

## Lisières, connectivité, colonisation : La biodiversité dans l'espace et le temps forestiers

Comment la faune et la flore répondent-elles aux modifications de la trame forestière ? Quelle est l'influence des lisières, de la mosaïque paysagère, de l'ancienneté ou du degré de fragmentation des massifs sur la biodiversité ?

Le programme Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques (BGF) a livré un ensemble de résultats qui précisent les liens complexes entre distribution de la biodiversité et choix d'aménagement.

**E**n France, depuis la fin du 19<sup>e</sup> siècle, la surface forestière a augmenté de près de deux tiers pour atteindre actuellement environ 30% de la surface métropolitaine. Mais cette extension globale recouvre des évolutions très hétérogènes, dans le temps comme dans l'espace. Sous l'effet de l'aménagement du territoire, des changements d'usage des sols et des stratégies de gestion, le paysage forestier se recompose sans cesse : déplacement des lisières forestières, fragmentation ou agrégation des massifs, mise en réserve de certaines zones, *etc.* Dans quelle mesure les différentes espèces de la flore et de la faune forestière parviennent-elles à coloniser de nouveaux espaces ? Quelles configurations paysagères favoriseraient ou limiteraient leur dispersion ? À l'heure de la mise en œuvre au niveau national de la Trame verte et bleue (**voir l'encadré en page 2**), pensée pour restaurer la connectivité entre les écosystèmes, le programme BGF apporte de nouvelles connaissances sur ces questions cruciales pour la préservation de la biodiversité.



### LE PROGRAMME BIODIVERSITÉ, GESTION FORESTIÈRE ET POLITIQUES PUBLIQUES (BGF) EN QUELQUES MOTS

Animé par le Groupement d'intérêt public Ecofor et soutenu par le ministère de l'Agriculture, le programme incitatif de recherche « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques » (BGF) du ministère de l'Écologie a pour objectif de développer les connaissances nécessaires à une prise en compte effective de la biodiversité dans la gestion forestière au sens large, c'est-à-dire de l'exploitation forestière

à la gestion d'espaces boisés protégés. Depuis sa création en 1996, le programme a soutenu 39 projets et généré de nombreuses publications, recueils et synthèses qui contribuent à éclairer les politiques publiques. En 2014, cinq nouveaux projets étudiant diverses facettes des interactions entre adaptation des forêts au changement climatique et préservation de la biodiversité ont été lancés.



## TRAME VERTE ET BLEUE ET FORÊT

Engagement fort du Grenelle de l'environnement, la Trame verte et bleue (TVB) a pour ambition de permettre un aménagement durable de notre territoire, conciliant préservation de la nature et développement des activités humaines. Elle repose sur l'identification d'un réseau de continuités écologiques à préserver ou à restaurer dans les milieux terrestres, aquatiques et humides. Elle est mise en œuvre sur la base d'un partenariat État - Région au travers de Schémas régionaux de cohérence écologique (SRCE), élaborés en étroite concertation avec les acteurs locaux. Le premier SRCE a été adopté en Île-de-France en octobre 2013.

Des liens ont été instaurés par le législateur entre TVB et forêt dans les documents de planification et de gestion. En particulier, le code forestier prévoit que le plan pluriannuel régional de développement forestier (PPRDF) prenne en compte le SRCE. Des évolutions seront apportées par la loi d'avenir pour l'agriculture, l'alimentation et la forêt dont le projet de loi, examiné par le parlement en 2014, prévoit la disparition des PPRDF au profit de programmes régionaux déclinant un programme national de la forêt et du bois.

Pour en savoir plus :

