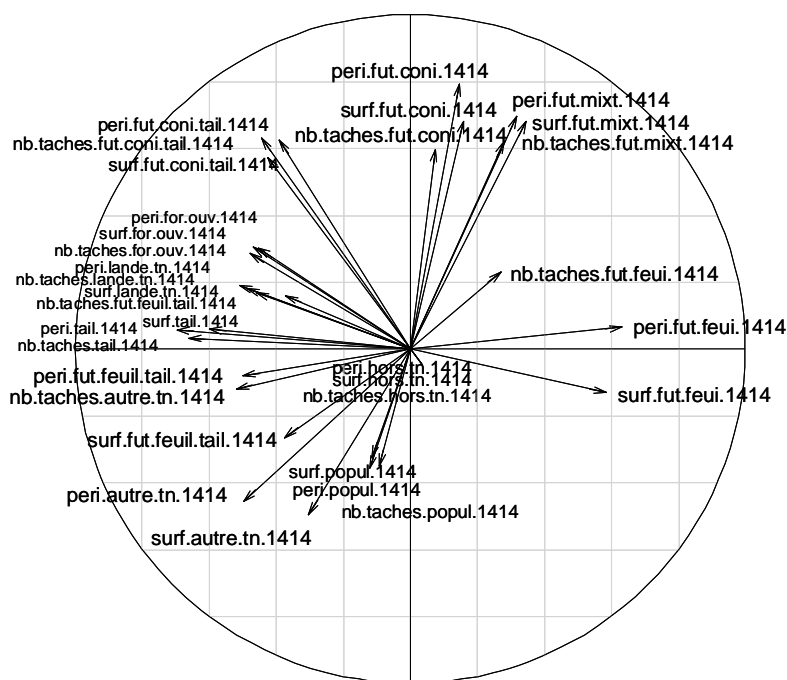


Figure 28. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 33 indices paysagers issus de la classification "types nationaux".

5- L'ACP sur les indices paysagers issus de la classification "propriété foncière" (24 variables, R=1414 et 250 m) indique que 73% de l'inertie sont résumés par les trois premiers axes factoriels. On note d'un côté de l'axe 1 une corrélation positive entre les 3 indices de forêt domaniale aux deux échelles, et de l'autre les indices de surface et périmètre de forêt privée. Sur l'axe 2, l'ensemble des indices liés aux forêts communales sont très corrélés entre eux et donc peu corrélés aux indices précédents. Les distributions des variables "surf.doma" et "surf.priv" sont fortement bimodales à 250 m et un peu moins à 1414 m, ce qui indique une agrégation spatiale des types de propriété (Figure 30). L'analyse de l'effet distance à la lisière sur différentes caractéristiques des types de peuplement faite dans le projet a aussi souligné que les forêts privées sont plus fréquentes à proximité de la lisière et que les forêts domaniales sont à l'inverse plus fréquentes au cœur du massif, ce que l'on retrouve sur

# Projet Corylus

nos données.

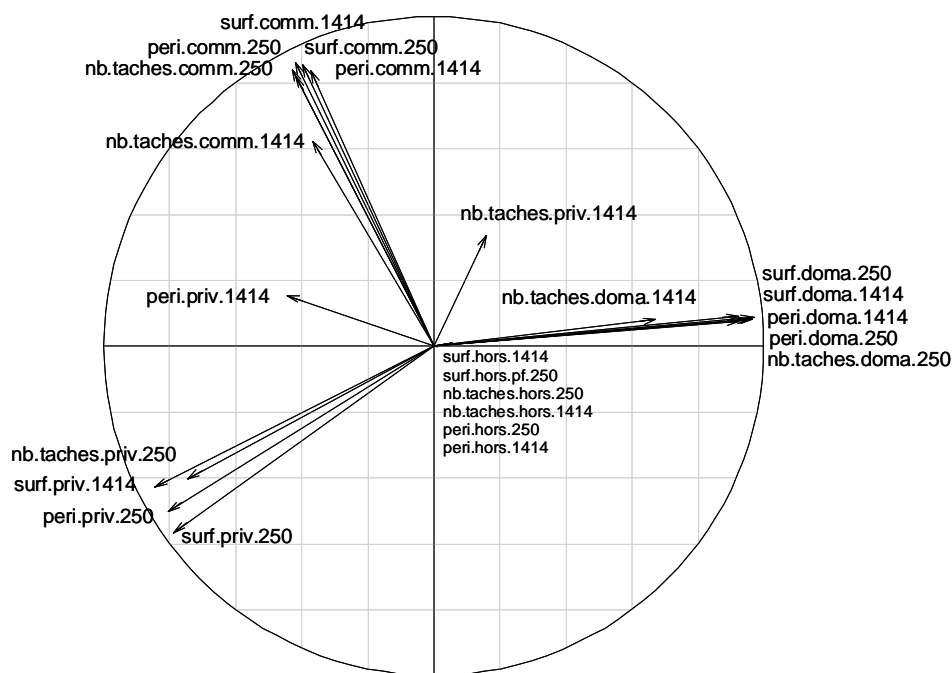


Figure 29. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 24 indices paysagers issus de la classification "propriété foncière".

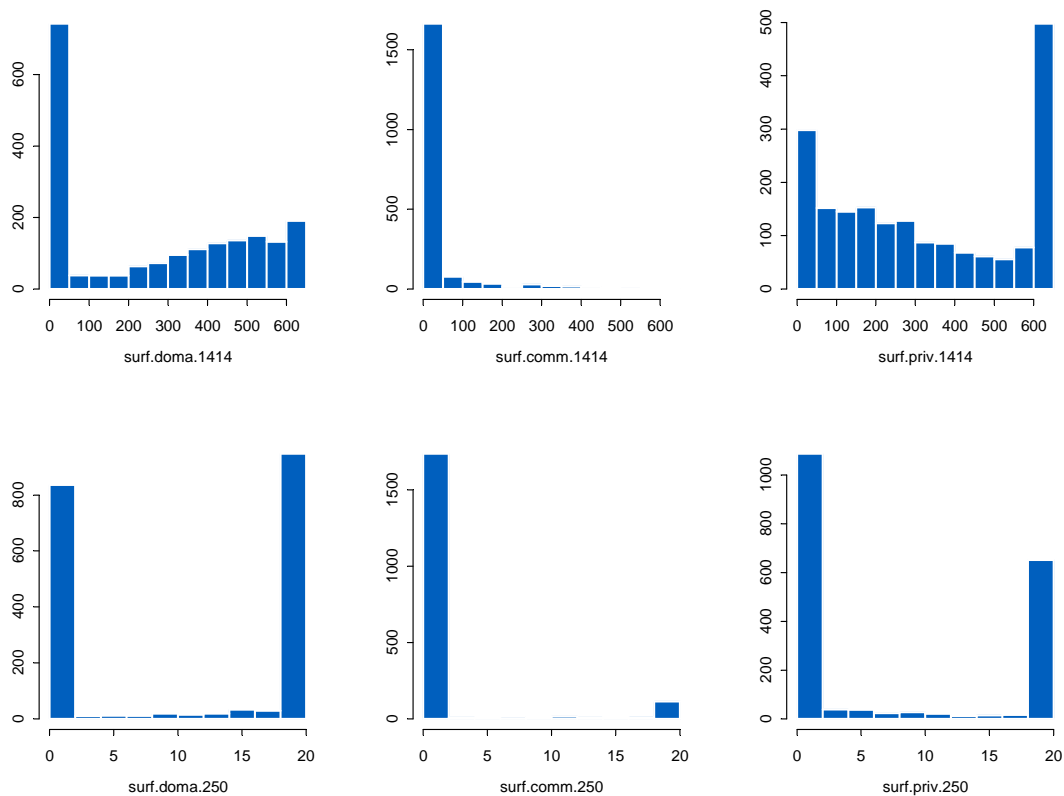


Figure 30. Histogramme des surfaces de forêt sur l'échantillon des 1932 points pour 3 types de propriété foncière ("doma"= domanial, "comm"= autre forêt soumise au régime forestier, "priv"= privé) et deux tailles du buffer (R=1414 ou R=250 m).

## ***Annexe 7 - Résultats de l'effet de la mosaïque intra-forestière sur la biodiversité floristique***

### ***4.6.3 Réponse de la richesse spécifique des groupes écologiques ou biologiques***

Les résultats ne sont pas disponibles pour toutes les RS avec la méthode proposée car nous n'avons pas réussi à ajuster de manière les données au modèle linéaire choisi. Des essais de transformation de variable (transformation de type  $y'=\log(y+1)$  ou  $y'=y^a$  avec  $a<1$ ) ne permettent pas d'obtenir des résidus corrects (c'est-à-dire homoscédastiques, de distribution normale et sans tendance).

Les résultats sur les groupes écologiques pour lesquels les diagnostics étaient satisfaisants sont présentés dans le Tableau 25.

*Tableau 25. Récapitulatif des effets significatifs pour la richesse spécifique des forestières et des péri-forestières selon Julve, des espèces les plus forestières selon Biolflor, des espèces préférant les milieux les moins urbanisés et les plus urbanisés selon Biolflor. Le tableau indique le signe de l'effet du facteur paysager.*

	RS.F	RS.PF	RS.1F	RS.urban1	RS.urban3
dist.eau		(-)	(-)	(-)	
dist.chemin					
dist.pierre					
dist.goudron	(-)		(-)		
dist.lis		(+)		(+)	
dist.avec.cult		(+)		(+)	
dist.sans.cult					
dist.non.foret		(+)		(+)	
dist.clair					
dist.coupe		(-)	(-)	(-)	(-)
dist.ppt.jeune					(-)
s.aqua.100					
s.aqua.400					
s.avec.cult.100		(-)		(-)	
s.avec.cult.400		(-)		(-)	
s.non.veg.100				(-)	
s.non.veg.400		(-)		(-)	
s.sans.cult.100					
s.sans.cult.400					
s.clair.100			(+)		
s.clair.400			(+)		
s.coupe.100				(+)	
s.coupe.400		(+)		(+)	
s.ppt.jeune.100					
s.ppt.jeune.400		(+)			
s.ppt.adult.100					
s.ppt.adult.400		(+)		(+)	

La richesse des forestières (7,2 espèces par relevé en moyenne) n'est pas influencée par le paysage environnant et est défavorisée par l'éloignement des routes. Les espèces péri-forestières (5,2 espèces par relevé) sont plus nombreuses en cœur de massif et sont défavorisées par les milieux cultivés, ce qui est inattendu, mais sont favorisées par les ouvertures intra-forestières (coupes, clairières) et même par les peuplements adultes. Les espèces non forestières, moins nombreuses et beaucoup moins fréquentes sur l'échantillon (richesse moyenne de 0,8 espèce par relevé) n'ont pas pu être analysées pour des raisons statistiques.



## Projet Corylus

Analysé en termes de traits de vie comme l'urbanité, la flore répond de manière assez cohérente, même si les modèles n'expliquent qu'une très faible part de la variance : la richesse des espèces les moins associées aux zones urbanisées (3,0 espèces en moyenne par relevé, "RS urban1") correspond à un comportement d'espèces préférant les zones peu impactées par l'activité de l'homme : elle augmente avec l'éloignement de la lisière externe du massif, diminue avec la surface de milieux cultivés, non cultivés et non végétalisés dans le paysage sur 400 ha, augmente avec la proximité aux coupes et/ou la quantité de milieux ouverts intra-forestiers (coupes et clairières) dans le paysage et enfin augmente avec la surface de peuplements adultes. A l'inverse, la richesse des espèces neutres ou préférant les zones urbanisées (1,9 espèces par relevé, "RS urban3") augmente avec la proximité des coupes et des peuplements jeunes en forêt, mais ne répond pas à la quantité ou la proximité de milieux extra-forestiers. L'analyse des autres traits de vie (mode dispersion, taille et poids des graines, vecteur de pollinisation, durée de vie des espèces et stratégie adaptative) n'ont pas encore été analysées mais les premières analyses ne permettent pas de dégager des tendances claires et cohérentes par rapport à nos hypothèses de travail. L'analyse sera poursuivie mais en prenant d'autres types de modèles statistiques pour résoudre les problèmes d'ajustement que nous avons rencontrés.

### 4.6.4 Réponse au niveau espèce

#### 4.6.4.1 Réponse des espèces aux indices paysagers issus de la photo-interprétation

Les réponses des 105 espèces analysées à la composition et la structure du paysage environnant mesurées à partir de la photo-interprétation peuvent être classées en 7 catégories (Tableau 26 et Tableau 27). Tout d'abord, huit espèces sont qualifiées d'extra-forestières : elles sont significativement plus fréquentes en proximité de la lisière et/ou sont favorisées par des paysages composés de milieux avec façons culturales et peuvent être considérées comme des espèces préférant les paysages de lisière en contact avec des zones cultivées. A l'autre extrême du gradient, 3 espèces qualifiées d'espèces de peuplements adultes sont favorisées par des paysages composés de peuplements adultes et deux d'entre elles sont affectées négativement par la quantité d'habitats cultivés à l'échelle du paysage.

Entre ces deux comportements extrêmes, il est possible d'identifier 3 profils de réponse à la matrice paysagère. Tout d'abord, 15 espèces sont favorisées par des paysages composés de coupes, tout en étant indifférentes aux autres types de peuplement forestier (espèces de coupe). Une partie de ces espèces (n=7) sont aussi des espèces de cœur de massif et/ou qui n'aiment pas les paysages composés de zones cultivées ; une autre partie (n=8) sont indifférentes à la quantité d'habitats non forestiers dans le paysage. Ensuite, 3 espèces ont une préférence pour les paysages composés de peuplements jeunes et préfèrent en général les paysages à dominante forestière (espèce de peuplements jeunes). Cinq espèces ont un comportement intermédiaire aux deux précédents et sont favorisées par des paysages composés aussi bien de coupes que de peuplements jeunes. Un autre profil de réponse correspond à des espèces que nous avons qualifiées d'intra-forestières (n=15) : elles sont défavorisées par la proximité de la lisière et/ou des paysages composés de milieux cultivés et sont indifférentes ou favorisées par un ou plusieurs types de peuplements forestiers (coupes, peuplements jeune et adultes). Enfin, beaucoup d'espèces (n=55), qualifiées d'espèces généralistes, ne montrent aucun comportement particulier en réponse aux variations de composition du paysage environnant.

Signalons que *Castanea sativa* présente un comportement atypique dans cette analyse car elle est répond de manière opposée à la quantité de peuplements adultes à 100 et 400 ha.

Un nombre plus limité d'espèces montrent une réponse significative à l'effet distance à la plus proche route (pour les différents types de routes) : trois espèces se tiennent éloignés des routes goudronnées (*Carex pilulifera*, *Deschampsia cespitosa*, *Melampyrum pratense*) contre 6 qui sont plus fréquentes à proximité (*Abies alba*, *Circaea lutetiana*, *Crataegus monogyna*, *Eupatorium cannabinum*, *Fagus sylvatica*, *Picea sitchensis*). De plus, trois espèces préfèrent la proximité des routes empierrées (*Acer pseudoplatanus*, *Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus*) mais aucune ne répond de manière opposée. Enfin, une seule espèce (*Castanea sativa*) est plus fréquente à proximité des chemins et aucune ne répond de manière négative.

Tableau 26. Définition des profils de réponse détaillés (8 types) et simplifiés (4 types) des espèces aux facteurs paysagers issus de la photo-interprétation. Les profils de réponse sont une combinaison des réponses à la quantité ou la proximité d'un ou plusieurs types d'habitats à l'échelle du paysage. Toutes les combinaisons de réponse aboutissant au profil synthétique sont détaillées. Par exemple, le profil espèce favorisé par les coupes au niveau paysage est la combinaison d'un effet positif de la quantité de coupes à l'échelle paysage, d'une réponse neutre aux peuplements jeunes et adultes, d'une réponse négative ou neutre à la distance à la lisière du massif et d'une réponse négative ou neutre à la quantité de milieux avec façons culturales.

avec.cult	dist.lis.corr	coupe	ppt.jeune	ppt.adulte	nb espèces	profil détaillé	profil simplifié
0	n	0	0	0	1	esp extra-forestière	extra-forestière
p	0	0	n	0	1	esp extra-forestière	extra-forestière
p	n	0	0	0	2	esp extra-forestière	extra-forestière
p	n	0	0	n	1	esp extra-forestière	extra-forestière
p	n	0	n	n	1	esp extra-forestière	extra-forestière
p	n	n	0	0	1	esp extra-forestière	extra-forestière
p	n	n	0	n	1	esp extra-forestière	extra-forestière
0	0	p	0	0	8	esp coupe	intra-forestière
0	p	p	0	0	1	esp coupe	intra-forestière
n	0	p	0	0	4	esp coupe	intra-forestière
n	p	p	0	0	2	esp coupe	intra-forestière
0	0	p	p	0	1	esp coupe/ppt.jeune	intra-forestière
n	0	p	p	0	2	esp coupe/ppt.jeune	intra-forestière
n	p	p	p	0	1	esp coupe/ppt.jeune	intra-forestière
n	p	p	p	n	1	esp coupe/ppt.jeune	intra-forestière
0	0	0	p	0	2	esp ppt.jeune	intra-forestière
0	p	0	p	0	1	esp ppt.jeune	intra-forestière
0	0	0	n	p	1	esp ppt.adulte	intra-forestière
n	0	0	0	p	1	esp ppt.adulte	intra-forestière
n	p	0	0	p	1	esp ppt.adulte	intra-forestière
n	0	0	0	0	8	esp intra-forestière	intra-forestière
n	p	0	0	0	3	esp intra-forestière	intra-forestière
n	p	p	0	p	2	esp intra-forestière	intra-forestière
n	p	p	p	p	2	esp intra-forestière	intra-forestière
p	0	p	0	n	1	généraliste	généraliste
0	0	0	0	0	24	généraliste	généraliste
0	0	0	0	n	1	généraliste	généraliste
0	0	0	n	0	2	généraliste	généraliste
0	0	n	0	0	4	généraliste	généraliste
tout autre schéma de réponse					25	généraliste	Généraliste
réponse opposée à "s.ppt.adult.100" et" s.ppt.adult.400"					1	atypique	atypique

Tableau 27. Liste des espèces par type de profil de réponse à la composition du paysage environnant basée sur la photo-interprétation : cf. pour la définition explicite des profils de réponse synthétique. Dans la liste des espèces généralistes, nous avons inclus les espèces qui ne présentaient aucune réponse significative aux indices paysagers.

Type de profil	Nb	Nom des espèces
extra-forestière	8	<i>Corylus avellana</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Lamium galeobdolon</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Sambucus nigra</i> , <i>Vinca minor</i>
coupe	15	<i>Carex pilulifera</i> , <i>Cytisus scoparius</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Digitalis purpurea</i> , <i>Erica cinerea</i> , <i>Eupatorium cannabinum</i> , <i>Euphorbia amygdaloides</i> , <i>Festuca heterophylla</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Hypericum pulchrum</i> , <i>Picea sitchensis</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Thuidium tamariscinum</i>
peuplement jeune	3	<i>Acer campestre</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Salix caprea</i>
coupe et peuplement jeune	5	<i>Carex pendula</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Geranium robertianum</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Molinia caerulea</i>
intra-forestière	15	<i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Circaea lutetiana</i> , <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Frangula dodonei</i> subsp. <i>dodonei</i> , <i>Holcus mollis</i> , <i>Ligustrum vulgare</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Prunus padus</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Teucrium scorodonia</i>
généraliste	55	<i>Abies alba</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Agrostis capillaris</i> , <i>Agrostis gigantea</i> , <i>Alnus glutinosa</i> , <i>Anemone nemorosa</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Atrichum undulatum</i> , <i>Betula pubescens</i> , <i>Carex remota</i> , <i>Carex sylvatica</i> , <i>Clematis vitalba</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Cornus sanguinea</i> , <i>Crataegus laevigata</i> , <i>Dicranella heteromalla</i> , <i>Dicranum scoparium</i> , <i>Dryopteris carthusiana</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Evonymus europaeus</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Galeopsis tetrahit</i> , <i>Galium odoratum</i> , <i>Geum urbanum</i> , <i>Glechoma hederacea</i> , <i>Hyacinthoides non-scripta</i> , <i>Hypericum perforatum</i> , <i>Ilex aquifolium</i> , <i>Leucobryum glaucum</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Mespilus germanica</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Polytrichum commune</i> , <i>Potentilla sterilis</i> , <i>Prunus spinosa</i> , <i>Quercus rubra</i> , <i>Rosa arvensis</i> , <i>Rosa canina</i> , <i>Ruscus aculeatus</i> , <i>Scleropodium purum</i> , <i>Scrophularia nodosa</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Sorbus torminalis</i> , <i>Stachys sylvatica</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Ulmus minor</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Viola reichenbachiana</i>
peuplement adulte	3	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Carex flacca</i> , <i>Dryopteris dilatata</i>
atypique	1	<i>Castanea sativa</i>

#### 4.6.4.2 Réponse des espèces aux indices paysagers liés à la composition en essences

Au total, l'analyse sans correction par le pH délivre 60 espèces préférant les feuillus toutes échelles confondues sans correction par vim.pH contre seulement 22 après correction par la vim.pH (Tableau 29). En revanche, 14 espèces préfèrent les conifères toutes échelles confondues par analyse directe mais ce chiffre monte à 18 après correction par vim.pH.

Un nombre élevé d'espèces (n=50) voient leur comportement changer de manière importante, c'est-à-dire de preferendum pour la composition en essences :

- 4 espèces passent de "feuillus" à "conifères" : 1 espèce de "feui.psgé" à "coni.local", 2 espèces de "feui.psgé" à "coni.psgé", 1 espèce de "feui.global" à "coni.psgé" ;
- 37 espèces deviennent indifférentes à la composition en essences après correction pH ;
- inversement, 5 espèces passent d'indifférente à "feui.local", "feui.psgé", "coni.local" ou "coni.psgé".
- 4 espèces montrent d'autres changements de profils avec ou sans correction pH, que nous ne détaillons pas ici ;

Néanmoins, à côté de ces résultats fluctuants, 48 espèces ont un profil de réponse qui ne change pas

## Projet Corylus

selon que l'on corrige ou non par le pH, dont 26 ont un profil autre qu'"indifférent". Enfin, 7 espèces changent de profil en passant d'un modèle additif (modèle 6 à 9) à un modèle simple (modèle 3 à 5), ce qui constitue un changement mineur de comportement : 4 espèces passent ainsi de "feui.global" à "feui.psgé", 1 espèce passe de "coni.global" à "coni.local" et 2 espèces passent de "coni.global" à "coni.psgé".

On peut donc tirer de ce classement que plus de la moitié des espèces (n=55) ont un comportement stable ou assez stable par rapport à la méthode d'analyse (dont 22 sont indifférentes à la composition en essences), contre 50 espèces qui montre un comportement instable.

Nous mettons de côté les espèces indifférente ou incohérente (soit 24 espèces) et nous détaillons ci-dessous les réponses selon le modèle avec correction par la vim.pH des 31 espèces dont le profil ne change pas (24 espèces) ou celles qui gardent un *preferendum* pour la composition en essences au niveau du paysage avec correction par le pH mais qui avaient déjà une préférence locale et paysagère sans cette correction (7 espèces, cf. Tableau 28). Nous avons intégré les profils de réponse des 8 arbres, mais leur réponse à l'échelle locale ou paysagère n'a à notre sens guère de signification écologique et n'est que le reflet des choix de gestion à l'échelle du paysage.

