

Trame forestière, forêts anciennes et peuplements matures

par Anne Villemey¹ & Benoît Renaux¹

¹ Conservatoire botanique national du Massif central
Le Bourg
43230 CHAVANIAC-LAFAYETTE
Tél. : 04 71 77 55 65
Courriel : benoit.renaux@cbnmc.fr
Site Internet : <http://www.cbnmc.fr>

Résumé : Les forêts anciennes et les peuplements matures constituent des réservoirs de biodiversité. La conservation de la biodiversité forestière passe par une prise en compte de la trame forestière dans son ensemble. Les forêts récentes ainsi que le maillage bocager peuvent assurer par exemple la connexion entre les massifs anciens. Ces corridors permettent les indispensables échanges génétiques entre des populations d'espèces particulièrement sensibles à la fragmentation de leur trame. Ils permettent aussi la migration d'espèces dans un contexte de reconquête des massifs récents à partir des forêts anciennes (notamment depuis la fin du XIX^{ème} siècle), et plus récemment dans un contexte d'adaptation de la biodiversité aux changements climatiques. Enfin, les domaines vitaux des espèces forestières étant souvent vastes, elles ne sauraient subsister que dans quelques petits îlots, même anciens et matures. La fonctionnalité de cette trame forestière passe non seulement par sa répartition spatiale, mais aussi par sa qualité. Le maintien d'une trame de vieux bois est en particulier indispensable, avec un maillage d'arbres morts, d'îlots de sénescences et de zones plus vastes en libre évolution.

Des outils d'analyse spatiale existent pour caractériser la trame forestière et évaluer sa fonctionnalité, sa perméabilité et sa connectivité. Ils peuvent permettre d'identifier les points sensibles à sauvegarder ou restaurer, et de mieux comprendre l'impact de l'aménagement du territoire ou de la politique menée en matière d'aires protégées sur la trame forestière.

Mots-clés : trame verte – connectivité – corridors – fonctionnalité - Systèmes d'Information Géographique

Le CBN Massif central coordonne la réalisation d'une « **boîte à outils** » spécifique aux **forêts anciennes du Massif central**. Ces outils permettent d'identifier et localiser les forêts anciennes du Massif central, de caractériser leur maturité, leur état de conservation et la biodiversité potentielle qu'elles abritent. Ils sont destinés à donner des éléments factuels pour identifier et hiérarchiser les enjeux locaux en termes de conservation, éclairer les choix de gestion et orienter les actions.

Retrouvez l'ensemble des indicateurs mis au point par le CBN Massif central et ses partenaires, ainsi que les résultats de l'enquête sur les forêts anciennes et matures du Massif central sur notre site internet http://cbnmc.fr/forets_anciennes

Conservatoire Botanique National



Rédaction

Partenaires financiers



Le projet « Outils pour identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central » est cofinancé(e) par l'Union européenne. L'Europe s'engage dans le Massif central avec le fonds européen de développement régional.

Conservatoire Botanique National



Coordination



Les enjeux de la trame forestière

Les caractéristiques de l'habitat sont très importantes pour les populations et les communautés observées localement, notamment la continuité temporelle de l'état boisé (ancienneté), la présence de bois mort et de microhabitats, la diversité structurale verticale et horizontale des peuplements ou encore la diversité d'essences et leur indigénat. Néanmoins, les taches de forêts ne sont pas isolées du reste de l'environnement. Le paysage joue également un rôle dans la distribution des espèces et les processus biologiques et écologiques. Ceci est d'autant plus le cas dans un monde soumis aux perturbations humaines, aux changements climatiques et à la fragmentation des milieux.

Pour répondre à l'altération des habitats et à la fragmentation du paysage, les capacités et les modalités de dispersion des organismes sont des processus clés. En effet, la dispersion permet notamment aux individus de trouver refuge dans des taches d'habitat favorables. La dispersion sous-tend le brassage génétique et le flux démographique entre populations à travers le paysage, elle est également à la base de l'exploration et de la (re-)colonisation de sites favorables. Cette colonisation peut permettre notamment aux espèces forestières de s'établir dans des forêts récentes, reconstituant progressivement un écosystème forestier plus ou moins complet. Ces processus permettent le maintien de manière dynamique d'une espèce sur un territoire donné, notamment lorsque certains secteurs cessent d'être favorables alors que d'autres le deviennent progressivement. C'est typiquement le cas des espèces associées aux stades matures ou au contraire aux stades pionniers, stades par nature temporaires. À plus long terme, la dispersion intervient dans l'adaptation de l'aire de distribution des espèces aux changements climatiques (LENOIR *et al.* 2008). Chez certaines espèces forestières, les projections montrent que, lorsque les habitats forestiers sont fragmentés, le déplacement de leur aire de répartition est trop lent pour répondre aux modifications des conditions écologiques (BERTRAND *et al.* 2011), ce qui accroît le risque de disparition.