<http://www.trameverteetbleue.fr/>



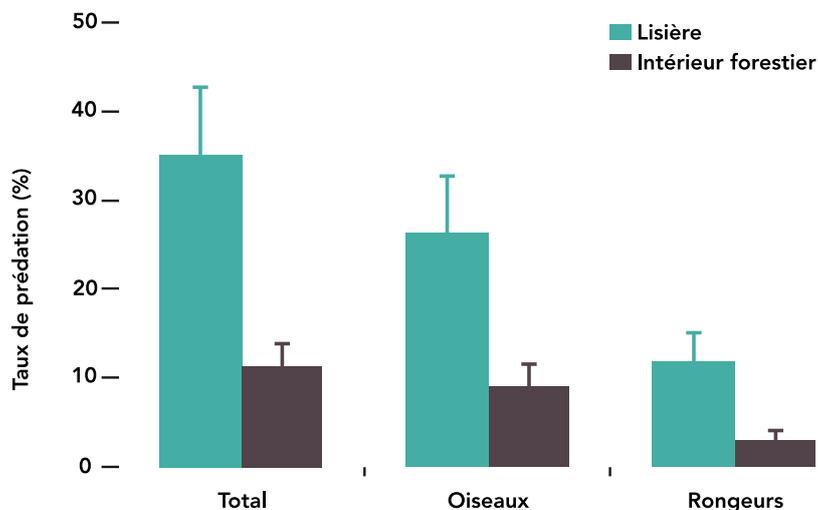
## LES LISIÈRES SONT DES INTERFACES PARTICULIÈREMENT RICHES EN BIODIVERSITÉ

Zones de transition entre milieux ouverts et forêt, les lisières constituent des espaces clés pour la biodiversité. Une *méta-analyse*\*, menée sur plus de 250 études dans le cadre du projet BILISSE (2010-2014), a établi qu'elles sont généralement plus riches en diversité végétale et animale que l'intérieur forestier. Coordonné par Marc Deconchat (INRA), ce projet a par ailleurs précisé l'influence de ces interfaces sur la biodiversité grâce à des échantillonnages standardisés mis en place dans trois sites (Centre, Landes et Gascogne) sur des segments de lisières jouxtant des milieux ouverts (cultures ou prairies). Les résultats montrent que l'abondance en papillons de jour est plus élevée le long des lisières extérieures qu'en milieu ouvert. Les oiseaux présentent, quant à eux, des réponses très contrastées mais apprécient particulièrement la bande de forêt attenante à la lisière, où leur diversité et leur abondance sont plus élevées que dans les milieux voisins. Enfin, l'étude a identifié plusieurs *services écosystémiques*\* potentiels rendus par les lisières aux cultures voisines : à la fois corridor et barrière pour les flux de pollen, elles offrent un habitat privilégié aux abeilles terricoles (nichant dans le sol) et agissent comme une source de pollinisateurs pour le colza et les vergers des zones étudiées. Elles hébergent par ailleurs des oiseaux prédateurs d'insectes, augmentant ainsi le taux de prédation de certains ravageurs des cultures (**Figure 1**).

**\* MÉTA-ANALYSE :** démarche statistique qui consiste à réunir les résultats d'un grand nombre d'études indépendantes portant sur un même sujet, afin d'en tirer des conclusions globales.

**\* SERVICE ÉCOSYSTÉMIQUE :** bénéfiques que les êtres humains retirent des écosystèmes. Ils sont de quatre types :  
 (1) services d'approvisionnement (nourriture, eau...),  
 (2) services de régulation (contrôle des inondations et régulation des maladies...),  
 (3) services culturels et sociaux (valeur esthétique, valeur récréative...),  
 (4) services de support des autres services écosystémiques (production d'oxygène atmosphérique, formation et rétention du sol...).

### EFFETS DES LISIÈRES SUR LA RÉGULATION DES RAVAGEURS



**Figure 1 :** Comparaison des taux de prédation moyens de ravageurs de cultures en lisière et à l'intérieur des massifs.

À gauche : prédation totale ;  
 au centre : prédation aviaire ;  
 à droite : prédation par les rongeurs.

(Source : BILISSE)