Les 20 espèces préférant les feuillus<sup>5</sup> se répartissent en 3 espèces avec une préférence locale, 16 avec une préférence paysagère et 1 espèce avec une double préférence locale et paysagère. La quasi-totalité des espèces préférant les feuillus sont des espèces de milieux riches ( $5,1 < \text{pH} < 7,6$ ,  $50 < \text{S/T} < 100\%$  et  $7 < \text{C/N} < 21$ ), sauf *Ilex aquifolium* et *Holcus mollis* qui sont plus acidoclines. *Fagus sylvatica* est la seule espèce à montrer une préférence double, mais c'est une espèce à large amplitude et qui a dans la BD Ecoplant un comportement bimodal vis-à-vis du pH et du S/T. Parmi les 16 espèces qui préfèrent les feuillus au niveau paysage, 5 espèces seulement ont par ailleurs une préférence pour la composition en essences du peuplement local, c'est-à-dire que le modèle 3 est significatif mais il reste moins bon que le modèle 4 ou 5 (et le modèle 6 ou 7 n'est pas sélectionné) : *Fraxinus excelsior*, *Holcus mollis*, *Hyacinthoides non-scripta* et *Melica uniflora* ont une préférence pour les feuillus, mais *Geranium robertianum* a une préférence pour les conifères.

Tableau 28. Liste des espèces par type de profil de réponse à la composition en essences au niveau local et/ou paysager après correction par vim.pH. Sont indiquées les espèces ayant un profil stable avec et sans correction par vim.pH (signalées par un astérisque) et les espèces qui conservent un *preferendum* pour la composition en essences au niveau local ou paysager avec correction par vim.pH et qui avaient une préférence locale et paysagère sans cette correction.

Type de profil	Nb	Nom des espèces
Feuillus local	3	<i>Hedera helix</i> *, <i>Ilex aquifolium</i> *, <i>Ruscus aculeatus</i> *
Feuillus paysage	16	<i>Atrichum undulatum</i> *, <i>Brachypodium sylvaticum</i> *, <i>Calamagrostis epigejos</i> *, <i>Carex pendula</i> *, <i>Circaea lutetiana</i> , <i>Dryopteris filix mas</i> *, <i>Euphorbia amygdaloides</i> *, <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Galium odoratum</i> *, <i>Geranium robertianum</i> *, <i>Holcus mollis</i> *, <i>Hyacinthoides non-scripta</i> , <i>Lamium galeobdolon</i> *, <i>Melica uniflora</i> , <i>Mercurialis perennis</i> *, <i>Tilia cordata</i> *
Feuillus local et paysage	1	<i>Fagus sylvatica</i> *
Conifères local	4	<i>Picea sitchensis</i> *, <i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i> *, <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> *
Conifères paysage	5	<i>Erica cinerea</i> , <i>Molinia caerulea</i> *, <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Scleropodium purum</i> *, <i>Vinca minor</i> *
Conifères local et paysage	1	<i>Calluna vulgaris</i> *
Interaction local et paysage	1	<i>Picea abies</i> *

<sup>5</sup> A l'exception des 2 espèces passant d'indifférente à "feui.local" ou "feui.psgé".

## Projet Corylus

Tableau 29. Synthèse des 9 profils de réponse des 105 espèces à la composition en essences aux niveaux local et/ou paysager et avec ou sans correction par vim.pH. La réponse des espèces a été analysée en présence-absence par des modèles de régression logistique. La détermination des neuf profils de réponse identifiés est expliquée p. 55.

		Analyse avec correction par vim.pH								Total	
		Indifférent	Feuillus local	Feuillus paysage	Feuillus local et paysage	Conifères local	Conifères paysage	Conifères local et paysage	Interaction entre local et paysage		Réponse incohérente
Analyse directe	Indifférent	22	1	1		1	2				27
	Feuillus local	4	3								7
	Feuillus paysage	27		12		1	2			2	44
	Feuillus local et paysage	3		4	1		1				9
	Conifères local					3					3
	Conifères paysage	3					3			1	7
	Conifères local et paysage					1	2	1			4
	Interaction local et paysage								1		1
	Réponse incohérente					1					2
<b>Total</b>		<b>59</b>	<b>4</b>	<b>17</b>	<b>1</b>	<b>7</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>105</b>

Indifférent : espèce indifférente (local ou paysage) ;

Feuillus local : espèce préférant les feuillus au niveau local ;

Feuillus paysage : espèce préférant les feuillus au niveau paysage ;

Feuillus local et paysage : espèce préférant les feuillus au niveau local et au niveau paysage ;

Conifères local : espèce préférant les conifères au niveau local ;

Conifères paysage : espèce préférant les conifères au niveau paysage ;

Conifères local et paysage : espèce préférant les conifères au niveau local et au niveau paysage ;

Interaction local et paysage : espèce présentant une interaction entre les préférences locale et paysagère (profil à interaction) ;

Réponse incohérente : espèce présentant une préférence de même sens pour les feuillus et les conifères au niveau paysage ou espèce ayant des préférences locale et paysagère opposées.

## Projet Corylus

Pour les 10 espèces préférant les conifères<sup>6</sup>, 4 ont une préférence locale, 5 une préférence au niveau paysage et 1 seule a une préférence double. La quasi-totalité de ces espèces sont des espèces acidiphiles ou hyper-acidiphiles ( $3,0 < \text{pH} < 4,5$ ,  $0 < \text{S/T} < 36\%$  et  $24 < \text{C/N} < 44$ ), à l'exception de *Vinca minor* qui est une espèce de milieu riche. A signaler aussi que *Pinus sylvestris* est une espèce à comportement bimodal vis-à-vis du pH et du S/T. Parmi les 5 espèces qui préfèrent les feuillus au niveau paysage, 3 espèces ont par ailleurs une préférence locale pour les conifères (modèle 3 significatif mais moins bon que modèle 4 ou 5) : *Erica cinerea*, *Pinus sylvestris* et *Scleropodium purum*.

Enfin, *Picea abies* a un comportement complexe puisque c'est le modèle avec interaction qui est retenu (modèle 8) : l'espèce est (logiquement) plus fréquente en peuplement de conifères ; lorsque l'espèce se trouve localement en feuillus, le modèle indique qu'elle est d'autant plus fréquente que la proportion de feuillus dans le paysage est faible ; au contraire, lorsqu'elle est localement en conifères, elle est d'autant plus fréquente que la proportion de feuillus dans le paysage est élevée.

### 4.6.5 Réponse de la composition floristique

Après des analyses préliminaires (AFC) sur le tableau floristique (non présentées ici), nous avons réduit le tableau floristique à 1930 relevés et 150 espèces en gardant les espèces dont le nombre d'occurrence dans le tableau de floristique était supérieur ou égal à 20 (soit 10%). Les quatre premiers axes factoriels expliquent 5,4, 2,9, 2,2 et 2,0% de l'inertie totale de la matrice, indiquant que la partie structurée est assez concentrée sur les deux premiers axes. Les quatre axes expliquent au total 12,5% de l'inertie de la matrice floristique.

#### 4.6.5.1 ACC sur les facteurs locaux

L'ACC (ou AFCVI) appliquée aux 20 variables ou facteurs locaux explique 15,7% de l'inertie totale du tableau floristique, dont 9,3% sur les 3 premiers axes. Les coefficients de détermination entre les axes et les variables instrumentales s'élèvent à 97,5, 89 et 81,3%, ce qui est très bon. Le premier axe de l'ACC est un axe trophique qui oppose "vim.N", "vim.pH", "vim.S/T", "vim.R" d'un côté et "vim.C/N" et de l'autre "vim.L" et secondairement "pcalc" et "comp2". Pour "comp2", la flèche indique la position des conifères qui se trouve donc du côté du pôle acide de l'axe : ceci indique que les résineux sont en moyenne sur des stations plus acides, ce qui n'est pas surprenant. L'axe 2 est un axe hydrique qui oppose vim.F, "alti", "pcalc" à "vim.L" et secondairement "vim.pH". La présence de variables liées au niveau trophique sur l'axe 2 s'explique par la corrélation qui existe en forêt entre la réserve en eau du sol et le niveau trophique, les réserves étant en moyenne les plus faibles sur les sols les plus carbonatés (d'où la corrélation avec "pcalc") et sur les sols les plus acides. L'axe 3 est un axe lié au degré d'ouverture de la canopée qui oppose d'un côté "vim.L" et "vim.F" et de l'autre "agemax", "cons" et secondairement "ppt.local" et "G".

Les cartes factorielles (1, 2) et (2, 3) des espèces restituent les trois principaux gradients mis en évidence par l'ACC : sur l'axe 1 (Figure 32), on note une opposition entre des espèces acidiphiles et hyper-acidiphiles à droite et des espèces calcicoles et neutrocalcicoles à gauche ; sur le plan factoriel (2, 3) (Figure 33), opposition entre les espèces xérophiles en haut à droite et les espèces hygrophiles en bas à gauche (1<sup>ère</sup> bissectrice), et opposition entre les espèces héliophiles en bas à droite et les espèces les plus sciaphiles en haut à gauche (2<sup>ème</sup> bissectrice). On retrouve très fortement les axes de l'AFC mais avec une meilleure organisation des espèces par rapport aux 2 gradients liés à l'eau et la lumière. Etant donné le niveau de corrélation observé entre les prédicteurs et les deux premiers axes (>89%), la part d'explication laissés à d'autres facteurs sur ces deux premiers axes est très réduite.

---

<sup>6</sup> A l'exception des 3 espèces passant d'indifférente à "coni.local" ou "coni.psge", des 4 espèces passant de "feui" à "coni" et d'une espèce passant d'incohérente à "coni.local".

Tableau 30. Corrélations entre les 20 variables locales (représentant 26 modalités) et les axes de l'ACC du tableau floristique en présence-absence (1930 relevés et 150 espèces).

Variable	RS1	RS2	RS3	Variable	RS1	RS2	RS3
(Intercept)	0,00	0,00	0,00	pcalc	<b>0,35</b>	<b>-0,41</b>	-0,07
vim.L	<b>0,65</b>	<b>0,48</b>	<b>-0,56</b>	topo	-0,07	-0,03	-0,03
vim.F	-0,18	<b>-0,54</b>	<b>-0,44</b>	G	-0,05	-0,25	<b>0,32</b>
vim.R	<b>-0,89</b>	0,33	0,01	cons	-0,06	-0,16	<b>0,40</b>
vim.N	<b>-0,94</b>	-0,09	-0,13	cpe	0,07	-0,08	0,05
vim.pH	<b>-0,92</b>	<b>0,37</b>	0,00	ppt.local	-0,05	-0,08	<b>0,32</b>
vim.C/N	<b>0,98</b>	0,03	0,02	sfon(2)	0,03	0,01	-0,02
vim.S/T	<b>-0,94</b>	0,30	-0,01	sfon(3)	-0,06	0,14	-0,01
dateeco(2)	0,00	0,00	0,02	sfon(4)	0,00	0,11	-0,15
dateeco(3)	-0,03	0,00	-0,08	agemax	-0,02	-0,19	<b>0,44</b>
dateeco(4)	-0,03	-0,01	0,02	comp2	<b>0,36</b>	0,04	-0,25
alti	0,23	<b>-0,43</b>	-0,14	pron(2)	-0,10	0,05	-0,10
ppseudo	-0,07	0,17	0,18	pron(4)	0,08	0,07	-0,11

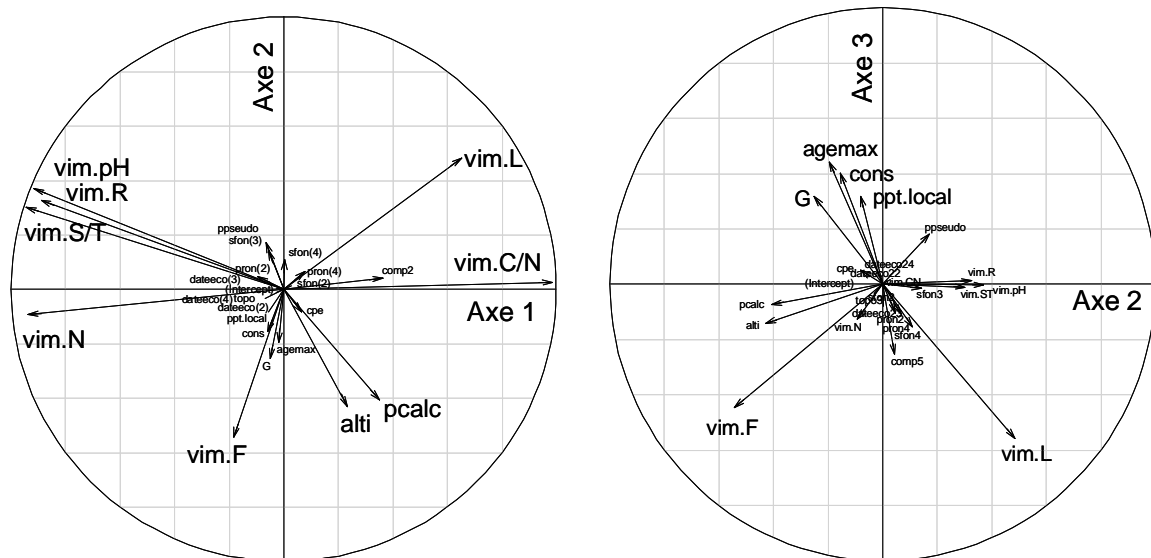


Figure 31. Cercles des corrélations (1, 2) et (2, 3) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence (1930 relevés et 150 espèces) en fonction des 20 variables ou facteurs locaux (26 modalités).

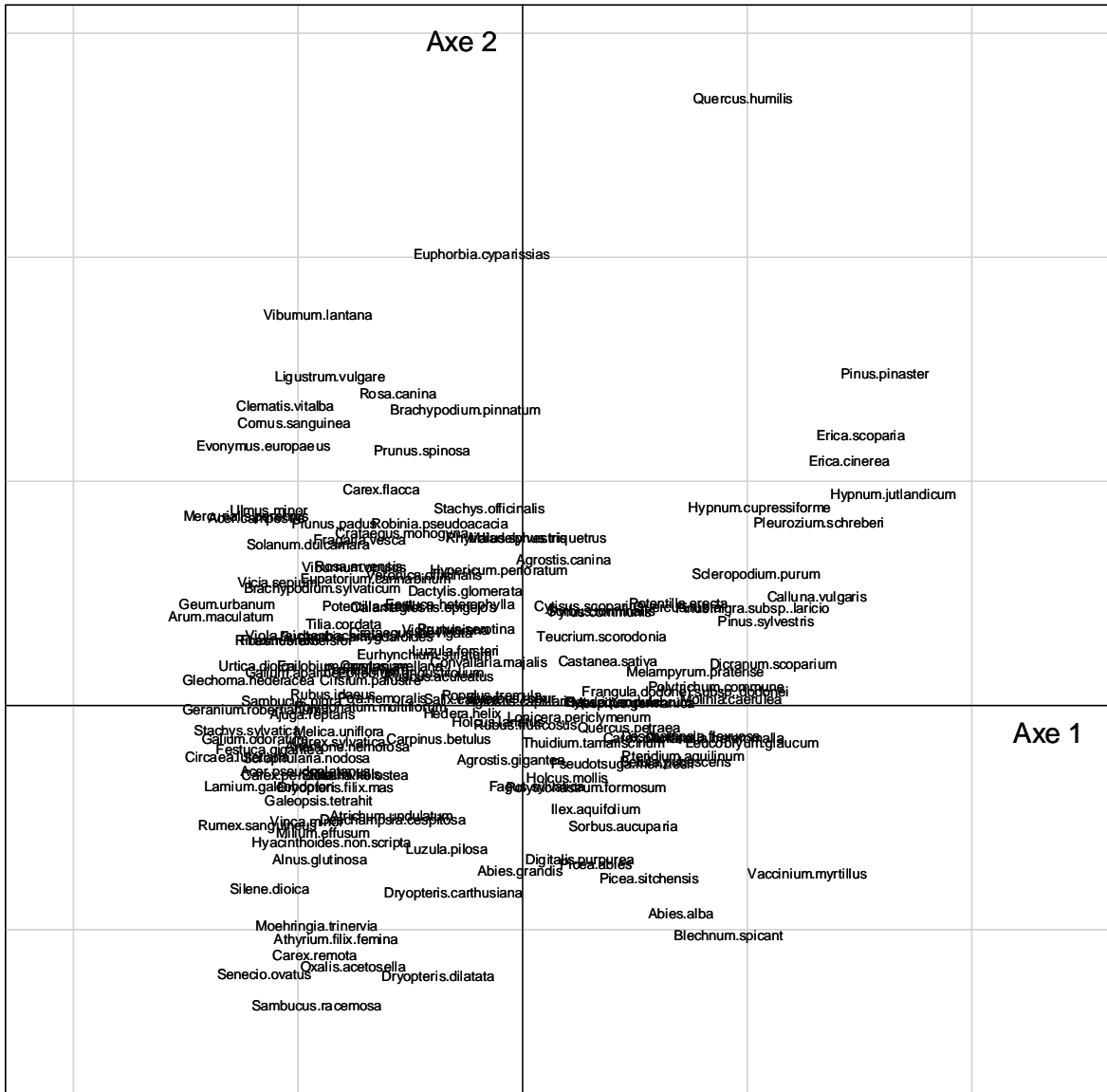


Figure 32. Carte factorielle (1, 2) des espèces de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 20 variables ou facteurs locaux (26 modalités).





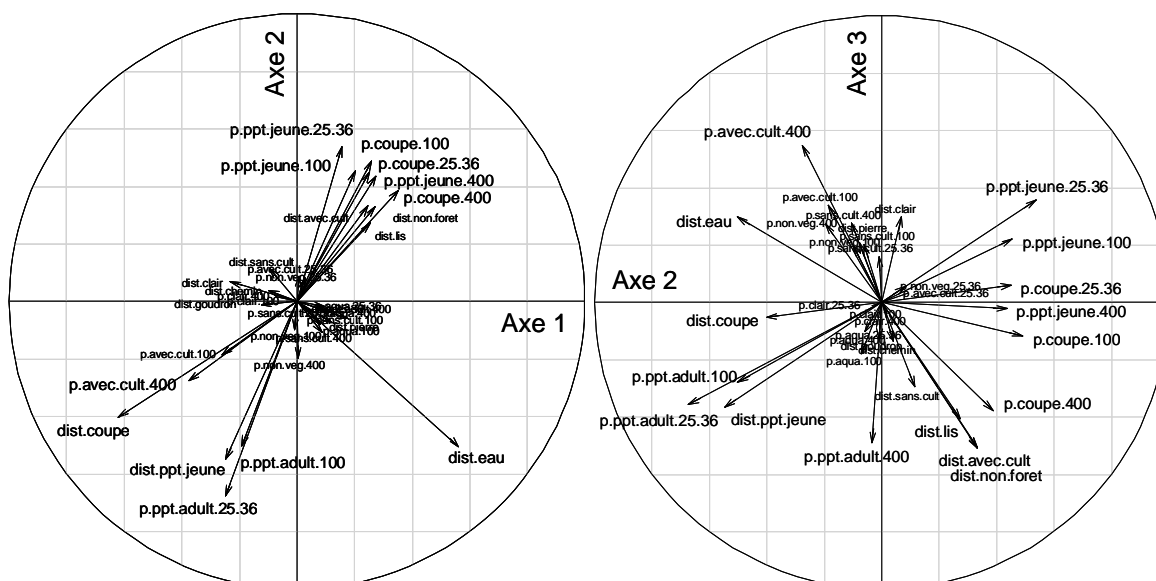


Figure 34. Cercles des corrélations (1, 2) et (2, 3) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 35 variables paysagères issues de la photo-interprétation.

Nos résultats indiquent donc une structuration des communautés floristiques en trois gradients assez indépendants : le premier est lié à la distance au plus proche ruisseau, ce qui est assez inattendu. Le second oppose les communautés floristiques des paysages composés de peuplements fermés adultes à celles des paysages composés de peuplements jeunes et de coupes. Le troisième oppose les communautés floristiques de paysages avec et sans milieux avec façons culturales ou bien proches et éloignés des lisières. Le second point concerne le rayon d'action des différents types d'habitats composant le paysage : il apparaît que les variables distances ont un bon pouvoir explicatif, que pour les indices de proportion d'habitats, les peuplements adultes et les peuplements jeunes semblent avoir un effet plus fort à 25/36 ha mais que les coupes et les milieux avec façons culturales ont un effet plus marqué à 400 ha.

#### 4.6.5.3 ACC sur les indices paysagers issus de la classification "composition en essences"

L'ACC appliquée à ces indices paysagers sur le buffer R=1414 m montre que les variables paysagères expliquent 3,7% de l'inertie totale du tableau floristique. Les coefficients de détermination par axe sont de 0,42 et 0,23, soit un gros écart entre le premier et le second axe. Le cercle des corrélations (1, 2) montre une opposition marquée entre les indices de surface de feuillus à droite et tous les indices liés aux conifères et aux peuplements mélangés à gauche, auxquels s'associent le nombre de taches de feuillus (Figure 35). Le second axe est expliqué par les indices de milieu "hors essence", ce qui n'a pas d'intérêt ici. L'ACC sur les mêmes indices paysagers à 500 m donne des résultats très proches. L'ACC indique donc une structuration des communautés floristiques suivant un gradient de paysages composés soit de feuillus soit de conifères. Les paysages composés de peuplements mélangés sont placés comme dans l'ACP du côté des conifères, ce qui peut indiquer deux choses : un biais stationnel pour ces paysages-là, ou bien une similarité de composition floristique pour les paysages composés de mélanges plus forte avec les paysages composés de résineux purs qu'avec les paysages composés de feuillus purs.

La représentation des espèces dans le plan factoriel (1,2) de l'ACC permet de localiser les espèces préférant les paysages de feuillus à droite et celles préférant les résineux à gauche. Les espèces identifiés dans la partie précédente "réponse au niveau espèce" comme préférant les feuillus ou les résineux au niveau paysage apparaissent en plus gros caractère sur la Figure 36. Toutefois, on peut noter que *Vinca minor* a une position dans l'ACC non conforme à sa préférence pour des paysages de conifères.



**4.6.5.4 ACC sur les indices paysagers issus de la classification "forêt/forêt ouverte/lande/autre"**

L'ACC sur les 12 variables paysagères dans un buffer de rayon 1414 m montre que le paysage explique 1,9% de l'inertie totale du tableau floristique. Les  $R^2$  sont de 0,18 et 0,22 pour les deux premiers axes de l'ACC, ce qui est assez faible. Sur le premier axe, on trouve les indices liés à la forêt ouverte, le périmètre de forêt et le nombre de taches d'habitats "autres", tandis que sur l'axe 2 s'opposent la surface de forêt contre la surface et le périmètre d'habitats "autres" (Figure 37). Pour le buffer 500 m, le pourcentage d'explication baisse et n'est plus que de 1,2% mais les trois types de paysages s'organisent plus clairement en trois pôles (Figure 37) : à gauche suivant l'axe 1, les paysages composés de forêt opposés aux autres types de paysages, à droite suivant l'axe 2 les paysages avec de la forêt ouverte en haut et des paysages composés d'habitats "autres" en bas.