Ainsi, améliorer la connectivité du paysage, c'est à dire le degré avec lequel le paysage va permettre la dispersion des individus, semble donc être une des voies possibles pour préserver la biodiversité. Suite au Grenelle de l'environnement (2007), le concept de continuité écologique, qui vise à promouvoir l'établissement et la dispersion des espèces hors des espaces protégés, a été décliné au niveau national par la mise en place de la Trame Verte et Bleue sur le territoire français (ALLAG-DHUISME *et al.* 2010).

Pour les espèces forestières par exemple, il a été montré que la proportion de forêts anciennes dans le paysage avait un fort impact sur la diversité spécifique des plantes vasculaires observées localement (VELLEND 2003), que la connectivité aux taches de forêts anciennes influençaient positivement le nombre d'espèces de forêts anciennes présentes dans les forêts récentes (NAAF & KOLK 2015) et que le succès de colonisation des plantes de forêts anciennes dans les forêts récentes dépend de la connectivité du paysage (HONNAY *et al.* 2002). La sensibilité des espèces forestières à la continuité spatiale de leur trame est telle que, dans la reconquête d'une forêt récente par les espèces présentes dans un noyau ancien, la connectivité entre les deux massifs est plus important que la distance les séparant (ARCHAUX 2014). Mettre en place une trame de forêts anciennes, connectées si besoin par des massifs récents, est donc un enjeu.

La disponibilité en bois morts, sénescents et dendro-microhabitats à l'échelle du paysage intervient dans la composition des communautés d'espèces saproxyliques tels certains coléoptères (OLSSON *et al.* 2012), mousses (SNÄLL *et al.* 2004), lichens (SVERDRUP-THYGESON & LINDENMAYER 2003), et champignons (PENTTILÄ *et al.* 2006). Au sein même de la trame forestière, la mise en place d'une trame de vieux bois présente donc également des enjeux de conservation importants.

Les méthodes pour caractériser la trame forestière

Pour caractériser la trame forestière et évaluer sa fonctionnalité, on se base sur la connectivité du paysage, définie comme « le degré avec lequel le paysage facilite ou limite les mouvements entre les taches de ressources » (TAYLOR *et al.* 1993). C'est « l'interaction entre le comportement de dispersion des organismes et la structure du paysage » (GOODWIN 2003). Cette **connectivité varie donc en fonction des caractéristiques des espèces**. En effet, un même paysage dominé par des peuplements peu matures peut être suffisamment connecté pour une espèce forestière généraliste comme l'Ecureuil roux et être déconnecté pour des espèces saproxyliques exigeantes peu mobiles comme les Acalles, coléoptères liées aux litières et au bois mort au sol qui ont besoin de ressources « relais » pour se disperser (îlots matures, vieux arbres, bois mort isolés...).

Il existe diverses façons de mesurer la connectivité du paysage. Estimer la connectivité réelle du paysage pour une espèce revient, en théorie, à quantifier les événements de dispersion effective¹ des individus de cette espèce à travers le paysage. L'influence du paysage sur la dispersion peut être évaluée grâce à des méthodes directes comme l'observation individuelle, le suivi des animaux par télémétrie, radiopistage, capture-marquage-recapture, ou encore l'expérimentation. Cependant, ces méthodes sont coûteuses en temps et en argent, et parfois technologiquement inadaptées, notamment pour les plantes. C'est pourquoi il est nécessaire de développer des méthodes alternatives pour estimer la connectivité du paysage.