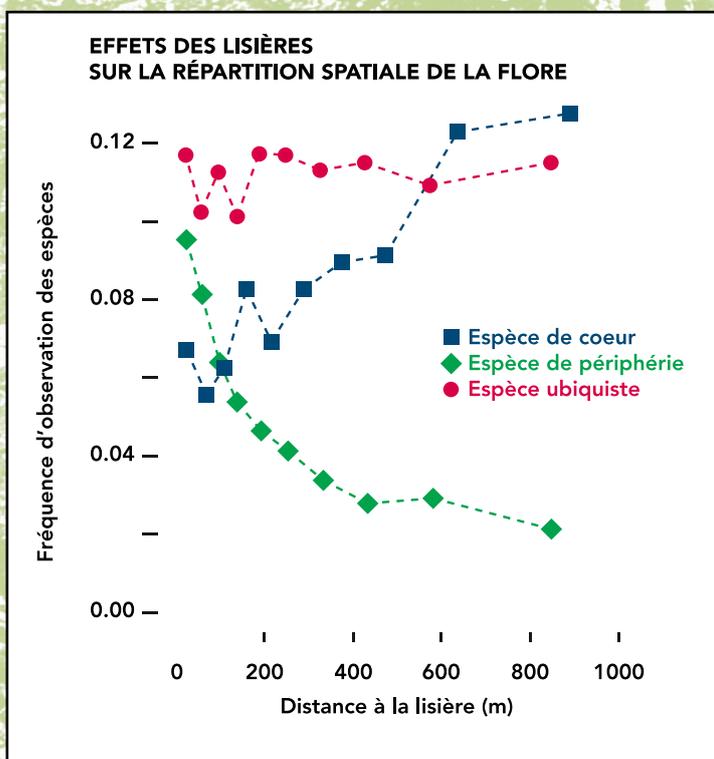
## LES LISIÈRES ONT DES EFFETS À LONGUE PORTÉE À L'INTÉRIEUR DE LA FORÊT

L'influence des lisières, notamment sur la répartition spatiale de la flore, s'étend également à l'intérieur des massifs forestiers. Le projet CORYLUS (2005-2009), coordonné par Jean-Luc Dupouey (INRA) et Laurent Bergès (Irstea), a analysé la répartition de 214 espèces végétales en fonction de la distance à la lisière la plus proche en contrôlant les autres facteurs de variation (taille du massif, sol, climat, type de peuplement), à partir des relevés floristiques de l'Inventaire forestier (IGN\*), pour 52 départements de la moitié nord de la France. Les résultats révèlent un effet des lisières sur de grandes distances (supérieures à 750 m) et permettent de distinguer trois groupes de plantes : espèces de cœur de massif, de périphérie et espèces indifférentes à la distance de la lisière (ubiquistes).

Ces groupes peuvent être discriminés par les caractéristiques des plantes (mode de reproduction et de dispersion, réponse à la température, etc.)<sup>1</sup>. Par exemple, les 40 espèces de cœur font généralement partie de la famille des mousses (bryophytes), des fougères (ptéridophytes) et/ou des plantes vivaces dont les bourgeons se maintiennent uniquement au niveau du sol l'hiver (hémicryptophytes) et se développent préférentiellement sur sols acides. Les 38 espèces de périphérie sont, quant à elles, plus souvent à reproduction par dispersion des graines *via* les animaux, se développent préférentiellement à la lumière et à la chaleur, sur sols basiques et riches en azote et conservent leurs organes aériens l'hiver (phanérophytes) (Figure 2).

1. Pellissier et al. (2013)  
*Journal of Vegetation Science*,  
24(1), 9-24.

\* IGN :  
Institut national de  
l'information géographique  
et forestière



**Figure 2** : Fréquences observées de différentes espèces en fonction de la distance à la lisière, dans la partie nord de la France. En bleu, la fétuque des bois (espèce de cœur de massif) ; en vert, la grande ortie (espèce de périphérie) ; en rose, le genêt à balais (espèce ubiquiste, c'est-à-dire pouvant être présente dans de nombreux habitats).

(Source : CORYLUS, adapté de Pellissier et al., 2013)

## LES CHANGEMENTS PASSÉS D'USAGE DES SOLS INFLUENCENT LA DISTRIBUTION ACTUELLE DE LA BIODIVERSITÉ

Ces effets des lisières à longue distance ne peuvent pas entièrement s'expliquer par les variations de facteurs environnementaux (lumière, sol...) habituellement impliquées dans les effets des lisières à courte distance. Le projet CORYLUS a montré qu'ils pourraient en revanche être liés au déplacement progressif des lisières suite à l'extension forestière massive depuis les années 1830. Les *forêts récentes\**, installées depuis le milieu du 19<sup>e</sup> siècle sur d'anciennes zones cultivées ou pâturées, auraient été lentement colonisées par les espèces de cœur de massif, le plus souvent typiques de *forêts anciennes\** et à

faible capacité de dispersion, et progressivement abandonnées par les espèces de périphérie.