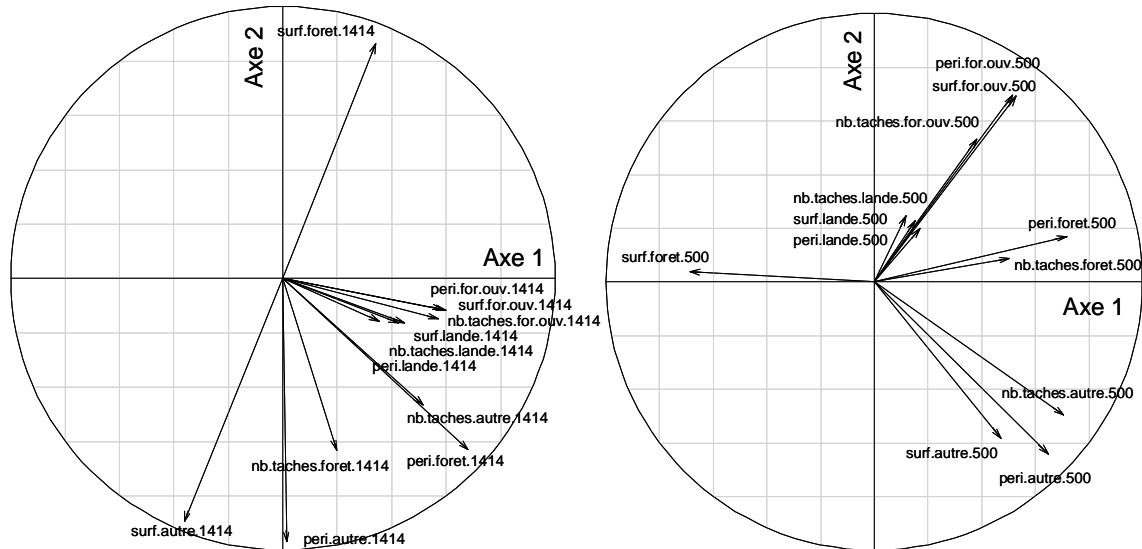


Figure 37. Cercles des corrélations (1, 2) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 12 variables paysagères issues de classification "forêt/forêt ouverte/lande/autre" dans le buffer R=1414 m (à gauche) et dans le buffer R=500 m (à droite).

**4.6.5.5 ACC sur les indices paysagers issus de la classification "structure forestière"**

L'ACC appliquée aux 9 indices paysagers de surface, périmètre et nombre de taches associés aux taches de futaies, mélange futaie et taillis et taillis sur le buffer R=1414 m indique que le paysage explique 2,7% de l'inertie totale. Les coefficients de détermination entre les prédicteurs et les deux premiers axes sont de 0,283 et 0,271, ce qui est assez moyen. L'axe 1 est expliqué par les indices liés aux mélanges de futaie et taillis et aux taillis (Figure 38) tandis que l'axe 2 oppose les surfaces de futaies et les surfaces de mélanges de futaie et taillis. On retrouve bien la structure de l'ACP. L'ACC sur les mêmes indices dans le buffer de 500 m donne des résultats tout à fait similaires.

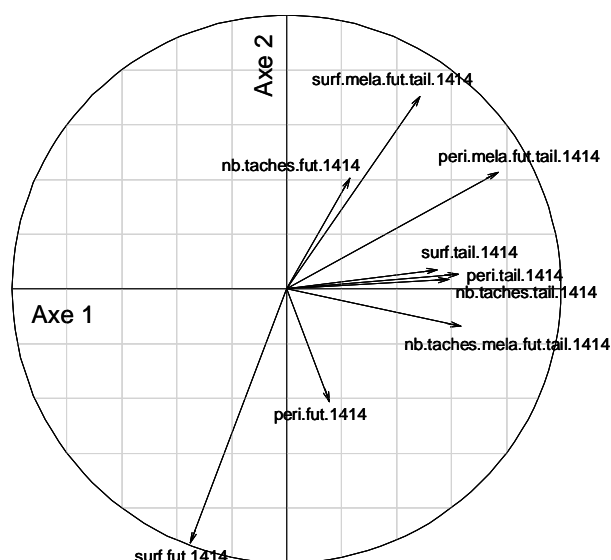


Figure 38. Cercles des corrélations (1, 2) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 9 variables paysagères issues de classification "structure forestière" dans le buffer R=1414 m (à gauche).

#### 4.6.5.6 ACC sur les indices paysagers issus de la classification "types nationaux"

Cette ACC est d'une part une synthèse des quatre ACC précédentes puisqu'on retrouve les types d'habitats non forestiers (landes, forêt ouverte, autres) et la composition en essences (avec en sus les peupleraies mises à part), et d'autre part la classification s'affine en distinguant les grands types de structure (futaie, mélange futaie-taillis, taillis). L'ACC a été menée sur les 24 indices de surface et le nombre de taches (à 1414 m) afin de limiter le nombre de prédicteurs. L'ACC révèle que la part d'inertie expliquée s'élève à 6,0% et que les coefficients de détermination sont de 0,48 et de 0,40 sur les deux premiers axes. C'est le meilleur taux d'explication obtenu par les classifications tirés de la carte forestière. Le plan (1, 2) voit une tripolarisation des indices paysagers selon les trois types de peuplement les plus fréquents au niveau du paysage (Figure 39) : en haut à gauche : les paysages de futaie de feuillus ; en haut à droite : les paysages de futaie de conifères (et de futaie mixte) et enfin en bas au centre les paysages de mélange de futaie de feuillus et taillis. Vus sous un angle "type de structure", les taillis seuls ou en mélange avec la futaie sont placés vers le bas et à droite du plan factoriel (1, 2) et les futaies (y compris les peupleraies) sont placées dans les trois autres quarts du plan factoriel. En termes de composition, les paysages composés de résineux purs ou en mélange sont cantonnés dans la quart supérieur droit tandis que les paysages composés de feuillus dans les trois autres quarts du plan factoriel (1, 2).

L'ACC appliquée aux mêmes indices à 500 m donne des résultats très similaires, avec toutefois une corrélation plus faible des peupleraies sur le premier plan factoriel et un taux d'inertie expliqué plus faible (4,7%).

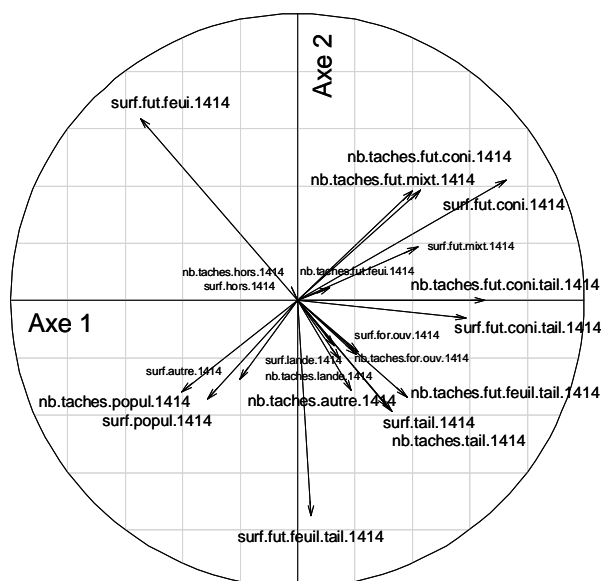


Figure 39. Cercles des corrélations (1, 2) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 22 variables paysagères issues de classification "types nationaux" dans le buffer 1414 m (surface et nombre de taches).

#### 4.6.5.7 ACC sur les indices paysagers issus de la classification "propriété foncière"

L'ACC appliquée aux 9 indices paysagers de surface, périmètre et nombre de taches associés aux taches de forêts domaniales, communales et privées sur le buffer R=1414 m indique que le paysage explique 1,57% de l'inertie totale. Les coefficients de détermination entre les prédicteurs et les deux premiers axes sont de 0,291 et 0,117, ce qui est moyen. Dans le plan factoriel (1, 2), on retrouve selon la première bissectrice l'opposition entre les surfaces de forêts privées et les indices liés aux forêts domaniales et, le long de la seconde bissectrice, les indices liés aux forêts communales seuls (Figure 39). L'ACC sur les mêmes indices calculés sur 250 m produit les mêmes résultats.

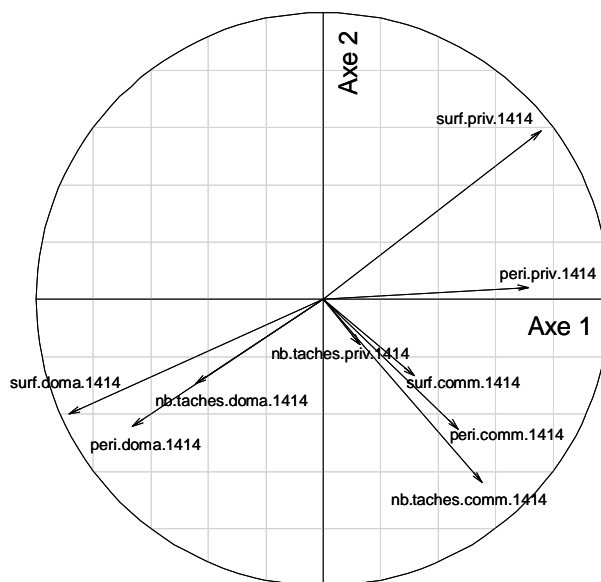


Figure 40. Cercles des corrélations (1, 2) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 9 variables paysagères issues de classification "propriété foncière" dans le buffer 1414 m (surface, nombre de taches et périmètre).

#### ***4.6.6 Décomposition de l'inertie entre les différentes échelles locales et paysagères***

Pour réaliser une décomposition correcte, il faut réduire le nombre de variables utilisées comme prédicteurs dans l'ACC. A partir des résultats fournis par les ACP et les ACC, nous avons refait des ACC en sélectionnant les variables selon 3 critères : les variables sont de bons prédicteurs dans l'ACC, elles ne sont pas trop corrélées entre elles et enfin elles couvrent correctement les gradients de composition et de structure du paysage. Cette phase de sélection étant un peu délicate car pour partie subjective, nous avons indiqué la liste des variables conservées pour chaque groupe d'indices.

Des ACC partielles sur les 5 vim d'un côté et les 15 variables locales de l'autre indiquent une décomposition de la variance dominée par la part propre liée aux vim (9,1%), la part propre liée aux facteurs locaux (2,8%) étant moins importante que la part commune (3,8%). Nous avons donc sélectionné trois listes de 5 ou 9 variables locales en fonction des corrélations observées, la troisième liste excluant les vim :

- liste A (5 variables) : vim.L, vim.F, vim.C/N, vim.pH, comp2\*agemax ;
- liste B (9 variables) : vim.L, vim.F, vim.C/N, vim.pH, alti, ppseudo, pcalc, G, comp2\*agemax ;
- liste C (5 variables) : alti, ppseudo, pcalc, G, comp2\*agemax.

Les analyses menées sur les différentes sélections d'indices paysagers seuls ou combinés montrent que la part relative de l'inertie expliquée propre au paysage atteint 9% avec les indices issus de la photo-interprétation, 6% avec la composition en essences, 8,5% avec la structure forestière, 11% avec les types nationaux et enfin 7% avec le type foncier (Tableau 31).

Cette part relative monte à 17% en combinant les indices issus de la photo-interprétation et ceux basés sur les types nationaux de l'IFN<sup>7</sup> (Tableau 31). Comme le pourcentage de variance expliquée pour une série de variable dépend en partie du nombre de variables utilisées, ce dernier résultat peut être un peu surestimé car il est basé sur un nombre 3 fois supérieur de prédicteurs pour le paysage que pour le local. Nous avons donc refait l'analyse en introduisant 9 au lieu de 5 variables et le ratio entre local et paysage tombe à 64/14 alors qu'il était à 61/17 (Tableau 31). Les facteurs paysagers expliquent donc entre 3,6 et 4,6 fois moins de pourcentage d'inertie du tableau floristique que les facteurs locaux, mais on peut aussi remarquer que la part relative d'inertie commune est importante et représente 22% de l'inertie expliquée. A l'inverse, si on élimine les vim de la sélection des variables et que l'on ne garde que les autres facteurs locaux (n=5), la décomposition de la variance change de manière importante : les facteurs locaux n'expliquent plus que 42% tandis que les facteurs paysagers augmentent leur part relative à 38%, la part commune changeant peu à 20% (Tableau 31). Ces changements de parts respectives local/paysage sont presque entièrement liés à la baisse de la part d'inertie expliquée, qui passe de 15,2 à 9,5%, soit 5,7 points de moins. On peut noter cependant que la part propre liée aux facteurs paysagers représente 3,64% au lieu 2,19% dans l'analyse en présence des vim (Tableau 31).

Ces résultats confirment assez bien trois points :

(1) les vim sont de très bons prédicteurs synthétiques des variations de composition floristique liées à l'environnement ;

(2) les autres facteurs locaux dont nous disposons dans la BD écologique de l'IFN ne permettent pas de résumer aussi bien et de manière aussi synthétique la variabilité environnementale, ce qui fait qu'il est difficile de se passer des vim, malgré le fait que leur utilisation relève d'une procédure un peu circulaire ;

(3) l'inconvénient décelé à plusieurs reprises par les différentes analyses est que ces indices basés sur la flore ne sont pas uniquement le reflet des conditions strictement locales mais capturent de par leur méthode de construction une partie des variations expliquées par le paysage environnant, à en juger par la différence entre la part de variation expliquée par le paysage avec et sans les vim (Tableau 31).

---

<sup>7</sup> Nous n'avons pas introduit les facteurs liés au type foncier dans cette analyse pour ne pas déséquilibrer davantage le ratio entre type de prédicteurs locaux et paysagers.

## Projet Corylus

Tableau 31. Pourcentages d'inertie expliquée par les prédicteurs et décomposition de la variance associée dans les ACC partielles menées sur différentes associations de variables locales et paysagères. Le tableau donne la liste détaillée des variables retenus dans l'ACC (cf. Tableau 8, Tableau 9, Tableau 10 et Tableau 10 pour la description des prédicteurs), le nombre de prédicteurs, le pourcentage d'inertie expliqué dans l'ACC (partielle ou complète), la part propre des facteurs avec dans la ligne "ensemble des variables" la part commune et la part relative, c'est-à-dire la proportion de variance expliquée ramenée à la part d'inertie totale expliquée (exemple :  $10,64/12,85=83\%$ ).

Type de variables utilisées	Nom des variables sélectionnées	Nb var.	% inertie expliquée	Part expliqué	Part rel.
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.C/N, vim.pH, comp2*agemax	5	11,67%	10,64%	83%
Indices "photo-interprétation"	dist.eau, dist.ppt.jeune, dist.coupe, dist.avec.cult, p.coupe.400, p.avec.cult.400, p.ppt.jeune.25.36, p.ppt.adult.25.36, p.ppt.adult.100	9	2,21%	1,18%	9%
Ens. des variables	-	14	12,85%	1,03%	8%
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.C/N, vim.pH, comp2*agemax	5	11,67%	9,94%	80%
Indices paysagers "composition en essences"	s.feui.1414, s.feui.500, s.coni.1414, s.coni.500	4	2,45%	0,72%	6%
Ens. des variables	-	9	12,39%	1,73%	14%
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.C/N, vim.pH, comp2*agemax	5	11,67%	10,99%	86%
Indices paysagers "structure forestière"	s.fut.1414, s.fut.500, s.mela.fut.tail.1414, s.mela.fut.tail.500, s.tail.1414, s.tail.500	6	1,75%	1,07%	8,5%
Ens. des variables	-	11	12,74%	0,68%	5,5%
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.C/N, vim.pH, comp2*agemax	5	11,67%	9,28%	71%
Indices paysagers "types nationaux"	s.fut.feui.1414, s.fut.feui.500, s.fut.coni.1414, s.fut.coni.500, s.fut.feui.tail.1414, s.fut.feui.tail.500, s.fut.coni.tail.1414, s.fut.coni.tail.500	8	3,88%	1,49%	11%
Ens. des variables	-	13	13,16%	2,39%	18%
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.C/N, vim.pH, comp2*agemax	5	11,67%	11,41%	91%
Indices paysagers "propriété foncière"	s.doma.1414, s.doma.250, s.comm.1414, s.comm.250, s.priv.1414, s.priv.250	6	1,13%	0,87%	7%
Ens. des variables	-	11	12,54%	0,26%	2%
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.C/N, vim.pH, comp2*agemax	5	11,67%	8,55%	61%
Indices paysagers "types nationaux" et "photo-interprétation"	dist.eau, dist.ppt.jeune, dist.coupe, dist.avec.cult, p.coupe.400, p.avec.cult.400, p.ppt.jeune.25.36, p.ppt.adult.25.36, p.ppt.adult.100, s.fut.feui.1414, s.fut.feui.500, s.fut.coni.1414, s.fut.coni.500, s.fut.feui.tail.1414, s.fut.feui.tail.500, s.fut.coni.tail.1414, s.fut.coni.tail.500	17	5,52%	2,40%	17%
Ens. des variables	-	22	14,07%	3,12%	22%
Facteurs locaux (B)	vim.L, vim.F, vim.C/N, vim.pH, alti, ppseudo, pcalc, G, comp2*agemax	9	12,99%	9,66%	64%
Indices paysagers "types nationaux" et "photo-interprétation"	dist.eau, dist.ppt.jeune, dist.coupe, dist.avec.cult, p.coupe.400, p.avec.cult.400, p.ppt.jeune.25.36, p.ppt.adult.25.36, p.ppt.adult.100, s.fut.feui.1414, s.fut.feui.500, s.fut.coni.1414, s.fut.coni.500, s.fut.feui.tail.1414, s.fut.feui.tail.500, s.fut.coni.tail.1414, s.fut.coni.tail.500	17	5,52%	2,19%	14%
Ens. des variables	-	26	15,18%	3,33%	22%
Facteurs locaux (C)	alti, ppseudo, pcalc, G, comp2*agemax	5	5,86%	3,98%	42%
Indices paysagers "types nationaux" et "photo-interprétation"	dist.eau, dist.ppt.jeune, dist.coupe, dist.avec.cult, p.coupe.400, p.avec.cult.400, p.ppt.jeune.25.36, p.ppt.adult.25.36, p.ppt.adult.100, s.fut.feui.1414, s.fut.feui.500, s.fut.coni.1414, s.fut.coni.500, s.fut.feui.tail.1414, s.fut.feui.tail.500, s.fut.coni.tail.1414, s.fut.coni.tail.500	17	5,52%	3,64%	38%
Ens. des variables	-	22	9,50%	1,88%	20%



#### 4.6.7 Rayon d'influence du paysage et comparaison entre types d'indices

Comme le montre le Tableau 32, quel que soit le lot d'indices paysagers analysés, la part d'inertie expliquée par les différents buffers croît du plus petit vers le plus grand buffer (S=25/36 à 400 ha ou R=250 m à R=1414 m). Cela signifie que le paysage a d'autant plus d'influence sur la composition floristique locale que le paysage est appréhendé sur un plus grand buffer. Ce résultat contredit quelque peu les analyses plus fines faites par exemple au niveau des indices issus de la photo-interprétation puis qu'il semblait que le rayon d'influence le plus fort variait selon le type d'habitat. Un autre résultat est que les indices surfaciques expliquent une part de variance moindre que les distances proximales équivalentes, quelle que soit la taille du buffer (Tableau 32). Le premier indice renseigne sur la quantité d'habitats disponibles dans le paysage alors que le deuxième indique le degré d'isolement de l'habitat et donc sa fragmentation. On obtient un résultat opposé pour la classification "types nationaux" où les surfaces d'habitats expliquent mieux les variations de composition floristique que le nombre de taches quelle que soit la taille du buffer, ce qui tendrait à indiquer que la quantité d'habitat a plus de poids que la configuration spatiale des habitats. Cependant, là aussi, on a déjà noté dans les analyses précédentes que pour les types d'habitats bien représentés (futaie de feuillus), le nombre de taches variait peu et la surface d'habitat était un indice plus sensible des variations de la composition du paysage que le nombre de taches.

*Tableau 32. Part de variance expliquée par les indices paysagers dans l'ACC du tableau floristique en fonction de l'échelle de mesure des indices paysagers (avec entre parenthèses le nombre de prédicteurs) : distance proximale, S=25/36, 100 et 400 ha pour les buffers carrés de la photo-interprétation et R=250, 500, 1000 et 1414 m pour les buffers circulaires de la carte forestière de l'IFN. Pour une classification donnée, les ACC ont toujours été faites sur les mêmes indices aux différentes échelles, à l'exception de la distance proximale où les habitats identifiés ne sont pas tous identiques. Pour les classifications "forêt/forêt ouverte/lande/autre", "composition en essences", "structure forestière" et "propriété foncière", les indices utilisés sont la surface, le périmètre et le nombre de taches. Pour la classification "types nationaux", les indices surface et nombre de taches ont été comparés. Les indices de composition en essences pour R=1000 m et ceux de "propriété foncière" pour R=500 m ne sont pas disponibles.*

	S=25/36 ha	S=100 ha	S=400 ha	
Indices photo-interprétation (surface)	0,86% (8)	0,99% (8)	1,32% (8)	
Indices photo-interprétation (distance proximale)	2,15% (7)			
	R=250 m	500 m	1000 m	1414 m
Forêt/forêt ouverte/lande/autre	0,71% (12)	1,16% (12)	1,56% (12)	1,87% (12)
Composition en essences	2,59% (9)	2,68% (9)	-	3,32% (9)
Structure forestière	1,37% (9)	1,63% (9)	2,28% (9)	2,69% (9)
Types nationaux (surface)	2,98% (11)	3,60% (11)	4,18% (11)	4,53% (11)
Types nationaux (nombre de taches)	2,43% (11)	2,77% (11)	3,34% (11)	3,61% (11)
Propriété foncière	1,09% (9)	-	1,48% (9)	1,57% (9)

## **4.7 Annexe 8 - Copie des publications**

### **4.7.1 Publications scientifiques parues**

Pas de publication parue.

### **4.7.2 Publications scientifiques en cours de soumission**

Les copies des versions provisoires de ces deux articles sont fournies ci-après.

Article 1. Bas Y., Jiguet F. (resoumission). Hedgerows influence woodland birds community dynamics but do not favour their conservation. Resoumission prévu à *Landscape Ecology*.

Article 2. Pellissier V., Bergès L., Cluzeau, C., Nédeltcheva, T. Dupouey, J.L. (resoumission). The spatial distribution of forest core species is limited by very long depth-of-edge influence. *Journal of Biogeography*.

### **4.7.3 Publications scientifiques prévues ou en préparation**

Pellissier V., Bergès L., Nédeltcheva, T. Dupouey, J.L. (en préparation) Forest plant responses to forest area, forest isolation and connectivity by hedges. Revue visé : *Global Ecology and Biogeography*.

Avon, C., Bergès L., Martin, H., Dupouey J.L. (en projet). Role of the composition and structure of the surrounding landscape on plant species occurrence and functional groups richness in forests at a regional scale.

Avon, C., Bergès L., Dupouey J.L. (en projet). Respective influence of local, spatial and landscape factors on forest plant composition using forest inventory data.

Avon, C., Bergès L., Martin, H., Dupouey J.L. (en projet). Influence of past land use and past landscape context on the present forest plant biodiversity: a case study in Northern France.

Pellissier V., Dupouey J.L., Bergès L. (en projet). The spatial structure of forest plants at a national scale: the effect of the forest patch size, distance to the external forest edge and distance to the nearest large forest patch.

## **Article 1**

# **Hedgerows influence woodland birds community dynamics but do not favour their conservation**

Yves Bas\* & Frédéric Jiguet

*Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, CP 51, 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France*

- corresponding author: Yves Bas, tel 00 33 (0)1 40 79 30 80, fax 00 33 (0)1 40 79 38 35, e-mail: [ybas@mnhn.fr](mailto:ybas@mnhn.fr)

Running title: are hedgerows effective corridors?