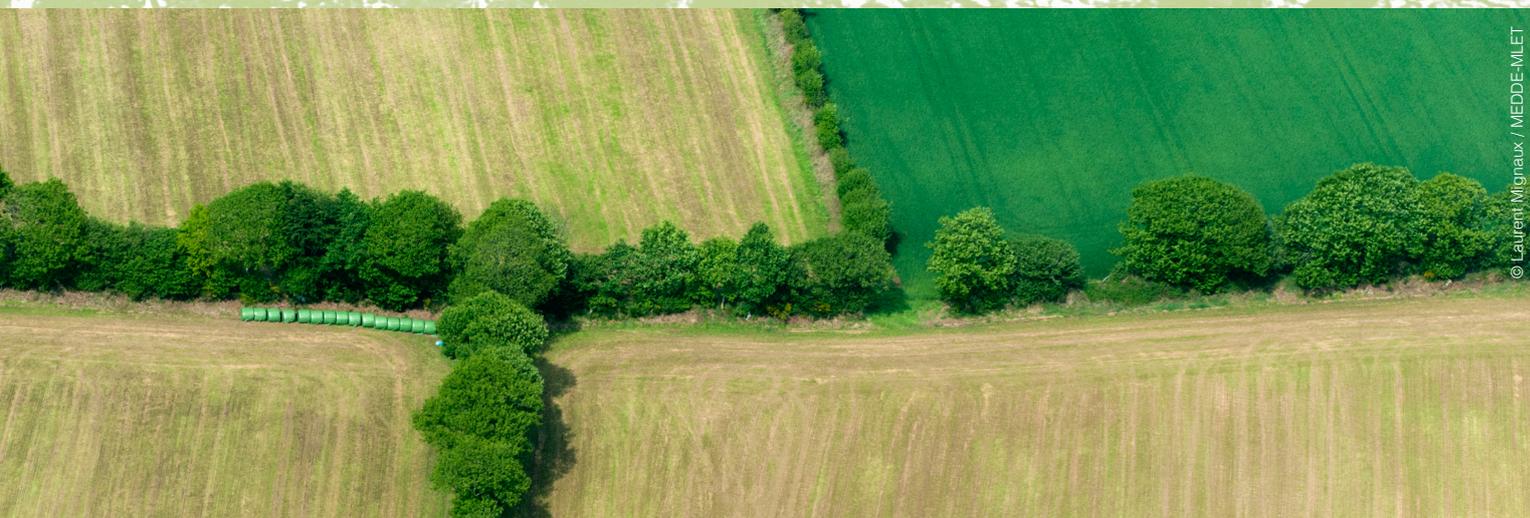
Cette hypothèse souligne la nécessité d'appréhender les relations de la biodiversité avec la trame forestière dans leur dynamique spatio-temporelle : comment la faune et la flore opèrent-elles la colonisation de nouveaux milieux à partir des cœurs de biodiversité ? Quels niveaux de connectivité entre habitats récents et anciens faut-il assurer pour permettre la mobilité des espèces, dont les capacités respectives de dispersion restent mal connues ?

\* **FORÊT ANCIENNE, FORÊT RÉCENTE** :  
une forêt ancienne correspond à une forêt n'ayant pas connu de défrichement depuis la plus ancienne référence cartographique connue, soit vers 1830-1840 en France. À l'opposé, une forêt récente est une forêt défrichée pour être cultivée ou pâturée et reboisée après 1830-1840.