### **Abstract**

To mitigate habitat loss, conservationists commonly advocate for interventions that enhance movements of individuals between remnant patches. Although there is now strong evidence that habitat corridors can enhance movements of a targeted species, their effect on the persistence of populations remains questioned. Here, we asked whether hedgerows, commonly considered as woodland corridors, influence woodland bird community dynamics and composition. These questions were investigated using data from the French Breeding Bird Survey and French Forest National Inventory datasets on broad gradients of forest landscape fragmentation and hedgerow density. Hedgerow effect was controlled for landscape context (forest area, fragmentation *per se* and isolation). Results showed that hedgerows have no strong effect on richness and composition of woodland bird communities though they enhance species turnover rates in lowly forested land and decrease it in highly forested land. We conclude that enhancing forest connectivity through hedgerows may be of poor relevance for conservation of woodland bird communities. Consequently, hedgerows management and incentive schemes should be more driven by conservation needs either of farmland species or of woodland species other than birds.

### **Key-words**

Forest fragmentation, landscape ecology, dispersion, extinction rate, metacommunities, environmental policy.

### **Introduction**

Habitat loss threaten the persistence of many species and are well-known as the most important member of the “Evil Quartet” (Diamond 1989). The major effects of habitat loss on population dynamics are to increase the temporal instability and spatial isolation of individuals in the remaining patches (Fahrig 2003). To mitigate these effects, conservationists commonly advocate for interventions that enhance movements of individuals between remnant patches (Bennett 1999). Although there is now strong evidence that habitat corridors can enhance individuals movements of a targeted species (Tewksbury et al. 2002), their

ability to truly enhance persistence of populations remains questioned (Simberloff et al. 1992). Evidence of positive population effects of corridors indeed remains anecdotal (Davies and Pullin 2007). In this context, conservation benefits from promoting corridors such as hedgerow planting need to be investigated. Here, we asked whether and how hedgerows, commonly considered as woodland corridors, influence woodland bird community dynamics. We additionally tested hedgerows effects on community composition as community dynamics is silent on which species are affected by corridors. In particular, one expect specialist species to be more negatively affected by habitat loss and fragmentation than generalists (Boulinier et al. 1998, Devictor et al. 2008). Hence, we tested whether hedgerows have a positive effect on woodland birds species richness and particularly on specialist species (Julliard et al. 2006). These questions were investigated using data from the French Breeding Bird Survey and French Forest National Inventory datasets on broad gradients of forest landscape fragmentation and hedgerow density. Hedgerow effect on community dynamics and composition was controlled for landscape context (forest area, fragmentation *per se* and isolation), and, as corridors efficiency depend on the availability of source and receiver patches (Falcy and Estades 2007), hedgerow effect was expected to interact with forest area and isolation.

## **Methods**

### **Bird data**

Data on breeding birds was obtained by a national Breeding Bird Survey (BBS) scheme launched in France in spring 2001 (Jiguet et al. 2007). In this scheme, volunteer ornithologists counted all visible and singing individual birds at permanent points. Surveyed sites are 2x2 km squares randomly selected for each observer within a ten km radius around a locality specified by the volunteer. Observers carried out ten point counts of five minutes each per square, twice per spring, i. e. once before and once after the 8<sup>th</sup> May, with four to six weeks between sessions, with points separated by at least 300m. Counts are repeated yearly by the same observer at the same points, on about the same date, and at the same time of day. Among the surveyed sites, we excluded those from Mediterranean and alpine biogeographic zones which are marginal in France and contain drastically different forest habitats than in the dominant lowland forests. We then selected the 685 squares which were surveyed at least two consecutive years and contained at least two points in forest habitats. Non-woodland birds contacts were discarded by considering only the 55 species which were more abundant in forest than in non-forest habitats according to the BBS database (see Web-only material). The set of woodland birds was considered as a community. We then calculated woodland bird community local species richness, local extinction and colonization rates using the method proposed by Nichols *et al.* (1998) and the software COMDYN (Hines et al. 1999) which allows imperfect detections and account for heterogeneity in detectability between species. Community dynamics parameters were calculated using annual replicates of the counts. To investigate woodland birds community composition, we also calculated a Community Specialization Index (CSI) as in Julliard *et al.* (2006). The CSI of a given community is the average of each Species Specialization Index (SSI) of species recorded in the community weighted by species abundance. The SSI of each species was considered only with respect to forest and calculated as follows:  $SSI = (d_{for} - d_{nf})/d_{for}$ , where  $d_{for}$  is the species density averaged on forest points from the BBS database and  $d_{nf}$  the species density averaged on non-forest points. This index is thus varying from 0 for most generalist species to 1 for most specialist species. CSI was then calculated as the average SSI of all woodland bird individuals contacted on each square. We were not able to account for imperfect detections of individuals in this calculation. However, we see neither

methodological reasons nor ecological meaning for the interaction between specialization, landscape factors and detectability which could bias our results (Devictor et al. 2008).

### **Landscape data**

Forest landscapes were described with four factors: forest area, fragmentation *per se*, isolation and hedgerow density. To measure forest area and fragmentation, each BBS squares were divided in 256 squares of 125 m side which formed the unit cells describing the landscape within BBS squares. Aerial photo interpretation allowed identifying each of these units as forest or non-forest. We deduced from these data the forest area within each BBS squares, as well as a measure of fragmentation independent of forest area, the Normalized Landscape Shape Index (nLSI, see Leitao et al. 2006). Isolation was measured as the ratio between forest area within the BBS square and the surrounding forest area contained in a 5 km radius buffer around the BBS square centre. Therefore, this index was also independent of forest area. Forest area in the 5 km buffer was extracted from Forest National Inventory GIS data. Finally, hedgerow density was calculated thanks to Forest National Inventory data collected between 2004 and 2006 (Bélouard et al. 2005). These data contained counts of intersections of hedgerows along 1-km transect on aerial photography. Hedgerows were defined as an alignment of more than 25 m length and less than 20 m width with at least one tree every 10 m. Centre of these transects were arranged in a systematic sampling design, with one transect every 1.4 km, but only 30% of these transects were sampled at the time of this analysis. Direction of transects were randomised to avoid any sampling bias. To measure hedgerow density surrounding each BBS squares, we divided the sum of hedgerows counted on all transects whose centre were less than 5 km from BBS square centre ( $n \approx 24$ ) by the length of non-forest habitats covered by these transects.

These four landscape indices were weakly correlated to each other (maximum :  $r = -0.38$  for forest area and hedgerow density), to forest habitat composition (12 variables, see Web-only material for details; maximum :  $r = -0.31$  for forest area and proportion of mix of broad-leaved timbers and coppice) and to proportion of artificial habitats in non-forest area (maximum :  $r = 0.17$  for hedgerow density). Habitat composition variables were extracted from Forest National Inventory GIS database and aerial photo interpretation.

### **Statistical analysis**

To test the hypothesis that landscape structure and composition influence community dynamics and composition, the analysis was performed using one mixed model for each community index (richness, turnover and CSI). The modelling accounted for the possibly confounding effects of biogeographical gradients within the study area. Thus, the fixed formula contained (i) four complementary climatic variables: maximum temperature of the hottest month, minimum temperature of the coldest month, precipitations of the wettest and the driest months (BIOCLIM variables 5, 6, 13 and 14, downloaded at [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org), see Hijmans et al. 2006), (ii) the four landscape indices and (iii) the interactions between forest area and hedgerow density and between isolation and hedgerow density:

Index  $\sim$  (climate variables) + forest area + forest fragmentation + forest isolation + hedgerow density + (forest area:hedgerow density) + (forest isolation:hedgerow density)

BBS square was incorporated as a random effect. Each of the community indices and landscape variables were z-transformed to allow comparisons of effect magnitudes.

Landscape effects and interactions were all tested by a t-test on slope response. Fits and tests were performed with the lmer function of the lme4 package of R 2.9.0 ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)).

## Results

We found a significant positive effect of forest area on both species richness and CSI (see Fig. 1a and 1b). However, these two community indices did not respond significantly to the other landscape variables, and with very low magnitudes compared to forest area effect (more than seven times lower). Otherwise, there was also a significant negative effect of forest area on extinction and colonization rates, but with twice lower magnitude than on species richness and CSI (Fig. 1c and 1d). Moreover, hedgerow density and forest area interacted significantly and negatively on these rates. In other words, hedgerow density effect was negative for highly forested sites and positive for lowly forested sites.

## Discussion

Results showed that hedgerows have no strong effect on richness and composition of woodland bird communities though they enhance species turnover rates in lowly forested land and decrease it in most forested land. Moreover, our results confirmed that (i) forest area influences woodland species richness positively and favours habitat specialist species compared to habitat generalists (Boulinier et al. 1998, Bennett et al. 2004) and (ii) fragmentation *per se* has little effect on woodland bird communities (Fahrig 2003). We also found a negligible effect of isolation on all community indices, suggesting that woodland birds can cope with the forest mosaic in our study region. Moreover, our study region is characterized by a much older deforestation than in the other continents (Williams 2008), thus the resulting extinction debt has probably been paid and could not explain this lack of isolation effect.

Besides, this study showed that forest area and hedgerows have significant effects on turnover rates. Indeed, as expected, forest area decreased turnover rates, indicating that woodland bird community dynamics are more stable in more forested landscapes (Boulinier et al. 1998). Hedgerows effect was complex, interacting with forest area, without any globally positive or negative effect. In most impacted landscape (low forest area), hedgerow density destabilized community composition with more frequent interannual species extinction and colonization. However, it remains unclear whether hedgerows could have a negative effect on forest communities since this speeding-up of turnover rates did not express any variations in community richness or composition. More fundamentally, this is questioning whether these dynamic rates could be considered as indicators of communities health (Boulinier et al. 1998). The complex effect of hedgerows on woodland birds turnover could indeed be explained by an effective increase in individual movements between forest patches: (i) populations being able to migrate from one site to another in lowly forested landscape, and (ii) movements between patches stabilizing local communities in large patches. This study showed that this probable increase in individual movements between patches had very little impact on community composition over time, probably because it is not the limiting factor of species richness and of the proportion of woodland specialists.

It has however previously been suggested that hedgerows favour woodland specialists birds (Bennett et al. 2004). Nonetheless, Bennett *et al.* (2004) focused on a much smaller scale than the present study. Thus it seems that hedgerows could enhance species richness of woodland birds on small forest patches but not at the landscape scale. Interestingly, Bennett *et al.*'s (2004) study did not reveal an increase in turnover rates with hedgerow density like in our study. This may be because hedgerow density was measured on a smaller scale in their study than in ours.

To conclude, our study showed that there is no strong positive effect of hedgerows on woodland birds. Thus, enhancing forest connectivity through hedgerows may be of poor relevance for conservation of woodland bird communities. Hedgerows may still be supposed

to act as efficient corridors for other taxa like invertebrates (Bowne and Bowers 2004), but evidence of population level effect is still lacking (Davies and Pullin 2007). Consequently, hedgerows management and incentive schemes should be more driven by conservation needs either of farmland species (Gillings and Fuller 1998) or of woodland species other than birds (Bowne and Bowers 2004).

## **References**

- Bélouard T, C Vidal, J-C Hervé, and N Robert. 2005. Le nouvel inventaire forestier de l'IFN. Proceedings of the De l'observation des écosystèmes forestiers à l'information sur la forêt; 2-3 Feb 2005; Paris: Ecofor.
- Bennett AF. 1999. Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Gland, Switzerland: IUCN.
- Bennett AF, SA Hinsley, PE Bellamy, RD Swetnam, and R Mac Nally. 2004. Do regional gradients in land-use influence richness, composition and turnover of bird assemblages in small woods? *Biol Conserv* 119: 191-206.
- Boulinier T, J Nichols, J Hines, J Sauer, C Flather, and K Pollock. 1998. Higher temporal variability of forest breeding bird communities in fragmented landscapes. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95: 7497-7501.
- Bowne DR, and MA Bowers. 2004. Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landsc Ecol* 19: 1-20.
- Davies ZG, and AS Pullin. 2007. Are hedgerows effective corridors between fragments of woodland habitat? An evidence-based approach. *Landsc Ecol* 22: 333-351.
- Devictor V, R Julliard, and F Jiguet. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117: 507-514.
- Diamond J. 1989. Overview of recent extinctions. In: Western D and Pearl M (Eds) *Conservation for the Twenty-first Century*. New York: Wildlife Conservation International.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34: 487-515.
- Falcy MR, and CF Estades. 2007. Effectiveness of corridors relative to enlargement of habitat patches. *Conserv Biol* 21: 1341-1346.
- Gillings S, and RJ Fuller. 1998. Changes in bird populations on sample lowland English farms in relation to loss of hedgerows and other non-crop habitats. *Oecologia* 116: 120-127.
- Hijmans R, S Cameron, and J Parra. 2006. Wordclim 1.4. [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org). Viewed 26 Oct 2006.
- Hines JE, T Boulinier, JD Nichols, JR Sauer, and KH Pollock. 1999. COMDYN: software to study the dynamics of animal communities using a capture-recapture approach. *Bird Study* 46: 209-217.
- Jiguet F, AS Gadot, R Julliard, SE Newson, and D Couvet. 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology* 13: 1672-1684.
- Julliard R, J Clavel, V Devictor, F Jiguet, and D Couvet. 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol Lett* 9: 1237-1244.
- Leitao A, J Miller, J Ahern, and K McGarigal. 2006. *Measuring landscapes: a planner's handbook*. Washington, DC: Island Press.
- Nichols J, T Boulinier, J Hines, K Pollock, and J Sauer. 1998. Inference methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conserv Biol* 12: 1390-1398.

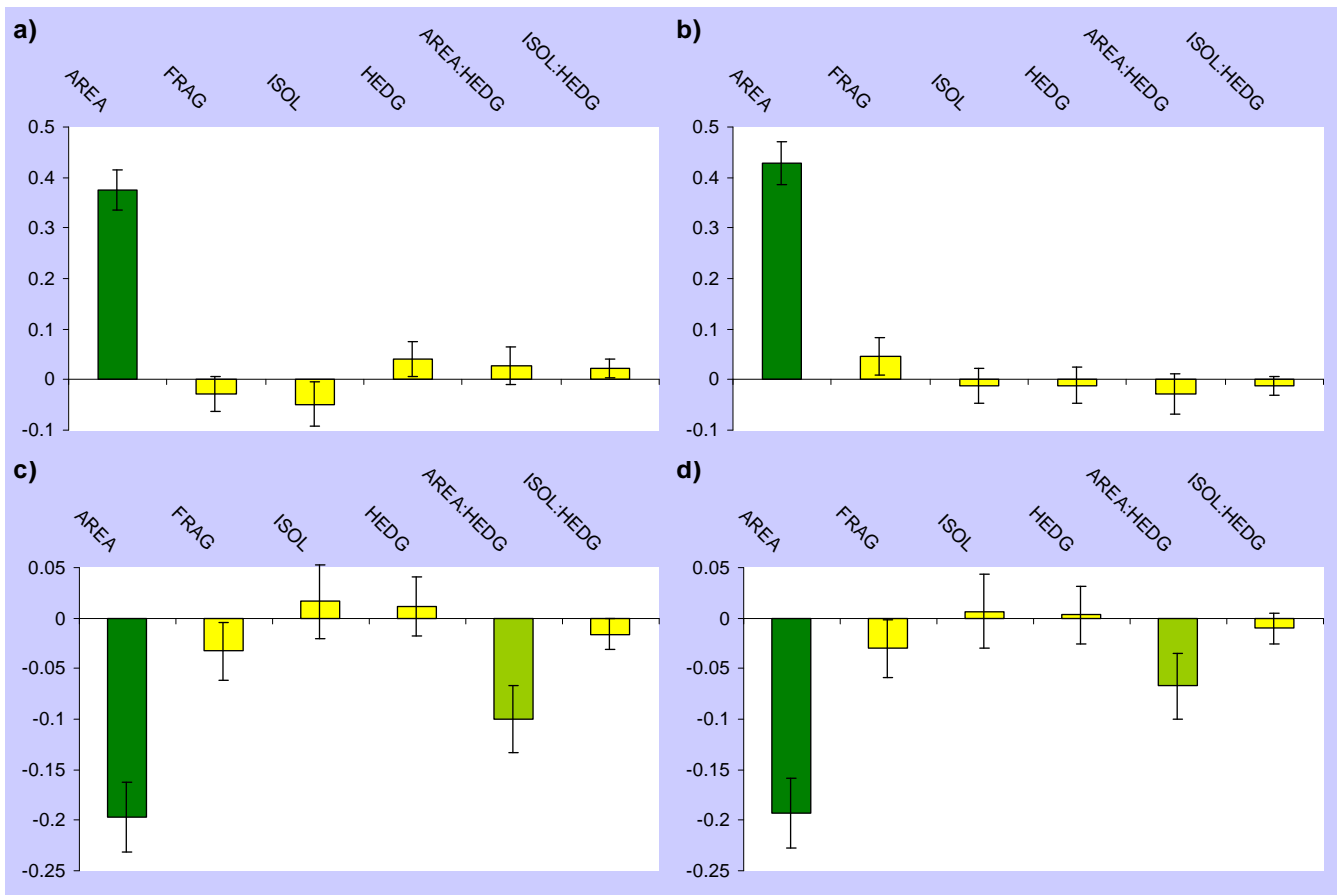
R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Simberloff D, JA Farr, J Cox, and DW Mehlman. 1992. Movement corridors - conservation bargains or poor investments. *Conserv Biol* 6: 493-504.

Tewksbury J, D Levey, N Haddad, S Sargent, J Orrock, A Weldon, B Danielson, J Brinkerhoff, E Damschen, and P Townsend. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Science* 99: 12923-12926.

Williams M. 2008. A new look at global forest histories of land clearing. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 33: 345-367.

Figure 1. Standardized responses of species richness (a), Community Specialization Index (b), colonization rate (c) and extinction rate (d) to forest area (AREA), to forest fragmentation (FRAG), to forest isolation (ISOL), to hedgerow density (HEDG), to interactions of hedgerow density with forest area and with forest isolation. Green bars show significant response ( $p < 0.05$ ). Different green shades show significant difference in response magnitude ( $p < 0.05$ ). Error bars show standard errors.





Web-only material: list of the 55 bird species used in the analysis. Selection criterium was a larger density in forest habitats than in non-forest habitats in the French Breeding Bird Survey dataset. Species degree of specialization to forest is computed in the second column.

species	species specialization to forest
Accipiter gentilis	0.370
Accipiter nisus	0.540
Aegithalos caudatus	0.511
Anthus trivialis	0.560
Buteo buteo	0.256
Certhia brachydactylla	0.673
Certhia familiaris	0.894
Circaetus gallicus	0.773
Coccothraustes coccothraustes	0.868
Columba oenas	0.292
Columba palumbus	0.067
Cuculus canorus	0.449
Dendrocopos major	0.740
Dendrocopos medius	0.959
Dendrocopos minor	0.514
Drycopus martius	0.942
Erithacus rubecula	0.617
Ficedula hypoleuca	0.909
Fringilla coelebs	0.277
Garrulus glandarius	0.655
Hippolais polyglotta	0.086
Lanius excubitor	0.652
Locustella naevia	0.442
Loxia curvirostris	0.857
Lullula arborea	0.215
Luscinia megarhynchos	0.028
Muscicapa striata	0.539
Oriolus oriolus	0.531
Periparus ater	0.877
Cyanistes caeruleus	0.313
Lophophanes cristatus	0.925
Parus major	0.239
Poecile montanus	0.797
Poecile palustris	0.781
Pernis apivorus	0.380
Phasianus colchicus	0.173
Phylloscopus bonelli	0.858
Phylloscopus collybita	0.572
Phylloscopus sibilatrix	0.966
Phylloscopus trochilus	0.822
Picus canus	0.654
Picus viridis	0.338
Pyrrhula pyrrhula	0.735
Regulus ignicapillus	0.845
Regulus regulus	0.865
Serinus citrinella	0.593
Sitta europaea	0.805
Streptopelia turtur	0.207
Sylvia atricapilla	0.425
Sylvia borin	0.455
Sylvia undata	0.949
Troglodytes troglodytes	0.414
Turdus merula	0.027
Turdus philomelos	0.551
Turdus viscivorus	0.585

Web-only material: list of the 10 variables of forest composition whose correlation with landscape variables were checked to avoid any bias from forest composition effects.

Proportions of forest made of :

- 1) Timber forest dominated (>75% of basal area) by oaks (*Quercus spp.*)
- 2) Timber forest dominated (>75% of basal area) by beeches (*Fagus sylvaticus*)
- 3) Other timber forest dominated (>75% of basal area) by broad-leaved trees
- 4) Timber forest dominated (>75% of basal area) by pines (*Pinus spp.*)
- 5) Other timber forest dominated (>75% of basal area) by coniferous trees
- 6) Timber mixed forest (>25% of broad-leaved and >25% of coniferous trees)
- 7) Mix of broad-leaved timbers and coppice
- 8) Mix of coniferous timbers and coppice
- 9) Coppice
  
- 10) Poplar plantation (*Populus spp.*)

Article type: original article

## The spatial distribution of forest core species is limited by very long depth-of-edge influence

V. Pellissier<sup>1</sup>, L. Bergès<sup>1\*</sup>, C. Cluzeau<sup>2</sup>, T. Nedeltcheva<sup>2</sup>, J.L. Dupouey<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Cemagref, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France*

<sup>2</sup> *Inventaire Forestier National, 14 rue Girardet - CS 4216, 54042 Nancy Cedex, France*

<sup>3</sup> *UMR Ecologie et Ecophysiologie forestières, INRA, 54280 Champenoux, France*

\* Corresponding author:

*Cemagref, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France*

*laurent.berges@cemagref.fr*

*tel: +332389*

*fax: +33238950344*

**Running title:** Long depth-of-edge influence on forest plant species

### ABSTRACT

**Aim** To address the role of distance to edge on site conditions, stand characteristics and 214 understory plant species distribution across large distance-to-edge and patch size gradients.

**Location** Northern half of France (Europe)

**Methods** Local climate, soil, stand characteristics and landscape metrics were collected on 19,989 plots in 1801 forest patches using data from the French National Forest Inventory. Variations in mean plant indicator values for light, soil nutrient and humidity and variations in stand composition and structure and land ownership with distance to edge were tested using ANOVA and logistic regression respectively. Eight logistic regression models were compared using AICc in order to determine species response patterns to distance-to-edge while controlling for patch size and local site quality. Depth of edge influence was assessed using response curve characteristics. The relationship between life-history traits (habitat preference, reproduction mode, ancient forest species, dispersal mode, life form and autecology) and species response to edge was tested by Chi-square test.

**Results** Soil nutrient richness and light decreased with distance to edge. Coniferous stands, high forests and State forests increased in proportion with distance to edge while coppices and private forests decreased. Among the 214 species analysed, 51 were core species and 44 edge species. Depth of edge influence reached at least 500 m for soil, light and stand characteristics and 1000 m or more for 26 core species and 12 edge species. Core species were more often ancient forest species, bryophytes and hemicryptophytes whereas edge species were more often species with reproduction by seed only, zoochorous, phanerophytes and nitrogen-demanding.

**Main conclusions** We defined a list of core species and long-distance edge species. The depth-of-edge influence proved much larger than is widely recognized. This deep edge influence cannot be solely explained by abiotic or biotic gradients and could partly be due to the edge displacement following general reforestation since *ca* 1830. This edge shift created new habitats of recent forests on former agricultural or pastoral lands in which dispersal-limited core species slowly expanded and forest edge species regressed at variable speed. This long-distance edge effect has important implications for forest plant species distribution and dynamics.