## COLONISATION DES MILIEUX RÉCENTS : LE CONTACT À UNE FORÊT ANCIENNE EST PRIMORDIAL, LA DISTANCE SECONDAIRE

Le projet DISTRAFOR (2010-2014), coordonné par Frédéric Archaux (Irstea), a étudié cette dynamique spatio-temporelle de la flore forestière dans la moitié nord de la France, à partir de deux grandes bases de données floristiques (Inventaire forestier de l'IGN et Conservatoire botanique national du bassin parisien). S'appuyant sur une base cartographique actuelle (IGN) et des cartes anciennes (18<sup>e</sup> et 19<sup>e</sup> siècles), l'équipe a d'abord précisé les évolutions de la répartition spatiale des forêts pour la zone d'étude. L'accroissement de la surface forestière s'y avère près de trois fois moins important qu'à l'échelle nationale (+21% par rapport à 1830 pour les régions Nord, Lorraine et le Bassin parisien) et 80% des *forêts récentes\** (apparues après 1830) sont en contact avec des *forêts anciennes\**, ces dernières totalisant 70% de la surface forestière. Croisés avec les relevés de flore, les résultats convergent avec l'interprétation temporelle de l'effet des lisières à longue distance proposée dans le cadre du projet CORYLUS : les espèces de cœur de forêt sont majoritairement les espèces de *forêts anciennes\**, les espèces de périphérie celles des *forêts récentes\**.

Le projet DISTRAFOR a également établi qu'à distance équivalente de la lisière ancienne, la flore colonise plus facilement les forêts récentes "agrégées" (au contact d'un massif ancien) que "nucléées" (sans contact avec un massif ancien). L'effet de la distance entre boisement récent et ancien s'avère secondaire par rapport au contact et semble indétectable au-delà de 100 m. Deux mécanismes peuvent expliquer la présence moins fréquente de certaines plantes en *forêt récente\** : une faible capacité de dispersion intrinsèque de certaines espèces ou de fortes contraintes d'installation. Le premier mécanisme apparaît prépondérant en Lorraine tandis que le second prédomine dans la région Centre où les caractéristiques des sols, notamment une acidité globale nettement plus marquée, semblent plus limitantes. Ces analyses, à poursuivre, contribuent à identifier les espèces et les conditions dans lesquelles certaines plantes sont les plus limitées par leur capacité de dispersion et donc les plus dépendantes de la mise en place d'une Trame verte adaptée.



© Laurent Mignaux / MEDDE-MLET

## DES HAIES POUR RÉTABLIR LA CONNECTIVITÉ FORESTIÈRE ?

Au-delà de l'effet des lisières, plusieurs projets BGF ont cherché à évaluer l'influence de la mosaïque paysagère sur la biodiversité. Le projet CORYLUS a notamment étudié l'effet de la densité d'un élément structurel du paysage, les haies, dont l'efficacité pour restaurer la connectivité entre des massifs disjoints reste encore assez mal évaluée. Basée sur des données du réseau STOC (Suivi temporel des oiseaux communs) et de l'Inventaire forestier (IGN), une analyse statistique à l'échelle nationale montre que les haies, en augmentant la connectivité, pourraient intensifier la compétition entre les oiseaux forestiers, espèces d'un groupe écologique *a priori* peu limité par la

dispersion. Les haies agissent en effet comme un facteur d'amplification des taux d'extinction et de colonisation inter-annuels des 55 espèces d'oiseaux étudiées, en particulier dans des boisements de faible surface. Toutefois, cet effet n'influe pas sur la composition ou la diversité moyennes des communautés aviaires. Celles-ci ne répondent, à l'échelle nationale, ni à la densité des haies, ni à la fragmentation ou à l'isolement des espaces boisés mais principalement à la surface forestière : il y a d'autant plus d'espèces d'oiseaux forestiers que la surface totale de forêt à proximité est grande. Si aucun effet positif des haies pour les oiseaux forestiers n'a été mis en évidence, un éventuel effet déstabilisateur reste

**\* RICHESSE SPÉCIFIQUE /  
DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE :**  
nombre d'espèces  
dans un espace donné.

à confirmer et n'est bien sûr pas généralisable à d'autres groupes. Les haies pourraient ainsi jouer un rôle plus positif pour d'autres espèces forestières ou pour certains *taxons\** agricoles ayant de plus faibles capacités de dispersion<sup>2</sup>.

Pour favoriser la colonisation des boisements récents par les espèces forestières, à l'échelle paysagère, la recommandation principale reste bien de préférer l'accrétion forestière aux corridors en "pas japonais", formés de fragments forestiers disjoints.

2. Durand et al. (2013)  
Concilier agricultures et gestion de la biodiversité,  
Chap. 8, 105-120.

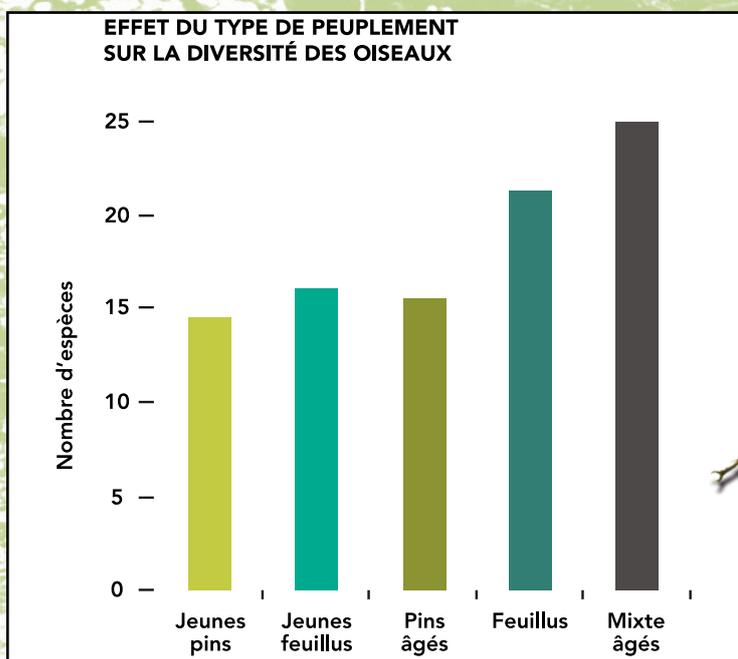
## LES FACTEURS PAYSAGERS MOINS INFLUENTS QUE L'HABITAT LOCAL

D'autres résultats corroborent l'effet prépondérant de la qualité de l'habitat local sur la structure paysagère. Les travaux du projet DISTRAFOR ont révélé que la nature des sols est le premier déterminant de la flore forestière, avant l'ancienneté et la connectivité forestières. Le projet CORYLUS a également conclu sur l'importance du degré d'hétérogénéité des types d'essences pour la flore : si l'effet positif des mélanges feuillus - résineux sur la biodiversité est mis en avant dans de nombreux travaux, CORYLUS a nuancé

cette hypothèse pour une vingtaine d'espèces identifiées comme préférant les peuplements homogènes. Enfin, le projet ISLANDES a démontré que, malgré l'importance des facteurs paysagers pour les oiseaux nicheurs, les *coléoptères carabiques\** et les araignées, les facteurs les plus importants restaient la composition et l'âge, ou la hauteur, du peuplement forestier, c'est-à-dire le stade du cycle sylvoicole allant de l'origine du boisement au peuplement mature (**Figure 3**).

**\* TAXON / GROUPE TAXONOMIQUE :**  
ensemble d'êtres vivants constituant une entité systématique d'un niveau donné dans la classification du monde vivant (variété, espèce, genre, famille, ordre, classe...).

**\* INSECTE CARABIQUE :**  
famille de coléoptères, le plus souvent prédateurs, fréquemment utilisée pour les études de biodiversité car sensible aux perturbations environnementales et facile à échantillonner.



**Figure 3 :** Le nombre d'espèces d'oiseaux nicheurs présents localement est plus important en peuplements mixtes (feuillus et résineux) et âgés, forêt des Landes de Gascogne. (Source : ISLANDES)

## STADES JEUNES ET ÂGÉS, FEUILLUS ET RÉSINEUX : LA MOSAÏQUE INTRA-FORESTIÈRE STRUCTURE LA BIODIVERSITÉ

Si la structure et la répartition spatiale des zones forestières par rapport aux milieux ouverts déterminent fortement la distribution de la biodiversité, la mosaïque paysagère intra-forestière est également à prendre en compte. Ainsi, le projet ISLANDES (2001-2004), coordonné par Hervé Jactel et Luc Barbaro (INRA), a démontré le rôle déterminant, et positif, de la distribution et de la connectivité d'îlots de feuillus dans la forêt de résineux des Landes, sur la richesse et la composition de différentes composantes de la biodiversité (oiseaux, carabes, plantes et araignées).