**Keywords:** forest core species, edge effect, forest plant species, depth-of-edge-influence, patch size, land use history, dispersal limitation

## INTRODUCTION

Habitat fragmentation is recognised to be the major threat to biodiversity (Tilman *et al.*, 1994; Ewers & Didham, 2006) and has become a central issue in conservation biology (Meffe & Carroll, 1997). Several recent literature reviews on habitat fragmentation have focused on the creation of habitat boundaries and have proposed conceptual frameworks for edge effects, with many examples in forest habitats (Cadenasso *et al.*, 2003; Ries *et al.*, 2004). Forest edges are transition zones where forest habitat and the surrounding matrix interact. Ecological processes at the edge are directly affected through alteration of biotic and abiotic flows (organisms, energy, water and nutrients), which leads to changes in site conditions and species interactions – *i.e.* herbivory, competition and seed predation (Ries *et al.* 2004; Ewers & Didham, 2006; Marchand & Houle, 2006). The edge influence, *i.e.* the effect of processes at the edge that result in a detectable difference in composition, structure or function, allows to define a depth-of-edge influence called DEI, that is the distance from the edge into the adjacent habitat over which there is a tangible edge influence (Harper *et al.*, 2005).

Forest edges have generally higher plant species richness (Ranney *et al.*, 1991; Fraver 1994), higher shrub richness or cover (Matlack, 1994; Gignac & Dale, 2007). Also, competitive, synanthropic and exotic species may replace stress-tolerant at the forest edge (Honnay *et al.*, 2002; Guirado *et al.*, 2006), mainly due to specific microclimatic conditions (increased light penetration, soil and air temperature, Honnay *et al.*, 2005), higher agro-nutrients inputs (Thimonier *et al.* 1992; Gignac & Dale, 2007) and more frequent disturbances (Palik & Murphy, 1990; Godefroid & Koedam, 2005). Depending on the variables under consideration (biotic or abiotic), the edge influence can extend into the forest from just a few metres up to several hundred metres (Murcia *et al.*, 1995; Honnay *et al.*, 2002; Harper *et al.*, 2005; Gignac & Dale, 2007 ; Broadbent *et al.*, 2008). The depth-of-edge influence directly determines forest-core area which is likely to be critical for conservation purposes (Laurance, 2000) and thus has to be precisely determined (Honnay *et al.*, 1999a, 2002).

However, the size of the core habitat is not only dependent on the depth of the edge zone but also on patch size. Indeed, distance to edge and patch size tend to co-vary at landscape scale, since the density of edge habitat per unit area, *i.e.* edge-to-area ratio, increases as patch size decreases (Laurance *et al.*, 1998; De Blois *et al.*, 2002). Much of the literature testing for the influence of edge and patch size across multiple taxa has been confounded, with many edge effects falsely attributed as patch-size effects (Fletcher *et al.*, 2007). Only a limited number of studies on plants have integrated simultaneously patch size and distance-from-edge effects in their approach (Laurance *et al.*, 1998; Kiviniemi & Eriksson, 2002; Guirado *et al.*, 2006; Gignac & Dale, 2007; Gonzalez *et al.*, 2010). Several authors advocate taking into account patch size effect when analysing edge influence (Ewers *et al.*, 2007; Fletcher *et al.*, 2007). In this study, patch size was considered as a covariate but its influence was not discussed in details, even if the influence of forest patch size is of primary importance in fragmented landscapes (Honnay *et al.*, 1999a; Kolb & Diekmann, 2005; Ewers *et al.*, 2007).

More generally, edge effects are complex and forest plant species distribution and dynamics not only depend on distance to edge and patch size but also on patch shape, patch isolation, patch history, adjacent land use and matrix structure and history (Grashof-Bokdam, 1997; Honnay *et al.*, 1999a; Jacquemyn *et al.*, 2001; Fahrig, 2003; Godefroid *et al.* 2003a; Kolb & Diekmann, 2004; Petit *et al.*, 2004; Guirado *et al.*, 2006; Gignac & Dale 2007; Heegaard *et al.*, 2007; Yamaura *et al.*, 2008).

An abundant grey literature on forest plant communities has determined species preference or avoidance for edge habitats; this knowledge have been implemented in regional/national flora (e.g. Rameau *et al.*, 1989, Schmidt *et al.*, 2003) and recently in plant trait databases (e.g. Bioflor; Kühn *et al.*, 2004). However, these classifications suffer from several limitations, mainly because they are based on habitat comparisons (forest, edges, clearings or non-forest open habitats) provided by expert-knowledge but not on a direct, quantitative analysis of species response to distance-to-edge (Grashof-Bokdam, 1997; Honnay *et al.*, 1999a, b; Schmidt *et al.*, 2003). The idea that some species prefer the habitat interior, avoid edges has only recently made ground, mainly in avian ecology where lists of species preference have been proposed and tested for forest birds (see Villard, 1998). The preference of some plants for forest interior is often discussed (Grashof-Bokdam, 1997; Hermy *et al.*, 1999, Honnay *et al.*, 1999a, b), but the list of so-called "forest interior" species (actually closed or true forest species) always confounds several aspects: (1) local habitat preferences, i.e. shade-tolerance and/or sensitivity to disturbance (Gonzalez *et al.*, 2010), (2) preference for ancient forests (Hermy *et al.*, 1999) and (c) spatial distribution.

Edge may affect plants differently depending on their specific biological attributes (Ries & Sisk, 2004; Ewers & Didham, 2006). The classification of species by life-history traits into groups has received attention in recent works and plants with similar ecological traits are assumed to respond to environmental change in similar ways (Mc Intyre *et al.*, 1995; Lavorel *et al.*, 1997; Bernhardt-Römermann *et al.*, 2008). A plant functional trait approach has been useful to discover generic patterns and processes underlying vegetation responses arising from several anthropogenic environmental changes, including forest fragmentation (Honnay *et al.*, 1999a; Dupré & Ehrlén, 2002; Jacquemyn *et al.*, 2003; Kolb & Diekmann, 2005), land use change (Verheyen *et al.*, 2003) and edge effects (Guirado *et al.*, 2006; Avon *et al.*, 2010).

The aims of this paper are:

- (1) to analyse the variations of soil and forest stand characteristics with distance to edge in a very broad ecological context;
- (2) to provide on a quantitative basis a list of forest-core and forest-edge species;
- (3) to assess the depth of edge influence (DEI) on these species;
- (4) to determine which life-history traits among habitat preference for forests or more specifically for ancient forests, reproduction mode, dispersal mode, life forms and preferences for light, soil nutrient richness and soil humidity can discriminate forest-core from forest-edge species.

Thanks to the recently available datasets of the National Forest Inventory, we explored very large gradients of distance-from-edge, forest patch size and local site conditions in order to reach a certain level of generalization. Our sampling scheme was designed to remove correlation between patch size and distance to edge.

## **MATERIALS AND METHODS**

### **French National Forest Inventory data**

Data were taken from the French National Forest Inventory (NFI), an organization tasked with inventorying and monitoring forest resources. To cover a homogeneous temperate climate zone, only plots in the Northern half of France were analysed. The original dataset comprised a total of 38,751 plots across 10,131 forest patches (Figure 1). Plots were located within one of the 133 IFN-defined ecoregions, *i.e.* the division of the national territory into homogeneous areas in terms of soil, regional climate and forest management.

### *Plant survey*

Plant species composition was surveyed in 700 m<sup>2</sup> circles around each plot and year-round and without controlling time for survey. Ninety-six percent of the plots were sampled between

1990 and 2004. A total of 63 teams were involved in data gathering, with variable expertise in plant identification. So, random variation could be substantial due to significant observer effects, plant overlooking and species misidentification (Archaux *et al.*, 2006). But we considered that species presence was not likely to be biased because the sampling survey was quasi-systematic and sample size was huge. As plant phenology is an important factor because it affects the observed plant species composition, the month of the plant survey was also included in the analysis as a covariate (DATE). However, we did not control for the year of survey. Plant nomenclature followed Kerguelen (1999).

#### *Local data*

A set of climate, topography, soil and forest stand variables were selected to characterise plot habitat quality (Table 1). These variables were recorded on the plots during field sampling or were obtained from climatic databases.

We determined plot altitude (ALTI, in metres above sea level) and plot location within a topographical gradient (TOPO: index measuring the difference between lateral inflow and outflow of the plot). The index increases when this difference increases (Bergès & Balandier, 2010). Climatic variables (annual cumulative precipitation and number of frost days, annual mean of monthly min-max temperatures over 1961-1990) were obtained using the Aurelhy meteorological model (Bénichou & Le Breton, 1987) built on a 1-km<sup>2</sup> grid.

Soil characteristics used were depth first appearance of CaCO<sub>3</sub> in the fine soil fraction (measured as the depth of HCl effervescence in the fine soil fraction: DHCl) and depth of temporary waterlogging (DTW). In addition, we used mean plant indicator values for light conditions and nutrient richness. Mean plant indicator values have been extensively used as indicators of abiotic conditions (Diekmann, 2003; Godefroid & Koedam, 2003a; Jacquemyn *et al.*, 2003) and accurate predictors of stand productivity (Bergès *et al.*, 2006). Ellenberg *et al.* (1992) and Gégout *et al.* (2005) defined a set of indicator values for plants across central Europe and France, respectively. Each value estimates species position along a series of environmental gradients where each species achieves peak frequency or abundance (*i.e.* the indicator value). Following the calibration method given in Ellenberg *et al.* (1992), mean indicator values were calculated for each plot as the average of the indicator values of all the plant species present on the plot in order to infer environmental conditions. We selected L for light and F for soil humidity from Ellenberg *et al.* (1992) and pH and C/N ratio for soil nutrient richness from the Ecoplant database (Gégout *et al.*, 2005).

Forest stand characteristics were collected in 1,964 m<sup>2</sup> circular plots and concerned tree species composition (COMP: deciduous, coniferous or mixture), total plot canopy cover (CCOV), forest structure type (STRUC: high forest, coppice or mixture) and land owner type (PROP: state, city or private property).

#### *Landscape data*

We tested the influence of landscape effects on plant distribution after local habitat quality had been statistically controlled. This approach allowed us to identify the effect of landscape variables on plant distribution independently of habitat quality differences.

The distance from the plot to the external closest forest edge and the size of the forest patch where the plot was surveyed (hereafter referred to as DIST and FPS, respectively) were computed using GIS and NFI forest maps. Forest maps were drawn within the year preceding the surveys. Four forest patches larger than 100,000 ha covered 227,439, 230,939, 313,614 and 322,527 ha respectively, and included 4,302 plots. Log transformation for FPS did not allow us to obtain a suitable FPS distribution. Thus, each of these four forest patches was assigned a unique surface area of 100,000 ha in order to limit the statistical weight of such extreme large values.

The initial dataset contained 7,396 plots that were closer to an internal gap than to the external edge of the patch. Because of the ambiguous nature of these holes, we decided to remove these 7,396 plots from the sample.

In order to properly dissociate patch-size from distance-to-edge effects, we eliminated the correlation between these two variables by selecting a subset where DIST and FPS were crossed in a quasi-complete, slightly unbalanced two-way factorial design (Figure 2). Thus, the final sampling design contained 19,989 plots in 1,801 forest patches, DIST ranged from 3 to 1,096 m and FPS ranged from 327 to 100,000 ha (Table 1).

## Statistical analyses

### *Mean indicator values (MIV) for pH and C/N, F and L*

Two-way ANOVAs with interaction were applied to MIV for pH, C/N, N, F and L using 10 classes of distance-to-edge and 10 classes of forest patch size (deciles) as factors. Data were checked for normality and homoscedasticity after fitting.

### *Tree species composition, stand structure and land property*

Multiple logistic regression was applied using presence/absence of each class of the three factors as dependent variable and 10 classes of distance-to-edge and 10 classes of forest patch size (deciles) as independent variables. Four models were compared to the null model: distance-to-edge only, forest patch size only, both factors without and with interaction. The models were cross-compared using the modified Akaike information criteria (Burnham & Anderson, 2002). The most parsimonious model was chosen using AICc using the following rules: the model with the lowest AICc was chosen, except if a simpler nested models had an AICc less than 5 points higher.

### *Model selection for species*

As the vegetation inventory only recorded presence and not abundance of plant species, a multiple logistic regression was used to model the response of each species (*i.e.* probability of presence) to local and landscape variables:

$$\text{logit}(p_i) = \log\left(\frac{p_i}{1-p_i}\right) = \alpha + \beta_i \cdot X_i + \varepsilon \quad (\text{eq.1})$$

In order to avoid over-parameterization (Coudun & Gégout, 2006), species with less than 100 occurrences were excluded from the analysis. Thus, 214 out of 645 species were retained for further analysis.

Since our sampling region was very large, the spatial distribution of species within the study area was not homogeneous and there was room for geographical bias to enter the analysis of the species-environment relation. To avoid this potential bias, we defined a sub-sample for each species by selecting all the plots of any ecoregion where the species occurred at least once. This approach designed a rough spatial species envelope. The resulting species-specific sample size ranged from 2,045 to 19,988 plots.

Eight alternative models were compared for species response to local and landscape variables which always included the same list of local variables given above. The correlations between all predictors (date, local and landscape variables) were checked before analysis in order to avoid problem of multicollinearity. These models varied according to three options: (1) models included local variables only (eq. 2), one landscape variable (eq. 3, 4 and 5), two variables with an additive form (eq. 6 and 7) or two variables with interaction (eq. 8 and 9); (2) when included, distance-to-edge was included using linear (eq. 4, 6 and 8) or polynomial form (eq. 5, 7 and 9); (3) when included, patch size was always included using a linear form. Even if distance to edge intentionally played a symmetric role in our analysis, we detailed our results for patch size only when patch size and distance to edge interacted.



$$\begin{aligned} \text{logit}(p_i) &= \omega + \varepsilon & (\text{eq. 2}) \\ \text{logit}(p_i) &= \log(\text{FPS}) + \omega + \varepsilon & (\text{eq. 3}) \\ \text{logit}(p_i) &= \log(\text{DIST}) + \omega + \varepsilon & (\text{eq. 4}) \\ \text{logit}(p_i) &= \log(\text{DIST}) + \log(\text{DIST})^2 + \omega + \varepsilon & (\text{eq. 5}) \\ \text{logit}(p_i) &= \log(\text{DIST}) + \log(\text{FPS}) + \omega + \varepsilon & (\text{eq. 6}) \\ \text{logit}(p_i) &= \log(\text{DIST}) + \log(\text{DIST})^2 + \log(\text{FPS}) + \omega + \varepsilon & (\text{eq. 7}) \\ \text{logit}(p_i) &= \log(\text{DIST}) + \log(\text{SURF}) + \log(\text{DIST}) * \log(\text{FPS}) + \omega + \varepsilon & (\text{eq. 8}) \\ \text{logit}(p_i) &= \log(\text{DIST}) + \log(\text{DIST})^2 + \log(\text{FPS}) + \log(\text{DIST}) * \log(\text{FPS}) + \log(\text{DIST})^2 * \log(\text{FPS}) + \omega + \varepsilon & (\text{eq. 9}) \end{aligned}$$

where :

$$\begin{aligned} \omega &= \text{DATE} + (\text{TMAX} + \text{TMAX}^2) + (\text{TMIN} + \text{TMIN}^2) + (\text{RAIN} + \text{RAIN}^2) + (\text{FREEZE} + \text{FREEZE}^2) + (\text{ALTI} + \text{ALTI}^2) \\ &+ \text{TOPO} + (\text{MIV.pH} + \text{MIV.pH}^2) + (\text{MIV.C/N} + \text{MIV.C/N}^2) + (\text{MIV.F} + \text{MIV.F}^2) + \text{DHCl} + \text{DTW} + (\text{MIV.L} \\ &+ \text{MIV.L}^2) + \text{COMP} + \text{CCOV} + \text{STRUC} + \text{PROP} \end{aligned}$$

The models were cross-compared using the modified Akaike information criteria (Burnham & Anderson, 2002). The most parsimonious model was chosen using AICc using the following rules: the model with the lowest AICc was chosen, except if simpler nested models had an AICc less than 5 points higher, in which case, the simplest model was chosen from among the alternative simpler models.

Each species was assigned a response group for distance-to-edge (core, edge or non significant response). Five additional atypical profiles were defined when the best-fitted model was eq. 8 or 9: (1) “core-to-edge” and (2) “edge-to-core” when species shifted its preference toward edge or core respectively as forest patch size increased, (3) “minimum” or (4) “maximum” respectively when the species showed a maximal or minimal frequency along the distance gradient and (5) “minimum-to-maximum” when species shifted from minimum to maximum as forest patch size increased.

#### *Determination of the depth-of-edge influence*

In previous attempts to determine the extent of edge influence, Chen *et al.* (1992) and Hylander (2005) proposed that the edge influence extend from the edge to a point where the response value was 67% or 90% of the variation measured (or predicted) along the gradient considered. Beyond the fact that such values are arbitrary, the extent of edge influence depends on the form of the response curve, which makes the thresholds proposed by Chen *et al.* (1992) or Hylander (2005) inappropriate. Ewers & Didham (2006) suggested using the second derivative optima. However, after fitting response curves on our data, we noted that the second derivative never reached an optimum. We thus decided to apply another rule based on the first derivative of our equations. As the derivative represents the instantaneous rate of species frequency change per distance unit, we considered the slope to be null when it reached 10% of the average slope along the entire distance gradient. However, the threshold needed to be absolute in order to compare among-species responses. We therefore computed the mean slope for each species and then calculated the overall median ( $6.39 \cdot 10^{-5} p_i \text{ unit.m}^{-1}$ ) and overall mean ( $1.06 \cdot 10^{-4} p_i \text{ unit.m}^{-1}$ ) to define a threshold slope of  $1 \cdot 10^{-5} p_i \text{ unit.m}^{-1}$ . For species exhibiting a unimodal response to distance-to-edge (eq.5, 7 and 9), species frequency can reach an optimum value along the distance gradient. In this case, given that such species could not be classified as either core or edge species, we considered that the DEI was the distance-to-edge that corresponded to the optimum. For models including both landscape variables (eq. 6 to 9), we provided a range of DEI calculated using model equation and incrementing patch size from 327 to 100,000 ha in 25 regular steps.

#### *Life-history traits*

Species were classified according to selected plant life-history traits: first, preference for forest, for edge and for non forest habitats following a simplification of the detailed

classification provided by Julve (2009). This life-history trait preference for ancient forests using a combination of the two lists provided by Hermy *et al.* (1999) and Dupouey *et al.* (2002), reproduction mode (by seed or vegetatively) using Bioflor database (Kühn *et al.*, 2004), six dispersal modes using Julve (2009), five life forms following Raunkiaer (1934) and ecological preference for light (L from Ellenberg), soil nutrient richness (pH and C/N Ecoplant and N Ellenberg) and soil humidity (F Ellenberg). We ran Fisher's exact tests on the contingency tables crossing the 22 life traits and distance-to-edge preference.

Data computation and statistical analyses were carried out using R software, version 2.8.1 (R Development Core team, 2008).

## RESULTS

### Response of mean indicator values for pH, C/N, F and L

The three variables MIV.pH, MIV.C/N, MIV.N and MIV.L were significantly influenced by distance-to-edge and patch size, whereas MIV.F was not influenced by distance to edge but only by patch size (Figure 3). The interaction was significant for MIV.L only. MIV.pH, MIV.N and MIV.L regularly decreased and MIV.C/N regularly decreased with distance-to-edge (MIV.F tended to increase). The variation was less regular for patch size but we observed a decrease for MIV.pH and an increase for MIV.C/N with a marked difference in the largest size class (45,734 ha to 100,000 ha). Variations between classes were much more irregular for MIV.N, MIV.L and MIV.F. According to mean plant indicator values, the largest patches had in average more acidic (-0.8 pH unit) and moister soils (F: +0.15) and a slightly higher canopy closure. It is noteworthy that the largest patches in our sample are located in five distinct zones: the Ardennes region, the Vosges Mountains, the Plateau de Langres region, the Morvan region and the Sologne region, four of these regions being located on acidic to very acidic substrates.

### Response of tree species composition, stand structure and land property

The best model fitted was always the additive model without interaction except for deciduous and mixed stands where only patch size effect was significant. The results were presented using the proportion of each class according to the deciles of the distance-to-edge (Figure 4). The proportion of coniferous stands increased with distance-to-edge (from 14% to 18%) while the proportion of deciduous stands tended to slightly decrease (not significant). Proportion of even-aged high forest stands increased with distance-to-edge (from 51% to 63%) while proportion of coppice decreased (from 9% to 3%). Proportion of State forests strongly increased with distance-to-edge (from 14% to 45%) while private forests showed the opposite trend (from 65% to 28%).

### Species response to distance-to-edge and forest patch size

Of the 214 species available in the dataset, 75 showed a neutral response to both distance-to-edge and forest-patch-size (*i.e.* the best model for these species was either the null model or the model with local variables only), 31 responded to patch-size only (eq. 3) and 56 to distance-to-edge only among which 46 species gave a linear response (eq. 4) and 10 gave a unimodal response (eq. 5) (Table 2). A total of 38 species showed a significant response to both distance-to-edge and patch size without interaction, among which 27 showed a linear relationship for distance-to-edge (eq. 6) and 11 showed a unimodal relationship for distance-to-edge (eq. 7). Fourteen species were best-fitted with an interaction model, 11 with distance in a linear form (eq. 8) and three with distance in a unimodal form (eq. 9).

Species preferences for distance-to-edge and the estimated DEI are reported in Table 2 (DEI was quantified for 108 species). Among the species studied, 51 were core species, with DEI

ranging from 18 m to over 1000 m (Table 2 and Table 3). Fourteen of these species showed a stable DEI with increasing patch size (ranging from 114 m to 959 m). Half of the core species (26) reached the maximal DEI value (over 1000 m). Six of the core species showed increasing DEI with increasing patch size, whereas five species showed decreasing DEI with decreasing patch size. Forty-four species were forest-edge species with DEI ranging from 18 to over 1000 m (Table 3). Among them, 20 had a stable DEI with increasing patch size (from 34 to 996 m) and 12 had a DEI over 1000 m. For 12 forest-edge species, DEI varied with increasing patch size: DEI increased for six species but decreased for six species.

Six species showed optimum frequency along the distance-to-edge gradient: three species reached a minimum, one a maximum and two switched from a minimum to a maximum with increasing patch size. Another group of twelve species changed their distance-to-edge preference with increasing patch size: six switched from core to edge preference and one switched from edge to core preference. We noted that four of these species (*Abies alba*, *Anemone nemorosa*, *Lamium galeobdolon* and *Quercus petraea*) were present in more than 10% of the plots.

### **Response of life-history traits**

The proportion of forest species according to Julve (2009) did not differ between our core and edge species pool (Table 4). Edge species proportion tended to be higher in our edge pool (45% vs. 27%) but no trend was detected for non forest species. The proportions of ancient forest species, bryophytes and hemicryptophytes were significantly higher in the core pool than the edge pool, with no bryophyte among the edge pool. Myrmecochorous and anemochorous species were twice more frequent among the core pool, but the differences were not significant. Conversely, proportions of species with reproduction by seed only, zoochorous species and phanerophytes and nitrogen-demanding species (Ellenberg indicator value  $N > 6$ ) were significantly higher in the edge pool.

## **DISCUSSION**

### **Forest core species and long distance edge species**

Our study scale (spanning the northern half of France and almost 20,000 plots) allowed us to define a list of 51 forest-core species and a list of 12 long-distance edge species. Fifty per cent of the species ( $n=108$ ) significantly responded at least to distance to edge. Given that there were 13% more core species (51) than edge species (44), this confirms the importance of forest-interior areas for forest plant biodiversity conservation. However, it is important to specify that we determined species preferences for forest-interior or forest edge, and not strict specialization, *i.e.* all 108 species but two (*Laburnum anagyroides* and *Juglans regia*) were always present along the entire distance gradient.

Previous works generally mentioned no or just a few number of species preferring forest core areas. Indeed, Godefroid & Koedam (2003b) did not find any forest species that would occur only in the interior zone, which was situated at least at 1 km from the actual city border. De Casenave *et al.* (1995) only identified four forest-interior woody species out of 23 species in Argentina. Preference for edge or core forest areas for several tree species were consistent with the species ordination found by Gonzalez *et al.* (2009) in South-western France: they showed that *Carpinus betulus* and *Fagus sylvatica* were more frequent in plots far the edge whereas *Fraxinus excelsior* and *Quercus robur* in plots located close to the edge, but our result emphasize a much deeper DEI than those detected by Gonzalez *et al.* (2010).

Surprisingly, when we tested the coherence between species preference for edge or true forest habitats based on species traits database of Julve (2009) and our two lists of species, we did not find strong relationships between the two classifications (Table 4). Contrary to our

expectations, edge species were not significantly more frequent in our edge species pool. Moreover, when focusing on species profile, we clearly show discrepancies between the expected behaviour of species and their preference resulting from our quantitative analysis. For example, one could be surprised to find species such as *Fragaria vesca*, *Acer pseudoplatanus* or *Vaccinium myrtillus* among the species that preferred forest cores. Indeed, these species are known to frequently occur in forest edge and in open habitats (such as heathlands or grasslands) across Europe. However, as stated earlier, our design only allowed us to determine species preference (core species are not absent from forest edge but simply less frequent). Moreover, these species are recognised to be ancient forest species: *A. pseudoplatanus*: Lawesson *et al.* (1998); Bossuyt *et al.* (1999), Sciama *et al.* (2009); *F. vesca*: Peterken & Game (1984); Hermy *et al.* (1999), Lawesson *et al.* (1998); *V. myrtillus*: Hermy *et al.* (1999).

The fact that core and edge species were not governed by local site quality emphasises that their distribution in forest patches is not only related to local environmental conditions.

Based upon life-history traits, core species were more often ancient forest species, bryophytes and hemicryptophytes. Thus, it appears that forest core species may be dispersal limited (Matlack, 1994; Hermy *et al.*, 1999; Verheyen & Hermy, 2004; Hermy & Verheyen, 2007). On the contrary, edge species, being more often zoochorous and phanerophytes were not dispersal limited and were less likely to be stuck in the edge area. For example, the two epizoochorous species cited by Hermy *et al.* (1999) as being able to quickly colonise new forests (*Geum urbanum* and *Urtica dioica*) were classified as edge forest species with moderate DEI in our study. Zoochorous species are often considered to be better colonisers than the other groups (Matlack, 1994; Bellemare *et al.*, 2002), even if the link between dispersal mode and colonisation ability is not fully proven (Hermy & Verheyen 2007). Bryophytes merits attention because half of 12 the bryophytes analysed here did show a (*Atrichum undulatum*, *Leucobryum glaucum*, *Polytrichum formosum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Scleropodium purum* and *Thuidium tamariscinum*), the others being indifferent to distance to edge. The comparative ecology of our core and edge species pool will be discussed later in the light of our interpretation of the edge effect.

### **Edge-induced abiotic changes cannot solely explain the long depth of edge influence**

In our study, we observed using mean indicator values that floristic communities varied along the distance to edge: plant communities contained more or more often nutrient-rich nitrogen-demanding and shade-intolerant species at the edge, which is in agreement with the patterns observed in other forests (Matlack, 1993; Kupfer, 1996; Gehlhausen *et al.*, 2000; Godefroid *et al.*, 2005, Honnay *et al.*, 2005). The mechanisms responsible for this edge effects are varied and combined different microclimatic conditions (Honnay *et al.*, 2005), higher nitrogen and sulphur atmospheric deposition at edges (Thimonier *et al.* 1992; Gignac & Dale, 2007; Wuyts *et al.*, 2009) and more frequent human impact (Godefroid & Koedam, 2005). However, despite the fact there are qualitatively in accordance with the literature, the depth-of-edge effect for abiotic conditions (assessed by plant species composition) went at least 600 m into the forest interior (Figure 3). Most of the literature on the depth of edge effect report a rather short distance influence for abiotic variables: from 7 to 240 m for air temperature and moisture (Matlack, 1993; Burke & Nol, 1998; Davies-Colley *et al.*, 2000; Honnay *et al.*, 2002), from 40 to 500 m for wind disturbance (Laurance, 1991; Davies-Colley *et al.*, 2000) and from 25 to 180 m for nitrogen and sulphur atmospheric depositions coming from agricultural lands, industry and transports (De Schrijver *et al.*, 1998; Weathers *et al.*, 2001; Wuyts *et al.*, 2008). However, on Fig. 2 in Thimonier *et al.* (1992), the eutrophication phenomenon due to atmospheric deposition from the surrounding areas seems to spread over more than 500 m.

We also detected that there were more private forests and coppice stands near the edge and conversely more State-run and even-aged high forests in the forest interior up to 1000 m. These variations of tree species composition, stand structure and land ownership with distance to edge indicate that forest management has a significant impact on within forest habitat spatial distribution, which is commonly ignored in research between species occurrence and distance to edge, as recently underlined by Zmihorski *et al.* (2010).

A surprisingly high number of species (38 out of 108) showed frequency variations up to at least 1000 m from forest edge. This is an original finding in temperate forests, despite the large number of studies that have attempted to quantify the depth of edge influence on different taxa.

The depth of edge effect on biotic or abiotic variables stated in the literature is not sufficient to fully explain the large extent of edge influence identified here. Moreover, the edge effect on biotic components is reported to have an even lower extent (see Harper *et al.*, 2005 for a review on the influence of edge on forest structure and composition). Almost all the studies that have analysed species composition change and/or species profile from the edge into the forest interior have reported a DEI lower than 100 m (Wales, 1972; Fraver, 1994; Burke & Nol, 1998; Bruna, 1999; Didham & Lawton, 1999; Euskirchen *et al.*, 2001; Honnay *et al.*, 2002; Hennenberg *et al.*, 2005; Hill & Curran, 2005; Gignac & Dale, 2007). Only Ewers & Didham (2006) measured a larger effect up to 387 m, while Peters (2000) found that *Clidemia hirta* may be dispersed up to 2000 m in the subtropical forest core. However, although some studies have advised exploring larger gradients (Laurance, 2000), most papers have mainly focused on a limited gradient of edge distance and were based on small sample sizes. Our approach is original in that we explored an exceptionally large gradient and sample size was large enough to detect spatial variations of species occurrence that were generally masked by local site quality heterogeneity.

As shown above, soil nutrient and light conditions, stand characteristics and land ownership also varied greatly along the distance-to-edge gradient. It could be argued that the long-distance plant trend reported here may be at least partly explained by the concomitant long-distance soil and forest management variations. However, our statistical models always controlled for 17 climate, soil and stand characteristics (Table 1 and model equations), making it unlikely that the local niche differentiation mechanism could only explain the DEI. Either way, despite this high model parameterization, DEI could still result from other local environmental factors unaccounted for in our analysis, such as mesoclimatic variations (Davies-Colley *et al.*, 2000).

### **Edge effect as a result of land-use history?**

DEI has very often been interpreted as a spatial process but, to our knowledge, it has never been interpreted as a temporal process. The existence of edge species is clearly established for several decades, but long depth-of-edge influence for edge species has never been observed before. We suspect that the long penetration distance observed for core and edge species could result from the edge displacement following reforestation. Indeed, the total forest surface area in France has almost doubled since the middle of the 19<sup>th</sup> century and has increased from 9 million ha in 1840 to 15 million ha in the late 1990's (Mather *et al.*, 1999). Preliminary results on a 7000 km<sup>2</sup> region located in the eastern part of our study area and based on a historical map dating back to 1830 showed that reforestation on abandoned agricultural or pastoral lands occurred essentially by expanding existing forest fragments (90%) and only marginally by creating new forest patches disconnected from existing forest fragments (10%). Consequently, if we assumed circular forest patches from 327 to 100,000 ha and a uniform 50% increase in total surface area, the potential forest edge displacement ranges from 187 m to 3,274 m. For an average patch size of 1,970 ha, potential displacement

could reach 440 m. These figures are only guesstimates, but the point is to underline the potential extent of edge displacement in the past in our biogeographical context.

Studies in temperate ecosystems have shown that land-use history has a long-lasting residual effect on forest soils and plant communities (Bellemare *et al.*, 2002; Verheyen *et al.*, 2002, 2003; Graae *et al.*, 2004; Flinn & Vellend 2005; Dambrine *et al.*, 2007; Hermy and Verheyen 2007; Sciama *et al.*, 2009; Svenning *et al.*, 2009). This led to the differentiation between recent and ancient forests, particularly in Europe and North America. Soils under recent forests have higher pH, nutrient, phosphorous concentrations and nitrification rate, and lower C/N ratio and soil porosity than soil under ancient forests (Bossuyt *et al.*, 1999; Honnay *et al.* 1999b; Verheyen *et al.*, 1999; Compton and Boone 2000; Flinn *et al.*, 2005; Falkengren-Grerup *et al.*, 2006; Valtinat *et al.*, 2008). Moreover, the vegetation in ancient forests is generally found to be more shade-tolerant than in recent forests (Hermy *et al.*, 1999; Wulf 2003; Sciama *et al.*, 2009). If we assume that most of the recent forests are located at the periphery of the ancient forest remnants, these differences in soil properties between recent and ancient forests could explain the trend we observed on the mean indicator values for pH, L (decrease) and C/N (increase).

Moreover, core and edge species profile could be explained by the remnant effect of former agricultural or pastoral land use. This is indicated by the fact that core species were more often ancient forest species and hemicryptophytes and that edge species were more often phanerophytes. These differences between recent and ancient forests for life forms have already been observed (Sciama *et al.*, 2009). Dispersal limitation in time and space, recruitment limitation and low competition ability are the main reasons why ancient forest species fail to colonise recent or secondary forests (Matlack, 1994; Hermy *et al.*, 1999; Brunet *et al.*, 2000; Verheyen & Hermy, 2004; Hermy & Verheyen, 2007). Colonisation rate estimations fall between 30 and 50 m/century according to several studies (Brunet *et al.*, 2000; Bossuyt *et al.*, 1999; Dzwonko, 2001; Dupouey *et al.*, 2002). Indeed, two core species – *Carex pendula* and *Hypericum pulchrum* – have the lowest colonizing capacity indices according to Hermy & Verheyen (2007).

This colonization rate is much lower than the afforestation rate, thus creating a colonization gradient from the ancient-recent forest borderline (former edge) into the recent forest, as already documented by numerous studies (Bossuyt *et al.*, 1999; Brunet *et al.*, 2000; Ehrlén & Eriksson, 2000; Jacquemyn *et al.*, 2001; Flinn & Vellend, 2005; Brunet, 2007; Svenning *et al.*, 2009). Core species are not fast enough to follow edge displacement, which is confirmed by the higher number of core species with a DEI over 1000 m compared to edge species (26 vs. 12).

Conversely, edge species were less dispersal limited and thus able to more easily follow the edge shift. A new edge population arises from an external seed flux which is facilitated by the higher permeability of recent edges (Devlaeminck *et al.*, 2005). But our results went further since two categories of edge species were identified: species with a short DEI and species with a DEI over 1000 m (27% of the edge species). For the long DEI edge species, the standard edge effect is not sufficient to explain the response pattern. These species that were previously abundant at the former edge progressively decline over time due to habitat change (increasing soil humidity and litter depth, lower disturbance) and competition, but they are more resistant to habitat change than the other species with a short DEI. Edge shift creates an artificially long DEI for these species. This could explain the higher percentage of phanerophytes in the edge species group, since this life form displays more resistance to change once established than other life forms.

However, if we suspect that the DEI can be interpreted as a remanence of land use change and edge displacement, the colonisation rate of ancient forest species is not sufficient to explain that DEI can reach more than 1000 m. A colonisation rate of 30-50 and even 100 m/century

means a maximum species progression of 100 to 200 m since 1830. We clearly suspect that the very long DEI can be the result of the natural heterogeneity in the extent of the edge displacement throughout our study area. Under the hypothesis that recent forest and ancient forest are two distinct types of habitats, a regularly decreasing or increasing species frequency profile with distance to edge could result from the spatial heterogeneity of the edge displacement within the study area, colonisation and regression dynamics only being secondary processes (Figure 5).

## CONCLUSIONS

This research on Northern France has led to the first list of forest core species. Because flora and long-term forest historical patterns are similar in Western temperate Europe (Mather *et al.*, 1998), the patterns are likely to be observed in other European temperate forests. Thirty-height core or edge species had a DEI over 1000 m. Given that: (1) this long distance over which the species frequency varied cannot be explained by the standard edge effect model, (2) there are signs of dramatic edge shift over the past two centuries due to reforestation in Western Europe and (3) core habitats hosted a higher percentage of ancient forest species, we suspect that this very large extent of edge effect is the result of the long-term persistence of land-use history. From these results, we can conclude the following.

- The peripheral zone of forest patches is not only the zone of interaction between the forest and the surrounded matrix but also a zone where internal forest dynamic processes occurred;
- It would be important from now to consider the temporal aspect of edge effect and DEI and to be careful to the potential edge displacement; further research should explicitly focus on the role of these "ghost edges" on present-day plant biodiversity;
- The DEI in our study – and probably in other studies – does not refer to functional aspects but is probably a relict DEI; this means that the use of DEI is debatable and it would be called differently;
- Present forest plant species distribution is greatly shaped by distance to the closest edge and several species preferred core areas. This means that the core habitats are of particular importance for biodiversity conservation, as we suspect that many species that we could not analyse due to their low frequency may display a more pronounced pattern. Even if forest area is still expanding and forest fragmentation is globally decreasing, some regions of northern France remains heavily fragmented and forest core zones are of particular importance in terms of biodiversity conservation in these landscapes. Moreover, some core areas in less fragmented landscapes could be threatened again if deforestation will occur again in the future due to biomass fuel needs and increasing food supply (Davies *et al.*, 2001).

## REFERENCES

- 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.
- 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**, 1546-1555.
- Bellemare, J., Motzkin, G. & Foster, D.R. (2002) Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography*, **29**, 1401-20.
- Bénichou, P. & Le Breton, O. (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, **7**, 23-34.

- 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**, 199-208.
- 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**, 31-42.
- Bernhardt-Römermann, M., Römermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W. & Stadler, J. (2008) On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos* **117**, 1533-1541.
- Bossuyt, B., Hermy, M. & Deckers, J. (1999). Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology*, **87**, 628-38.
- Broadbent, E.H., Asner, G.P., Keller, M., Knapp, D.E., Oliviera, P.J.C. & Silva, J.N. (2008) Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation*, **141**, 1745-1757.
- Bruna, E. M. (1999) Seeds in rainforest fragments. *Nature*, **402**, 139
- Brunet, J. (2007) Plant colonization in heterogeneous landscapes: an 80-year perspective on restoration of broadleaved forest vegetation. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 563-572.
- Brunet, J., von Oheimb, G. & Diekmann, M. (2000) Factors influencing vegetation gradients across ancient-recent woodland borderlines in southern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 515-524
- Burke, D.M. & Nol, E. (1998) Edge and fragment size effects on the vegetation of deciduous forests in Ontario, Canada. *Natural Areas Journal*, **18**, 45-53
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information—Theoretic approach. Springer-Verlag, New York, USA.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T., Weathers, K.C. & Jones, C.G. (2003) A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience*, **53**, 750-758
- Chen, J., Franklin, J.F. & Spies, T.A. (1992) Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications*, **2**, 387-96.
- Compton, J.E. & Boone, R.D. (2000) Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology*, **81**, 2314-2330.
- Coudun, C. & Gégout, J.-C. (2006) The derivation of species response curves with Gaussian logistic regression is sensitive to sampling intensity and curve characteristics. *Ecological Modelling*, **199**, 164-175.
- Dambrine, E., Dupouey, J.-L., Laüt, L., Humbert, L., Thinon, M., Beaufils, T. & Richard, H. (2007) Present forest biodiversity patterns in France related to former Roman agriculture. *Ecology*, **88**, 1430-1439
- Davies K.F., Gascon C. et Margules C.R., 2001, Habitat fragmentation - Consequences, management, and future research priorities, in Soule M. et Orians G. (Eds), Conservation Biology: Research Priorities For The Next Decade, Island Press, p. 81-97.
- Davies-Colley, R.J., Payne, G.W. & van Elswijk, M. (2000) Microclimate gradients across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology*, **24**, 111-121.
- De Blois, S., Domon, G. & Bouchard, A. (2002) Landscape issues in plant ecology. *Ecography*, **25**, 244-256.
- De Casenave, J.L., Pelotto, J.P., Protomastro, J. (1995) Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, **72**, 61-9.
- De Schrijver, A., Nachtergale, L., Roskams, P., De Keersmaecker, L., Mussche, S. & Lust, N. (1998) Soil acidification along an ammonium deposition in a Corsican pine stand in northern Belgium. *Environmental Pollution*, **102S1**, 427-431.



- Devlaeminck, R., Bossuyt, B. & Hermy, M. (2005) Inflow of seeds through the forest edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. *Plant Ecology*, **176**, 1-17
- Didham, R.K. & Lawton, J.H., (1999) Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, **31**, 17-30.
- Diekmann, M. (2003) Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - a review. *Basic Applied Ecology*, **4**, 493-506.
- Dupré, C. & Ehrlén, J. (2002) Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology*, **90**, 796-805
- Dzwonko, Z. (2001) Effect of proximity to ancient deciduous woodland on restoration of the field layer vegetation in a pine plantation. *Ecography*, **24**, 198-204.
- Ehrlén, J. & Eriksson, O. (2000) Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, **81**, 1667-1674
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Pauliflen D. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa, *Scripta geobotanica*, **18**, 1-258.
- Euskirchen, E.S., Chen, J.Q. & Bi, R.C. (2001) Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *Forest Ecology and Management*, **148**, 93-108
- Ewers, R.M. & Didham, R.K. (2006) Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 527 – 536.
- Ewers, R.M., Thorpe, S. & Didham, R.K. (2007) Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology*, **88**, 96-106.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **34**, 487-515.
- Falkengren-Grerup, U., ten Brink, D.J. & Brunet, J. (2006) Land use effects on soil N, P, C and pH persist over 40-80 years of forest growth on agricultural soils. *For. Ecol. Manage.*, **225**, 74-81 DOI 10.1016/j.fore.
- Fletcher, R.J., Ries, L., Battin, J. & Chalfoun, A. (2007) The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 1017-30.
- Flinn, K.M. & Vellend, M. (2005) Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and Environment*, **3**, 243-50.
- Flinn, K.M., Vellend, M. & Marks, P.L. (2005) Environmental causes and consequences of forest clearance and agricultural abandonment in central New York, USA. *Journal of Biogeography*, **32**, 439-452.
- 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**, 822-832.
- Gehlhausen, S.M., Schwartz, M.W. & Augspurger, C.K. (2000) Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, **147**, 21-35.
- Gégout, J.C., Coudun, C., Bailly, G. & Jabiol, B. (2005) EcoPlant: a forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 257-260.
- Gignac, L.D. & Dale, M. (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*, **85**, 273-284.
- Godefroid, S. & Koedam, N. (2003a). How important are large vs. small forest remnants for the conservation of the woodland flora in an urban context? *Global Ecology & Biogeography*, **12**, 287-298

- Godefroid, S. & Koedam, N. (2003b) Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city-forest ecotone. *Landscape and Urban Planning*, **65**, 169-185.
- Gonzalez, M., Ladet, S., Deconchat, M., Cabanettes, A., Alard, D. & Balent, G. (2010) Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants. *Forest Ecology and Management*, **259**, 266-274.
- Graae, B.J., Okland, R., Petersen, P.M., Jensen, K. & Fritzbooger, B. (2004) Influence of historical, geographical and environmental variables on understorey composition and richness in Danish forests. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 465-474
- Grashof-Bokdam, C. (1997) Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 21-28
- Guirado, M., Pino, J. & 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**, 50-62
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J.Q., Brososke, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S. & Esseen, P.A. (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, **19**, 768-82.
- Heegaard, E., Økland, R.H., Bratli, H., Dramstad, W.E., Engan, G., Pedersen, O. & Solstad, H. (2007) Regularity of species richness relationships to patch size and shape. *Ecography*, **30**, 589-597.
- Hennenberg, K.J., Goetze, D., Kouame, L., Orthmann, B. & Porembski, S. (2005) Border and ecotone detection by vegetation composition along forest-savanna transects in Ivory Coast. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 301-310.
- Hermly, M. & Verheyen, K. (2007) Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, **22**, 361-71.
- Hermly, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C. & Lawesson, J.E. (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, **91**, 9-22.
- Hill, J.L. & Curran, P.J., (2005) Fragment shape and tree species composition in tropical forests: a landscape level investigation. *African Journal of Ecology*, **43**, 35-43.
- Honnay, O., Hermly, M. & Coppin, P. (1999a) Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation*, **87**, 73-84.
- Honnay, O., Hermly, M. & Coppin, P. (1999b) Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management*, **115**, 157-170.
- Honnay, O., Verheyen, K. & Hermly, M. (2002) Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management*, **161**, 109-122.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B. & Hermly, M. (2005) Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist*, **166**, 723-736.
- Hylander, K. (2005) Aspect modifies the magnitude of edge effects on bryophyte growth in boreal forests. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 518-525.
- Jacquemyn, H., Butaye, J. & Hermly, M. (2001) Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography*, **28**, 801-812
- Jacquemyn, H., Butaye, J. & Hermly, M. (2003) Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *Ecography*, **26**, 768-776.

- Julve, P. (2009). Baseflor. <http://perso.orange.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- Kerguelen, M. (1999) *Index synonymique de la flore de France*, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Kiviniemi, K. & Eriksson, O. (2002) Size-related deterioration of semi-natural grassland fragments in Sweden. *Diversity and Distributions*, **8**, 21-29.
- Kolb, A. & Diekmann, M. (2004) Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *J. Veg. Sci.*, **15**, 199-208.
- Kolb, A. & Diekmann, M. (2005) Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conserv. Biol.*, **19**, 929-938.
- Kühn, I., Durka, W. & Klotz, S. (2004) BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distribution*, **10**, 363-365.
- Laurance, W.F. (1991) Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation*, **57**, 205-219.
- Laurance, W.F. (2000) Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 134-135
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-De Merona, J.M. & Laurance, S.G. (1998) Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology*, **79**, 2032-2040
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 474-478.
- Lawesson, J.E., de Blust, G., Grashof, C., Firbank, L., Honnay, O., Hermy, M., Hobitz, P. & Jensen, L.M. (1998) Species diversity and area-relationships in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management*, **106**, 235-245.
- Marchand, P. & Houle, G. (2006) Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: what are their determinants? *Forest Ecology and Management*, **223**, 113-124.
- Mather, A.S., Needle, C.L. & Fairbairn, J. (1998). The human drivers of global land cover change: the case of forests. *Hydrol. Process.* **12**, 1983-1994.
- Mather, A.S., Fairbairn, J. & Needle, C.L. (1999). The course and drivers of the forest transition: The case of France. *Journal of Rural Studies*, **15**, 65-90.
- Matlack, G.R. (1993) Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, **66**, 185-194.
- Matlack, G.R. (1994) Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology*, **75**, 1491-502.
- Meffe, G.K. & Carroll, C.R. (1997) *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- McIntyre, S., Lavorel, S. & Tremont, R.M. (1995) Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, **83**, 31-44.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 58-62.
- Palik, B.J. & Murphy, P.G. (1990) Disturbance versus edge effects in sugar-maple/beech forest fragments. *Forest Ecology and Management*, **32**, 187-202.
- Peterken, G.F. & Game, M. (1984) Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, **72**, 155-182.
- Peters, H.A. (2000) *Clidemia hirta* invasion at the Pasoh reserve: an expected plant invasion in an undisturbed tropical forest. *Biotropica*, **33**, 60-68.