Un autre volet du projet CORYLUS, déjà évoqué, a évalué l'influence de la mosaïque paysagère sur la flore : les relevés de l'Inventaire

forestier (IGN) ont été analysés au regard de la surface, de la densité et de la répartition spatiale des "taches" paysagères correspondant à une quinzaine d'habitats (landes, milieux aquatiques, clairières, futaies, taillis, résineux et feuillus, etc.). Ces travaux ont montré qu'en plus de l'effet des lisières déjà présenté, l'influence du paysage sur la composition des communautés floristiques provenait principalement de la présence et de la structure spatiale (1) des stades jeunes ou ouverts par rapport aux peuplements plus âgés ainsi que (2) des peuplements feuillus et résineux. Il résulte néanmoins de l'étude que l'effet de la qualité de l'habitat local (type de sol, type de peuplement, etc.) sur la flore est prépondérant par rapport à l'effet des différents facteurs paysagers étudiés.



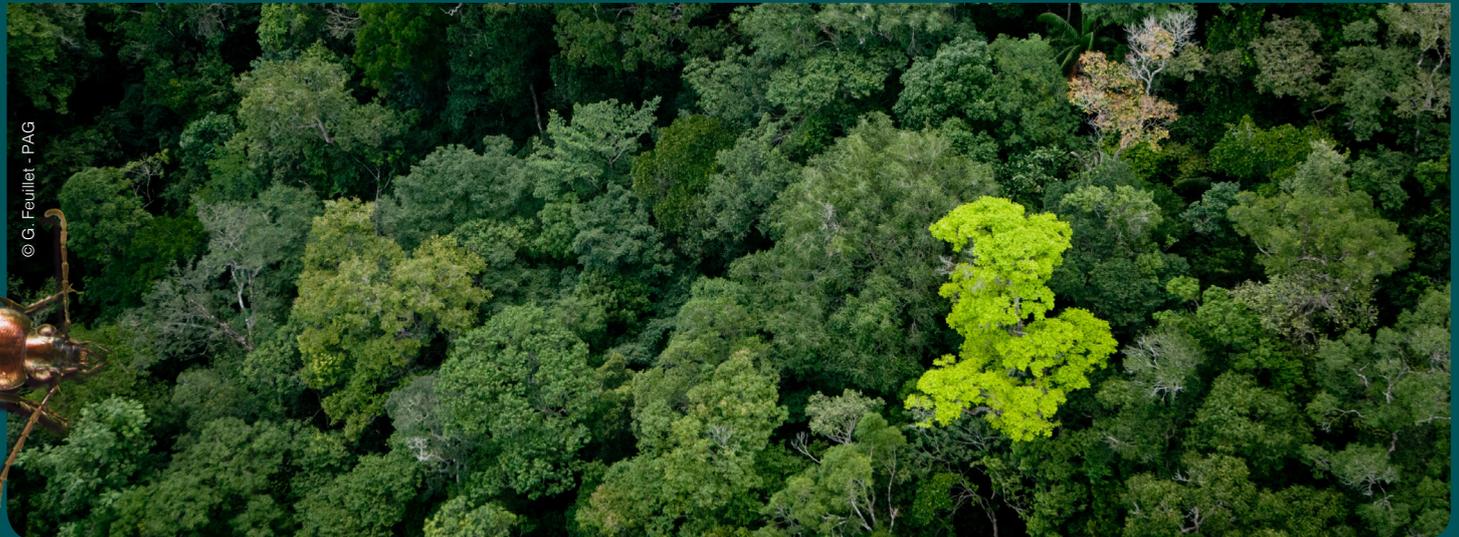
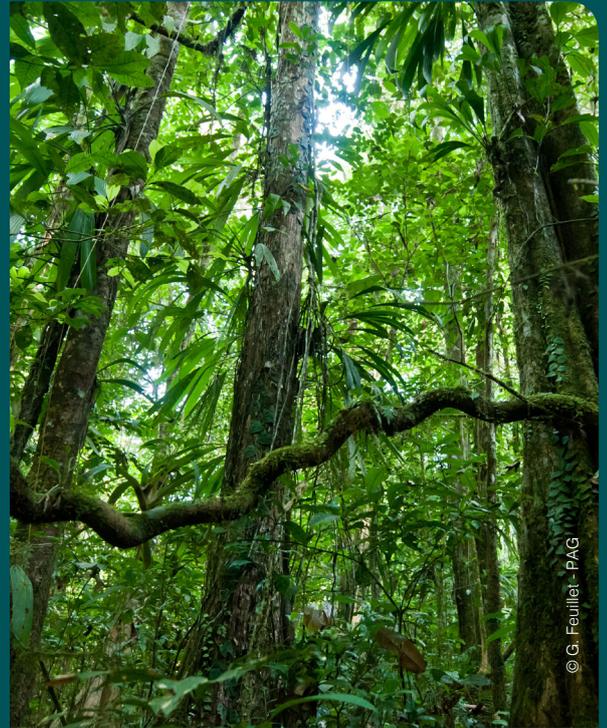
## L'EXPLORATION DE LA FORÊT GUYANAISE SE POURSUIT

À elle seule, la Guyane française totalise un tiers de la superficie forestière nationale. Cet immense territoire, riche d'une faune et d'une flore exceptionnelles mais encore mal connues, a fait l'objet de plusieurs travaux dans le cadre du programme BGF. Le dernier en date, GUYASPASE (2010-2014), a exploré, sous la direction de Christopher Baraloto (INRA), différentes facettes de la biodiversité guyanaise. Les équipes ont notamment complété les inventaires floristiques sur un réseau de sites, et contribué au développement de protocoles pour le suivi de biodiversité à l'échelle de ce territoire. En parallèle, un vaste travail a été entrepris pour fédérer les données disponibles sur la diversité des arbres et préciser les liens entre noms scientifiques latins et noms vernaculaires souvent utilisés pour les inventaires de terrain.

Cet effort a notamment contribué à une publication remarquée<sup>3</sup>, qui estime à 16 000 le nombre d'espèces d'arbres en Amazonie et met en évidence la forte dominance de 227 espèces : celles-ci totalisent plus de la moitié des 390 milliards de tiges présentes sur le bassin amazonien. À elles seules, 1,4 % des espèces seraient ainsi à l'origine de près de la moitié des feuilles, des fruits, des fleurs, du pollen et de la biomasse et donc des services écosystémiques\* rendus par l'une des forêts les plus diverses au monde. Si le rôle des 11 000 espèces rares (moins de 0,12 % des arbres) ne doit pas être sous-estimé, ce résultat ouvre des perspectives de simplifications majeures pour appréhender et modéliser le fonctionnement de cet écosystème extraordinairement complexe.

Le projet GUYASPASE comporte enfin un important volet de modélisation cartographique : la biomasse aérienne des arbres a ainsi été représentée, pour la première fois à l'échelle de la Guyane, sans les biais induits par des approches purement satellitaires. Cet effort se poursuit pour cartographier la diversité des arbres ainsi que d'autres groupes taxonomiques tels que les amphibiens et la grande faune.

3. Ter Steege *et al.* (2013) *Science*, 342, 1243092.



**C**onfirmant l'importance de raisonner à l'échelle du paysage, le programme BGF pointe plusieurs facteurs clés dans l'établissement de stratégies pertinentes de gestion de la biodiversité forestière : assurer la continuité forestière par contacts directs avec les *forêts anciennes*\* afin de préserver les cortèges qui y sont spécifiques, tout en maintenant les lisières et les haies, éléments structurants pour la diversité qu'ils abritent. Il ressort néanmoins que les caractéristiques de l'habitat local, résultant pour bonne partie de la gestion locale, influencent de manière prépondérante la distribution spatiale de la biodiversité. Ainsi, s'ils ne sauraient être suffisants, les choix des gestionnaires à l'échelle de la parcelle demeurent un levier fondamental pour la préservation de la biodiversité forestière. —

Retrouvez les rapports des projets, la bibliographie et les deux autres synthèses

**Synthèse n°2 : Quels indicateurs pour la biodiversité forestière ?**

**Synthèse n°3 : Quels compromis entre biodiversité, production et autres services forestiers ?**

sur <http://bgf.gip-ecofor.org>

**Rédaction :** Laurent Basílico, Fanny Bontemps, Jurgis Sapijanskas et Thomas Cordonnier

**Comité de lecture :** Jean-Luc Peyron, Hélène Soubelet, Viviane Appora, Meriem Fournier, Conseil scientifique et Comité d'orientation du programme BGF

**Création graphique :** Studioplay.fr

Publié en 2014