- Petit, S., Griffiths, L., Smart, S.S., Smith, G.M., Stuart, R.C. & Wright, S.M. (2004) Effects of area and isolation of woodland patches on herbaceous plant species richness across Great Britain. *Landscape Ecology*, **19**, 463-471
- R Development Core Team. (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rameau, J.C., Mansion, D. & Dumé, G. (1989) *Flore forestière française - Guide écologique illustré, Tome 1: Plaines et collines*. IDF, France.
- Ranney, J.W., Bruner, M.C. & Levenson, J.B. (1981) The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. *Forest island dynamics in man-dominated landscapes* (ed. by R.L. Burgess and D.M. Sharpe), pp. 67-95. Springer-Verlag, New York.
- Raunkiaer, C. (1934) *The life form of plants and statistical plant geography*, Clarendon Press., Oxford.
- Ries, L., Fletcher, R.J.Jr., Battin, J. & Sisk, T.D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **35**, 491-522.
- Ries, L. & Sisk, T.D. (2004) A predictive model of edge effects. *Ecology*, **85**, 2917-2926.
- Schmidt, M., Ewald, J., Fischer, A., von Oheimb, G., Kriebitzsch, W.U., Schmidt, W. & Ellenberg, H. (2003). Liste der in Deutschland typischen Waldgefäßpflanzen, *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft*, **212**, 1-35.
- Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J., Gonzalez, M. & Domínguez, C. (2009) Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and management*, **258**, 600-608.
- Svenning, J.C., Baktoft, K.H. & Balslev, H. (2009). Land-use history affects understorey plant species distributions in a large temperate-forest complex, Denmark. *Plant Ecology*, **201**, 221-34.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371**, 65-66.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L. & Timbal, J. (1992) Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, **55**, 149-167.
- Verheyen, K. & Hermy, M. (2004) Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 125-134.
- Verheyen, K., Bossuyt, B., Hermy, M. & 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**, 1115-1128.
- Verheyen, K., Guntenspergen, G.R., Biesbrouck, B. & Hermy, M. (2003) An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology*, **91**, 731-42.
- Villard, M.A. (1998) On forest-interior species, edge avoidance, area sensitivity, and dogmas in avian conservation. *Auk*, **115**, 801-5.
- Wales, B.A. (1972) Vegetation analysis of north and south edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs*, **42**, 451-471.
- Weathers, K.C., Lovett, G.M. & Likens, G.E. (1995) Cloud deposition to a spruce-forest edge. *Atmospheric Environment*, **29**, 665-672.
- Wulf, M. (2003) Preference of plant species for woodlands with differing habitat continuities. *Flora*, **198**, 444-460.

- Wuyts, K., De Schrijver, A., Staelens J., Gielis, L., Vandenbruwane, J. & Verheyen, K. (2008) Comparison of forest edge effects on throughfall deposition in different forest types. *Environmental Pollution*, **156**, 854-861.
- Wuyts, K., De Schrijver, A., Vermeiren, F. & Verheyen, K. (2009) Gradual forest edges can mitigate edge effects on throughfall deposition if their size and shape are well considered. *Forest Ecology and Management*, **257**, 679-687.
- Yamaura, Y., Kawahara, T., Iida, S. & Ozaki, K. (2008) Relative importance of the area and shape of patches to the diversity of multiple taxa. *Conservation Biology*, **22**, 1513-1522
- Zacharias, D. & Brandes, D. (1990) Species-area relationships and frequency - Floristical analysis of 44 isolated woods in northwestern Germany. *Vegetatio*, **88**, 21-29.
- Zmihorski, M., Chylarecki, P., Rejt, L. & 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**, 393-400.

## **BIOSKETCHES**

**Vincent Pellissier** completed his doctoral thesis on urban plant ecology at the University of Rennes in 2006. He is now a postdoctoral fellow at the Forest Research Unit, Cemagref of Nogent-sur-Vernisson. Areas of research interest include landscape forest ecology and ecology of urban and human-modified areas.

**Author contributions:** VP, LB and JLD conceived the ideas, analysed the data and led the writing; TN and CC computed the spatial data.

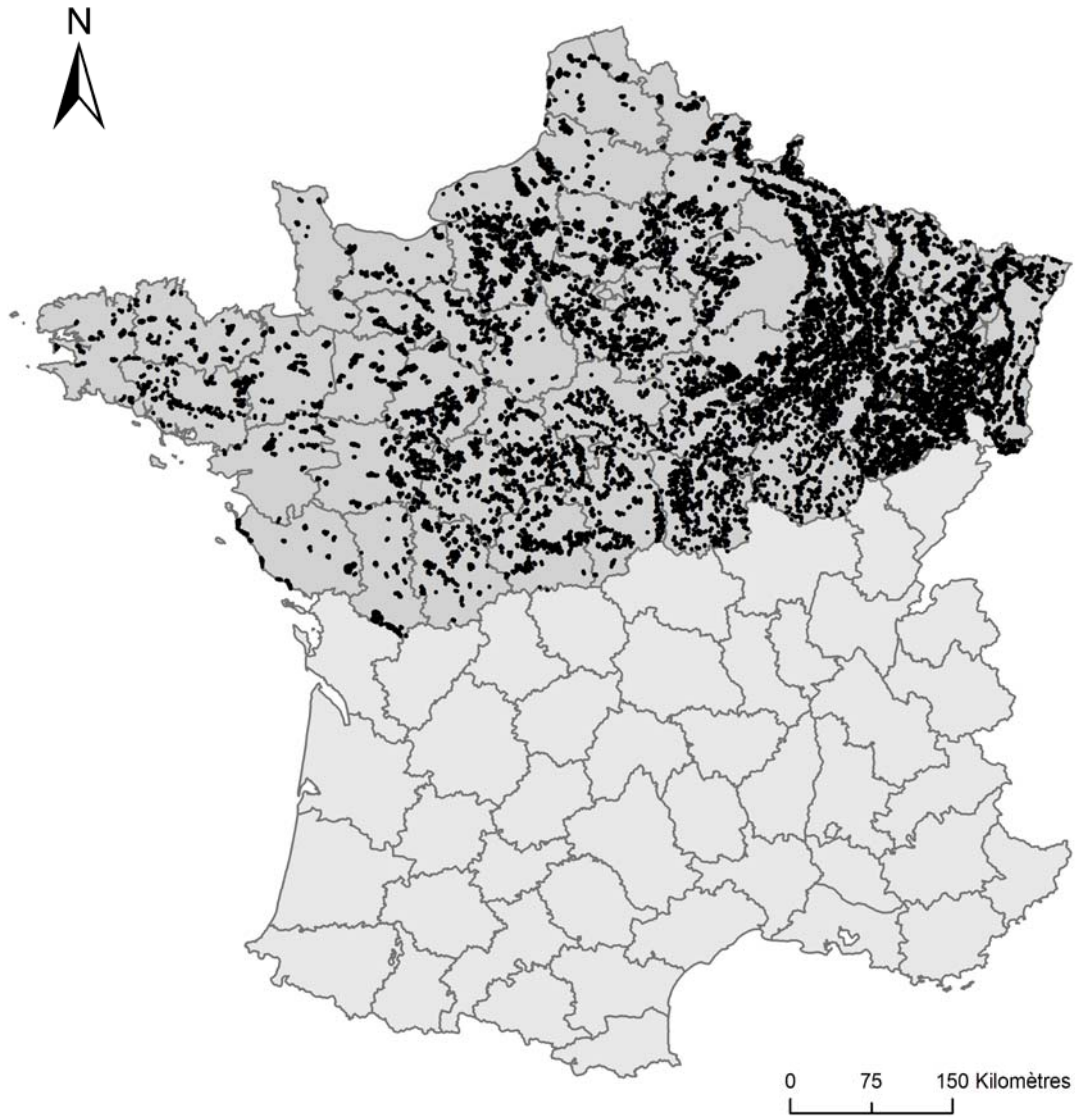


Figure 1.

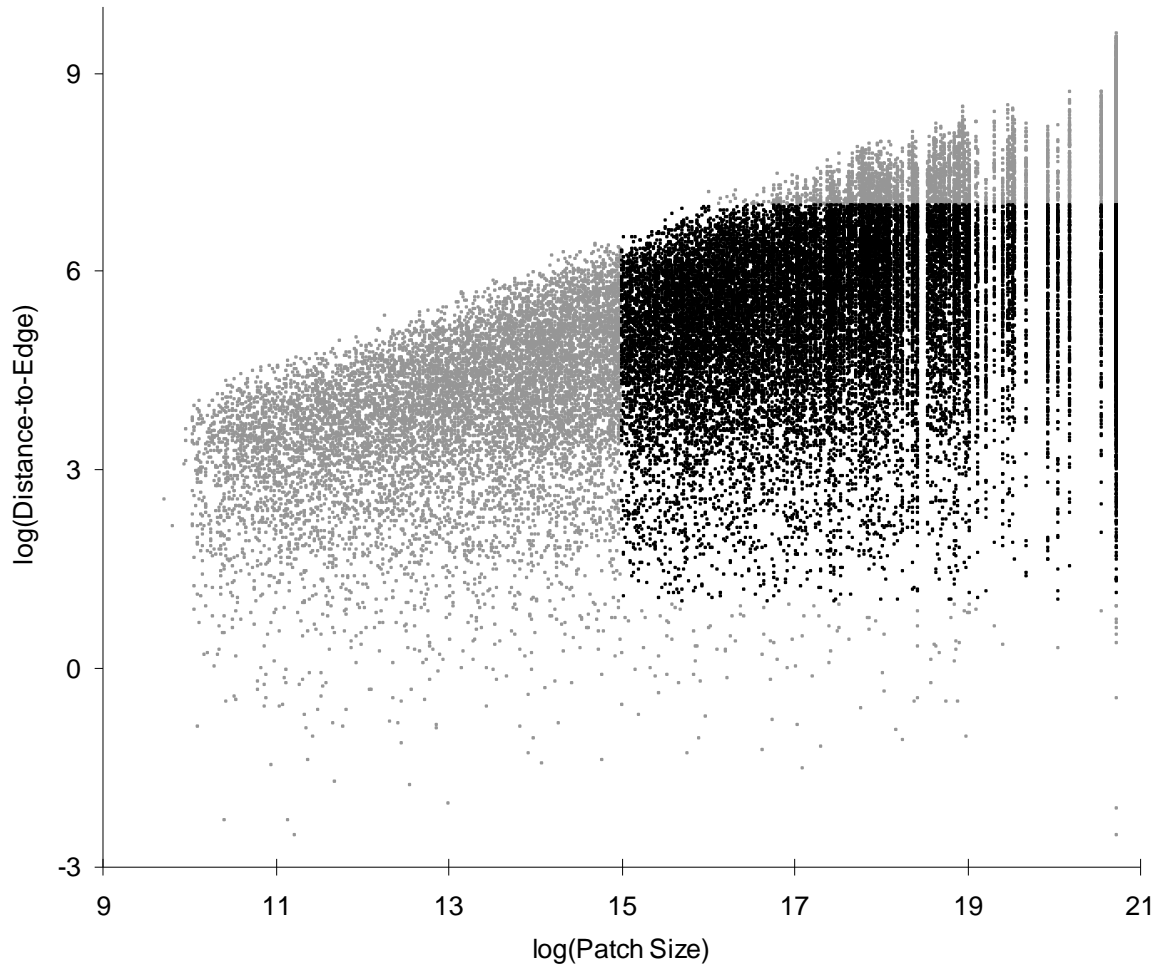


Figure 2.

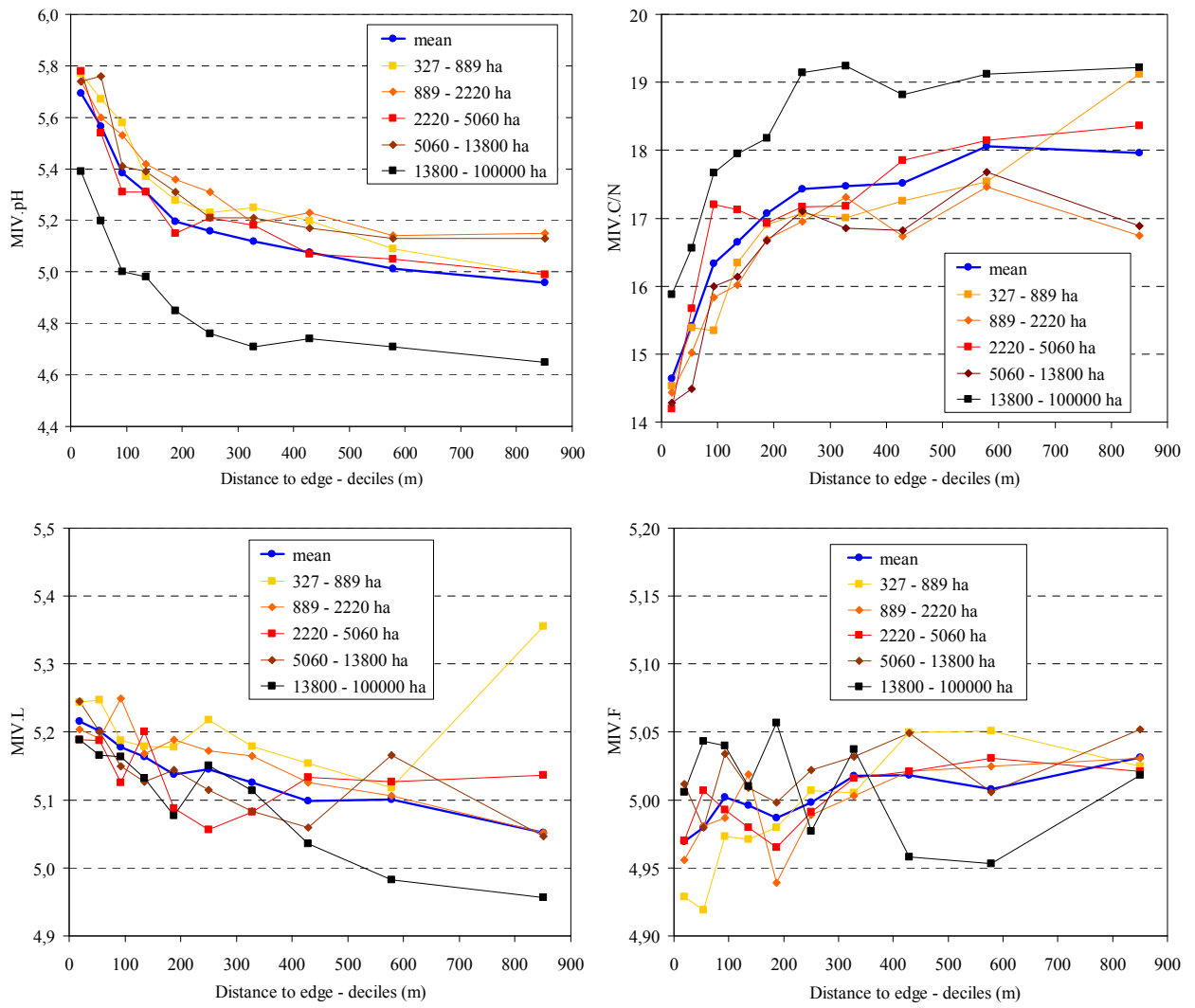


Figure 3.



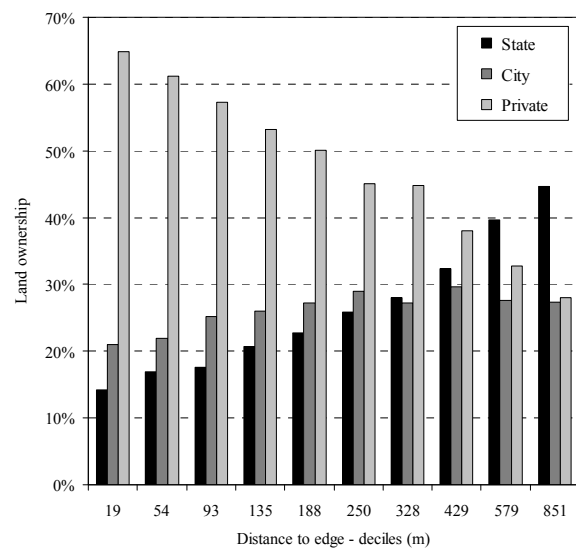
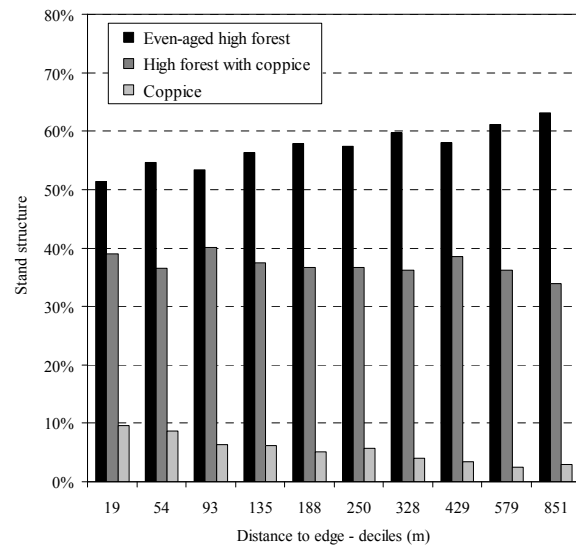
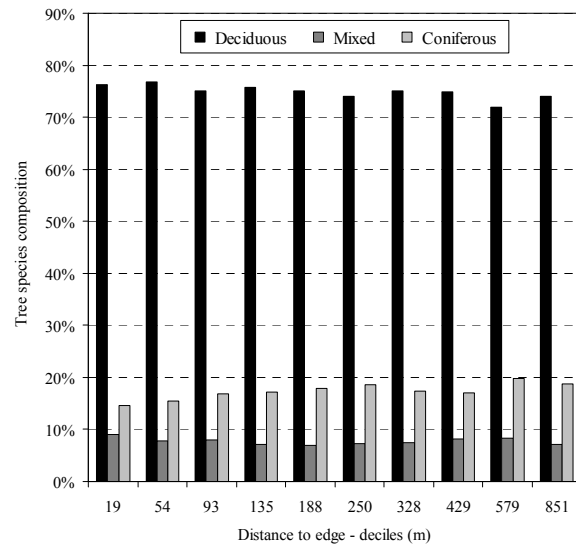


Figure 4.

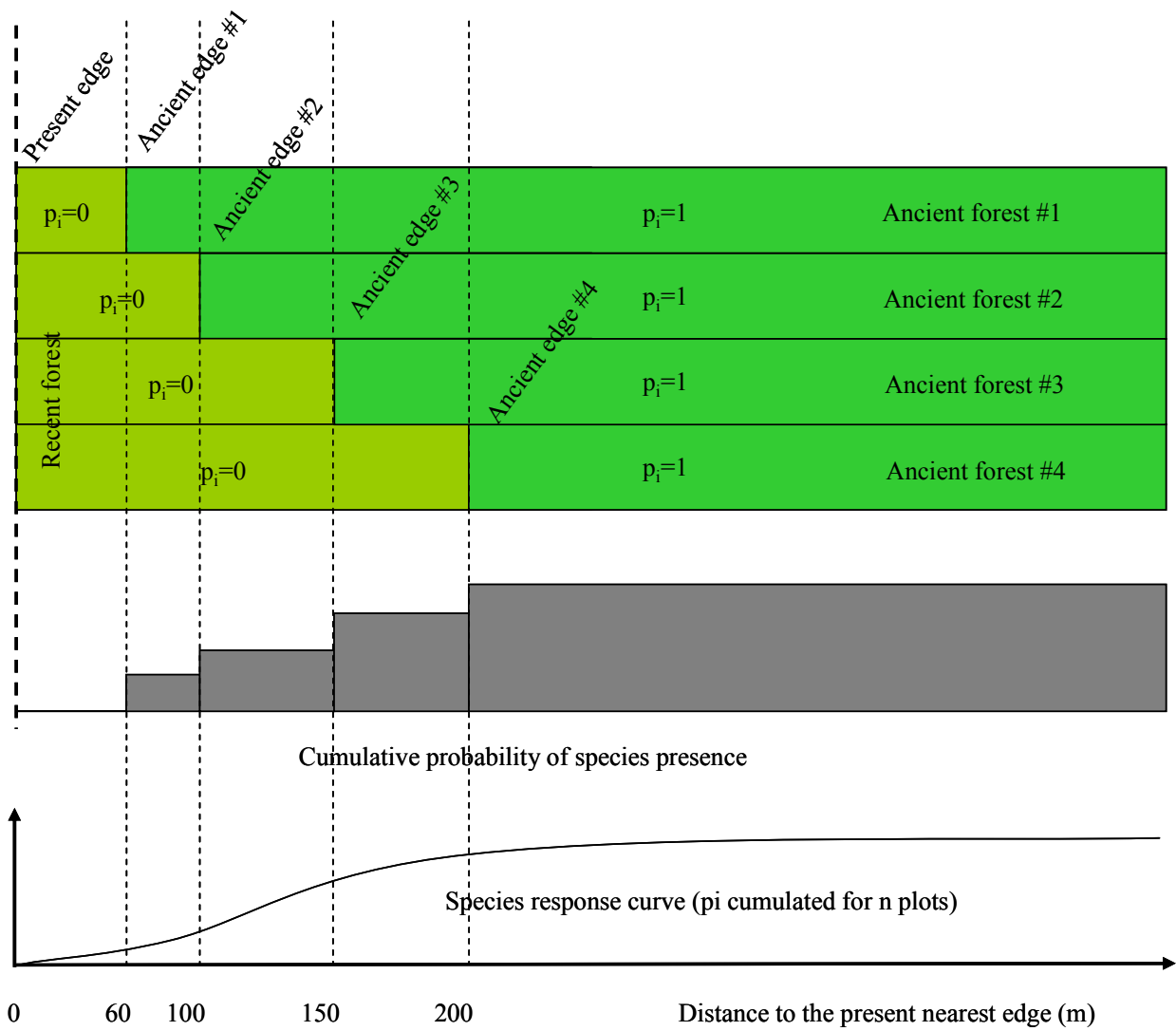


Figure 5.

Table 1. Basic statistics for landscape, climate, soil and forest type variables. Climatic data are means over the 1961-1990 period. Summary statistics are whether mean  $\pm$  SD [min-max] for continuous variable and occurrence in each class for factors.

Variable name	Code	Type of variable	Summary statistics
Distance-to-edge (m)	DIST	Continuous	292 $\pm$ 254 [3-1096]
Forest patch-size (ha)	FPS	Continuous	* 13.8 $\cdot$ 10 <sup>4</sup> $\pm$ 26.8 $\cdot$ 10 <sup>4</sup> [325-1.10 <sup>5</sup> ] ** 1970 $\pm$ 4789
Topography	TOPO	Continuous	0 -9
Depth of temporary waterlogging (dm)	DTW	Continuous	0-10
Depth of CaCO <sub>3</sub> (dm)	DHCl	Continuous	0-10
Tree species composition	COMP	Factor	1: deciduous forest (n=14969) 3: mixed stands (n=1550) 2: coniferous forest (n=3470)
Canopy cover (%)	CCOV	Continuous	0- 100
Forest structure	STRUC	Factor	1: even-aged high forest (n=11453) 2: high forest and coppice (n=7422) 3: coppice (n=1085)
Landowner type	PROP	Factor	1: state forest (n=5251) 2: city forest (n=5239) 3: private forest (n=9499)
Mean indicator value for pH (Ecoplant)	MIV.pH	Continuous	5.2 $\pm$ 1.1 [3.0-8.5]
Mean indicator value for C/N (Ecoplant)	MIV.C/N	Continuous	16.8 $\pm$ 6.9 [7-50]
Mean indicator value for L (Ellenberg)	MIV.L	Continuous	5.1 $\pm$ 0.7 [1-8]
Mean indicator value for F (Ellenberg)	MIV.F	Continuous	5.0 $\pm$ 0.6 [1-9]
Date of survey (month number)	DATE	Continuous	1-12
Altitude (m)	ALTI	Continuous	229 $\pm$ 137 [0-1205]
Mean annual maximal temperature (°C)	TMAX	Continuous	14.5 $\pm$ 1.0 [9.3-17.2]
Mean annual minimal temperature (°C)	TMIN	Continuous	5.3 $\pm$ 0.9 [2.6-8.8]
Mean annual precipitation (°C)	RAIN	Continuous	861 $\pm$ 200 [380-2356]
Mean annual number of frosty days	FREEZE	Continuous	70.0 $\pm$ 18.9 [7.8-121.5]

\*: mean patch size calculated at plot scale (19989 plots).

\*\* : mean patch size calculated at patch scale (1801 patches).

Table 2. Depth of edge influence (or range of DEI) for each listed species, based on the derivative equation resolution. For species with variable FPS, a range of DEI is indicated, with at left, the figures for small patches.

Species	Response to distance-to-edge	Core	Edge	Optimum	Model	Plots	Occ.
<i>Abies alba</i>	Edge to Core	16 to 524	>1000 to 57		eq. 8	17418	1734
<i>Abies grandis</i>	Core	>1000			eq. 4	14381	188
<i>Acer campestre</i>	Core	920 to 647			eq. 6	18806	4577
<i>Acer monspessulanum</i>	NS				eq. 2	578	123
<i>Acer platanoides</i>	NS				eq. 3	13906	378
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Core	712 to 922			eq. 6	18662	3301
<i>Agrostis canina</i>	NS				eq. 2	9125	130
<i>Agrostis capillaris</i>	NS				eq. 2	16114	625
<i>Agrostis gigantea</i>	NS				eq. 2	12846	224
<i>Ajuga reptans</i>	Core	566			eq. 4	15514	319
<i>Alnus glutinosa</i>	Edge		70		eq. 5	17111	1251
<i>Anemone nemorosa</i>	Core to Edge	>1000 to 14	102 to 780		eq. 8	17541	2336
<i>Angelica sylvestris</i>	NS				eq. 2	12209	176
<i>Arum maculatum</i>	Edge		475 to 265		eq. 6	16897	1669
<i>Asarum europaeum</i>	NS				eq. 3	7011	310
<i>Asphodelus albus</i>	Edge		80		eq. 5	2045	226
<i>Athyrium filix-femina</i>	Core	>1000			eq. 4	17811	1689
<i>Atrichum undulatum</i>	Core	>1000			eq. 4	17792	2544
<i>Betula alba</i>	NS				eq. 3	13021	293
<i>Betula pendula</i>	NS				eq. 2	19802	7719
<i>Blechnum spicant</i>	NS				eq. 2	7453	344
<i>Brachypodium pinnatum</i>	NS				eq. 2	14336	679
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	Core	>1000			eq. 6	19117	3867
<i>Calamagrostis epigejos</i>	Core	447			eq. 4	9163	252
<i>Calluna vulgaris</i>	Core	438			eq. 4	16052	1887
<i>Cardamine pratensis</i>	NS				eq. 3	11127	316
<i>Carex alba</i>	NS				eq. 2	3452	117
<i>Carex brizoides</i>	NS				eq. 2	8772	213
<i>Carex digitata</i>	Core	382 to >1000			eq. 6	10651	627
<i>Carex flacca</i>	Core	>1000			eq. 4	16675	2692
<i>Carex montana</i>	Core	292 to >1000			eq. 6	6742	392
<i>Carex pallescens</i>	NS				eq. 2	10546	136
<i>Carex pendula</i>	Core	497 to 912			eq. 6	11981	672
<i>Carex pilulifera</i>	Core	>1000			eq. 4	17320	2065
<i>Carex remota</i>	NS				eq. 3	13243	598
<i>Carex sylvatica</i>	Core	>1000			eq. 6	19795	5423
<i>Carex umbrosa</i>	Core	>1000 to 487			eq. 6	11830	317
<i>Carpinus betulus</i>	Core	>1000			eq. 4	19698	10955
<i>Castanea sativa</i>	Edge		>1000		eq. 7	16130	3366
<i>Circaea lutetiana</i>	NS				eq. 2	12630	498
<i>Cirsium oleraceum</i>	NS				eq. 2	10173	115
<i>Cirsium palustre</i>	NS				eq. 2	10133	169
<i>Clematis vitalba</i>	NS				eq. 3	17105	1659
<i>Convallaria majalis</i>	Core	>1000			eq. 4	15093	1169
<i>Cornus mas</i>	NS				eq. 2	11373	1409
<i>Cornus sanguinea</i>	NS				eq. 3	18421	2376
<i>Corylus avellana</i>	Core	959			eq. 4	19729	8395
<i>Crataegus monogyna</i>	NS				eq. 2	19929	5299
<i>Crataegus oxyacantha</i>	Core	>1000			eq. 7	18076	2927
<i>Cytisus scoparius</i>	NS				eq. 3	17416	2076
<i>Dactylis glomerata</i>	Edge		205		eq. 4	18337	569
<i>Daphne laureola</i>	NS				eq. 3	10582	892
<i>Daphne mezereum</i>	NS				eq. 3	9326	448
<i>Deschampsia cespitosa</i>	Core	>1000			eq. 5	18621	3500
<i>Deschampsia flexuosa</i>	NS				eq. 3	16301	3400
<i>Dicranella heteromalla</i>	NS				eq. 2	10163	263
<i>Dicranum scoparium</i>	NS				eq. 3	17895	1308
<i>Digitalis purpurea</i>	NS				eq. 3	12911	694
<i>Dryopteris carthusiana</i>	Core	506 to 816			eq. 6	17675	1817
<i>Dryopteris dilatata</i>	NS				eq. 2	15748	1362
<i>Dryopteris filix-mas</i>	NS				eq. 3	19128	2613
<i>Epilobium angustifolium</i>	NS				eq. 2	14544	284
<i>Epilobium montanum</i>	NS				eq. 2	13078	220
<i>Erica cinerea</i>	NS				eq. 3	7103	381
<i>Erica scoparia</i>	NS				eq. 2	2883	355
<i>Eupatorium cannabinum</i>	Core	>1000			eq. 4	17976	527
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	Core	>1000			eq. 4	18789	1868
<i>Euphorbia cyparissias</i>	Core	130			eq. 4	8588	191
<i>Eurhynchium striatum</i>	NS				eq. 2	6380	345
	Response to distance-to-edge						
Species		Core	Edge	Optimum	Model	Plots	Occ.
<i>Evonymus europaeus</i>	Edge		152		eq. 4	18710	1247
<i>Fagus sylvatica</i>	Core	>1000			eq. 7	19597	10371

<i>Festuca altissima</i>	NS				eq. 3	4546	395
<i>Festuca gigantea</i>	NS				eq. 2	10988	166
<i>Festuca heterophylla</i>	Core	>1000			eq. 6	15597	735
<i>Filipendula ulmaria</i>	NS				eq. 2	10636	166
<i>Fragaria vesca</i>	Core	>1000			eq. 6	17667	1544
<i>Frangula alnus</i>	NS				eq. 2	18218	1859
<i>Fraxinus excelsior</i>	Edge		>1000		eq. 5	19763	4589
<i>Galeopsis tetrahit</i>	Edge		311 to 695		eq. 6	14872	535
<i>Galium aparine</i>	Edge		714 to >1000		eq. 6	16260	495
<i>Galium odoratum</i>	NS				eq. 3	15106	1885
<i>Galium sylvaticum</i>	NS				eq. 2	9465	137
<i>Geranium robertianum</i>	Edge		684 to 383		eq. 8	18662	857
<i>Geum urbanum</i>	Edge		122 to 229		eq. 6	16268	813
<i>Glechoma hederacea</i>	NS				eq. 2	18332	922
<i>Hedera helix</i>	Edge		>1000		eq. 4	19985	11184
<i>Helleborus foetidus</i>	NS				eq. 2	9027	344
<i>Hepatica nobilis</i>	NS				eq. 2	4543	115
<i>Heracleum sphondylium</i>	NS				eq. 2	11937	162
<i>Holcus lanatus</i>	Edge		313		eq. 4	17148	431
<i>Holcus mollis</i>	Edge		432 to >1000		eq. 6	17125	1415
<i>Hordelymus europaeus</i>	Core to Edge	>1000 to 138	21 to 465		eq. 8	8726	224
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	Core to Edge	35 to 3	3 to 168		eq. 8	8803	598
<i>Hypericum hirsutum</i>	Core	679			eq. 4	14414	381
<i>Hypericum perforatum</i>	Core	>1000			eq. 4	15582	451
<i>Hypericum pulchrum</i>	Core	>1000			eq. 4	15782	625
<i>Hypnum ericetorum</i>	NS				eq. 2	5990	232
<i>Ilex aquifolium</i>	Edge		>1000		eq. 6	19338	4286
<i>Juglans regia</i>	Edge		682		eq. 4	10940	125
<i>Juncus conglomeratus</i>	NS				eq. 3	5795	430
<i>Juniperus communis</i>	NS				eq. 2	12583	340
<i>Laburnum anagyroides</i>	Maximum			26 to 18	eq. 7	7759	110
<i>Lamium galeobdolon</i>	Core to Edge	>1000 to 124	35 to 469		eq. 8	17098	2353
<i>Larix decidua</i>	NS				eq. 2	13437	254
<i>Lathyrus linifolius subsp. montanus</i>	NS				eq. 3	8300	132
<i>Leucobryum glaucum</i>	Core	150			eq. 4	14219	686
<i>Ligustrum vulgare</i>	Edge		583		eq. 4	18400	3756
<i>Lonicera periclymenum</i>	Edge		996		eq. 4	19929	6809
<i>Lonicera xylosteum</i>	Minimum			34	eq. 5	14014	1987
<i>Luzula campestris</i>	NS				eq. 3	8243	109
<i>Luzula forsteri</i>	NS				eq. 2	8383	107
<i>Luzula luzuloides</i>	NS				eq. 3	9939	991
<i>Luzula pilosa</i>	Core	>1000			eq. 6	17813	1606
<i>Luzula sylvatica</i>	Core	>1000			eq. 4	13945	734
<i>Malus sylvestris</i>	NS				eq. 2	18088	766
<i>Melampyrum pratense</i>	NS				eq. 3	14084	273
<i>Melica uniflora</i>	Edge		76 to 79		eq. 7	17141	1366
<i>Mercurialis perennis</i>	NS				eq. 2	15092	1027
<i>Mespilus germanica</i>	NS				eq. 2	10246	313
<i>Milium effusum</i>	NS				eq. 2	17045	2485
<i>Moehringia trinervia</i>	NS				eq. 2	8853	151
<i>Molinia caerulea</i>	Core	>1000 to 753			eq. 6	18695	2680
<i>Neottia nidus-avis</i>	NS				eq. 3	10362	383
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	Core	126 to 34			eq. 6	9669	521
<i>Oxalis acetosella</i>	Core	783			eq. 4	15112	1149
<i>Paris quadrifolia</i>	NS				eq. 2	11548	389
<i>Phyteuma spicatum</i>	NS				eq. 2	8263	179
<i>Picea abies</i>	Edge		>1000		eq. 4	18214	2643
<i>Picea sitchensis</i>	Edge		93 to 82		eq. 7	9666	247
<i>Pinus nigra subsp. laricio</i>	Core	115			eq. 5	13934	554
<i>Pinus nigra subsp. nigra</i>	Edge		250		eq. 4	12960	490
<i>Pinus pinaster</i>	Edge		>1000		eq. 4	7458	1146
<i>Pinus strobus</i>	NS				eq. 3	11032	110
<i>Pinus sylvestris</i>	Edge		>1000		eq. 6	19267	3349
<i>Plagiomnium undulatum</i>	NS				eq. 2	12347	233
<i>Poa chaixii</i>	Min to Max			64 to 33	eq. 9	10983	377
<i>Poa nemoralis</i>	Edge		166		eq. 5	16795	757
<i>Poa trivialis</i>	NS				eq. 2	8794	116
<i>Polygonatum multiflorum</i>	Edge		>1000		eq. 4	19294	1314
<i>Polypodium vulgare</i>	NS				eq. 3	6757	107
<i>Polytrichum commune</i>	NS				eq. 2	9483	154
<i>Polytrichum formosum</i>	Core	>1000			eq. 6	19699	6500
<i>Populus tremula</i>	Core	>1000			eq. 4	19681	3896
<i>Potentilla erecta</i>	NS				eq. 2	5857	111
<i>Potentilla sterilis</i>	Core	275			eq. 4	17242	992
<i>Prenanthes purpurea</i>	NS				eq. 2	1798	160
<i>Primula elatior</i>	NS				eq. 3	14599	719
<i>Primula veris</i>	NS				eq. 2	7464	131
	Response to distance-to-edge	Core	Edge	Optimum	Model	Plots	Occ.
<i>Prunus avium</i>	Edge		>1000		eq. 6	19942	4154
<i>Prunus mahaleb</i>	NS				eq. 2	6327	170

<i>Prunus padus</i>	NS			eq. 2	7649	144
<i>Prunus spinosa</i>	Edge		>1000	eq. 6	19316	1921
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	NS			eq. 3	18934	1154
<i>Pteridium aquilinum</i>	Core	>1000		eq. 7	19050	5840
<i>Pulmonaria angustifolia</i>	NS			eq. 2	3286	141
<i>Pulmonaria officinalis</i>	NS			eq. 2	8317	127
<i>Pyrus communis</i>	Core to Edge	300 to >1000	>1000 to 95	eq. 8	17221	751
<i>Quercus humilis</i>	NS			eq. 2	10603	435
<i>Quercus ilex</i>	NS			eq. 2	1154	120
<i>Quercus petraea</i>	Core to Edge	>1000 to 137	113 to >1000	eq. 8	19772	10207
<i>Quercus pyrenaica</i>	NS			eq. 2	2013	121
<i>Quercus robur</i>	Edge		>1000	eq. 4	19988	9444
<i>Quercus rubra</i>	NS			eq. 2	15126	295
<i>Ranunculus auricomus</i>	NS			eq. 2	10609	220
<i>Ranunculus ficaria</i>	Edge		6 to 67	eq. 8	15983	667
<i>Rhodiadelphus triquetrus</i>	Core	310		eq. 5	7580	395
<i>Ribes alpinum</i>	Edge		72	eq. 4	10362	520
<i>Ribes rubrum</i>	NS			eq. 2	13077	263
<i>Ribes uva crispa</i>	Edge		182	eq. 4	10945	197
<i>Robinia pseudoacacia</i>	Edge		>1000	eq. 7	17143	969
<i>Rosa arvensis</i>	Core	898		eq. 4	18475	3653
<i>Rosa canina</i>	Edge		551	eq. 4	17347	1016
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	NS			eq. 2	6399	175
<i>Rubia peregrina</i>	NS			eq. 2	5751	564
<i>Rubus caesius</i>	NS			eq. 2	11525	152
<i>Rubus fruticosus</i>	Edge		>1000 to 63	eq. 9	10359	4035
<i>Rubus idaeus</i>	NS			eq. 2	14438	1091
<i>Rumex sanguineus</i>	NS			eq. 2	11515	255
<i>Ruscus aculeatus</i>	Edge		309	eq. 4	12438	910
<i>Salix caprea</i>	NS			eq. 2	19729	3028
<i>Sambucus nigra</i>	Edge		577 to 508	eq. 8	18851	773
<i>Sambucus racemosa</i>	Edge		569	eq. 4	12416	429
<i>Scilla bifolia</i>	NS			eq. 2	6481	106
<i>Scleropodium purum</i>	Core	146 to 154		eq. 7	8950	775
<i>Scrophularia nodosa</i>	NS			eq. 2	13975	325
<i>Senecio hercynicus</i>	NS			eq. 3	6686	255
<i>Silene dioica</i>	NS			eq. 2	7611	174
<i>Solidago virgaurea</i>	NS			eq. 2	12807	254
<i>Sorbus aria</i>	Core	>1000		eq. 4	12055	1723
<i>Sorbus aucuparia</i>	NS			eq. 2	16585	1120
<i>Sorbus domestica</i>	NS			eq. 3	9592	209
<i>Sorbus torminalis</i>	Core	>1000		eq. 6	18836	3847
<i>Stachys officinalis</i>	NS			eq. 2	11468	191
<i>Stachys sylvatica</i>	NS			eq. 3	14907	659
<i>Stellaria holostea</i>	Edge		131	eq. 5	17829	1055
<i>Tamus communis</i>	Edge		462	eq. 4	10743	192
<i>Taxus baccata</i>	Edge		287	eq. 4	8919	161
<i>Teucrium scorodonia</i>	Minimum			eq. 7	19442	2617
<i>Thuidium tamariscinum</i>	Core	630		eq. 5	13031	1575
<i>Tilia cordata</i>	Core	>1000 to 621		eq. 6	16545	1209
<i>Tilia platyphyllos</i>	NS			eq. 2	15395	571
<i>Ulex europaeus</i>	Edge		734	eq. 4	6488	685
<i>Ulex minor</i>	NS			eq. 2	4594	123
<i>Ulmus minor</i>	NS			eq. 3	17579	968
<i>Urtica dioica</i>	Edge		379 to 153	eq. 8	19280	981
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Core	>1000		eq. 6	9671	1472
<i>Veronica chamaedrys</i>	NS			eq. 2	12021	145
<i>Veronica officinalis</i>	Minimum			eq. 7	12832	198
<i>Viburnum lantana</i>	Edge		188	eq. 4	15052	1624
<i>Viburnum opulus</i>	NS			eq. 2	17436	646
<i>Vicia sepium</i>	NS			eq. 2	14363	873
<i>Vinca minor</i>	Min to Max			eq. 9	16725	437
<i>Viola reichenbachiana</i>	Core	799		eq. 4	17953	1640
<i>Viola riviniana</i>	NS			eq. 2	9242	101

Table 3. Behaviour of DEI with increasing forest patch size: “stable” means that the DEI does not depend on forest patch size; “over 1000 m” means that the DEI was over 1000 m; “increases” means that the DEI increases with increasing patch size; “decreases” means the reverse trend. Five other species responses were listed: “core-to-edge” and “edge-to-core” mean that the species preference shift from core to edge (or edge to core) with increasing patch size; “minimum” and “maximum” correspond to species showing an optimal distance-to-edge (and thus not classifiable as either core or edge species) and “minimum-to-maximum” indicate species for which the optimal distance shifted when patch size increased.

	Core species	Edge species
Stable (under 1000 m)	14	20
Over 1000 m	26	12
Increases	6	6
Decreases	5	6
Sub-total	51	44
Core to Edge		6
Edge to Core		1
Minimum		3
Maximum		1
Minimum to Maximum		2

Table 4. Number of species for each life-history traits category (habitat preference according to Julve (2009), ancient forest species, reproduction mode, dispersal mode, life forms and abiotic ecological preferences) in core and edge groups. Percentages show the proportion of species presenting a given life-history trait among the total number of core or edge species. The Fisher's exact test of the odds ratio indicates whether there is a significant difference of ratio between the core and edge species pool on the species trait concerned. Significant tests are in bold.

	Core (n=51)	Edge (n=44)	Odds ratio	p-values
Forest species (Julve 2009)	22 (43%)	20 (45%)	0.91	p=0.84
Edge species (Julve, 2009)	14 (27%)	20 (45%)	0.46	p=0.087
Non forest species (Julve, 2009)	4 (8%)	3 (7%)	1.16	p=1.00
Ancient forest species	<b>24 (51%)</b>	10 (20%)	<b>3.49</b>	<b>p=0.0059</b>
Reproduction by seed only	9 (18%)	<b>24 (54%)</b>	<b>0.20</b>	<b>p=0.0008</b>
Anemochorous	16 (31%)	6 (14%)	2.39	p=0.096
Autochorous	1 (2%)	0 (0%)	$\infty$	p=1.00
Barochorous	6 (12%)	5 (11%)	1.04	p=1.00
Hydrochorous	1 (2%)	0 (0%)	$\infty$	p=1.00
Myrmecochorous	7 (14%)	4 (9%)	1.58	p=0.54
Zoochorous	14 (27%)	<b>28 (64%)</b>	<b>0.22</b>	<b>p=0.0005</b>
Bryophytes	<b>6 (12%)</b>	0 (0%)	$\infty$	<b>p=0.029</b>
Therophytes	0 (0%)	3 (7%)	0	p=0.1
Geophytes	5 (10%)	6 (14%)	0.69	p=0.75
Hemicryptophytes	<b>25 (49%)</b>	8 (18%)	<b>4.26</b>	<b>p=0.0023</b>
Chamaephytes	2 (4%)	3 (7%)	0.56	p=0.66
Phanerophytes	13 (25%)	<b>24 (55%)</b>	<b>0.29</b>	<b>p=0.0058</b>
Indicator value for pH <6 <sup>1</sup>	21 (43%)	15 (36%)	0.74	p=0.52
Indicator value for C/N >15 <sup>1</sup>	17 (35%)	11 (27%)	0.72	p=0.50
Indicator value for N >6 <sup>1</sup>	3 (7%)	12 (39%)	<b>7.55</b>	<b>p=0.0025</b>
Indicator value for L ≤5 <sup>1</sup>	30 (60%)	20 (51%)	0.70	p=0.52
Indicator value for F ≤5 <sup>1</sup>	32 (72%)	24 (80%)	1.49	p=0.58

<sup>1</sup> number of missing values: pH: 4; C/N: 6; N: 24; L: 6; F: 21.



## FIGURE CAPTIONS

Figure 1. Location of the 19989 plots investigated in the northern half of France.

Figure 2. Elaboration of a quasi-complete two-way factorial design crossing distance-to-edge and forest patch size. The plots kept in the analyses are displayed in black whereas grey plots are removed.

Figure 3. Mean plant indicator values for soil pH, C/N, L (light) and F (soil moisture) according to distance-to-edge (deciles): mean variation and variation split into five classes of forest patch sizes (quintiles).

Figure 4. Proportions of tree species composition (deciduous, mixed, coniferous), forest structure (even-aged high forest, high forest with coppice, coppice) and land ownership (state, city, private) according to distance-to-edge (deciles).

Figure 5. Possible interpretation of the very long depth-of-edge influence for core forest species. Four values of edge displacement between 1830 and present were represented: 60, 100, 150 and 200 m. To simplify, we assumed that the species was always present in the ancient part of the forest patch ( $\pi_i=1$ ) and absent in its recent part ( $\pi_i=0$ ). The presence probability cumulated over the four situations results in an increasing stair-step curve along the distance to edge gradient ( $\pi_i$  varies from 0.25 to 1). Under the hypothesis of a large variability of edge movement in the 18,989 situations sampled across Northern France, the average cumulative probability for the species may form a quite regular increasing response curve.