Les outils des Systèmes d'Information Géographique (SIG) peuvent être utilisés pour modéliser les relations espèce-habitat. De nombreuses métriques du paysage ont été développées pour quantifier la connectivité des habitats (Figure 1). Parmi ces métriques, les indices structurels les plus simples correspondent à la distance moyenne entre taches d'habitat ou à la proportion d'habitat dans un rayon donné (WINFREE *et al.* 2005). Le premier raffinement des indices de connectivité structurelle consiste en l'intégration des capacités de dispersion des espèces à travers un « noyau de dispersion » qui modélise la probabilité de dispersion des individus en fonction de la distance géographique, comme l'indice de Hanski qui accorde un poids aux taches inversement proportionnel à leur distance (HANSKI 1994). Plus récemment, l'utilisation de la théorie des graphes en écologie du paysage a connu un large essor (CORREA AYRAM *et al.* 2016). Dans un graphe paysager, le paysage est représenté sous forme d'un réseau dont les taches d'habitat forment les nœuds qui sont connectés entre eux par des liens (GALPERN, MANSEAU & FALL 2011). La construction d'un graphe est souple. Le graphe peut être très basique : des taches d'habitat connectées en dessous d'une valeur seuil de distance. Il peut intégrer un noyau de dispersion : la probabilité de dispersion diminue en fonction de la distance. La modélisation des liens peut également prendre en compte l'hétérogénéité de la matrice, voire le comportement des individus (GALPERN, MANSEAU & FALL 2011).

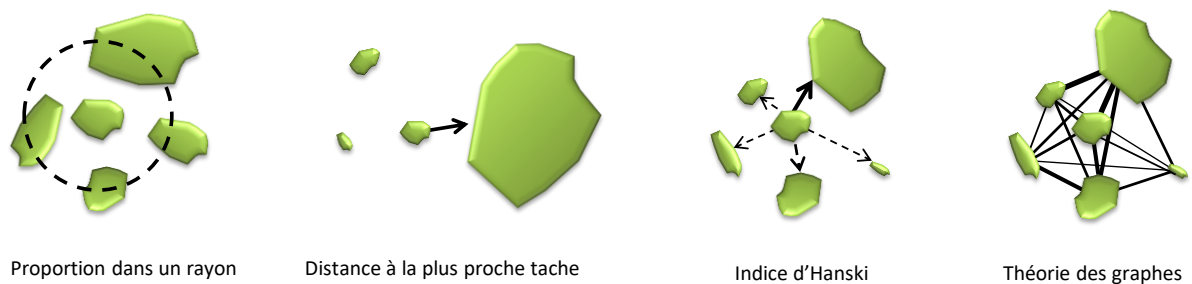


Figure 1 : Indices de connectivité structurels. Figure issue de (Villemey 2015).

Tous ces indices assimilent le paysage à un ensemble de taches favorables insérées dans une matrice homogène défavorable. Or pour une espèce forestière, traverser un espace bocager, un paysage d'openfield ou une zone urbaine n'est pas comparable. De même, une forêt pourra être plus ou moins favorable en fonction de ces caractéristiques et de son degré d'artificialisation. C'est pourquoi, des modélisations spatiales qui intègrent la résistance des éléments constitutifs de la matrice au cours de la dispersion ont été développées par la suite pour améliorer l'estimation de la connectivité fonctionnelle. Ces modélisations sont basées sur des « cartes de friction » ou « surfaces de résistance » qui traduisent la résistance (et donc inversement, la perméabilité) des éléments aux déplacements de l'espèce d'intérêt. Une surface de résistance est continue dans l'espace, en chaque point est associée une valeur de coût qui peut traduire le coût physiologique, la propension des individus à traverser le milieu, ou la probabilité de mortalité au cours du déplacement. Une fois paramétrée, cette surface de résistance est utilisée pour évaluer les « distances effectives » entre taches (Figure 2) en calculant le chemin de moindre coût (i.e. itinéraire le moins coûteux, (ADRIAENSEN *et al.* 2003), le « courant électrique » (analogie entre dispersion et courant électrique développée dans la théorie des circuits, (McRAE & BEIER 2007), en appliquant un modèle de simulation individu-centré qui intègre des caractéristiques comportementales de l'espèce (PALMER, COULON & TRAVIS 2014). Ces distances effectives peuvent aussi être utilisées pour caractériser les liens d'un graphe paysager. D'un point de vue biologique, les modèles qui utilisent la distance euclidienne entre taches font l'hypothèse d'un déplacement rectiligne ; le chemin de moindre coût suppose un déplacement unique et optimal d'organismes omniscients, alors que l'analogie électrique assimile le mouvement à un processus aléatoire (« random walk », tous les chemins possibles sont intégrés aux calculs). Les modèles individu-centrés

¹ La dispersion effective correspond aux événements de dispersion qui ont un impact sur la dynamique des populations, c'est-à-dire qui intègrent le succès reproducteur après dispersion.

permettent de considérer des caractéristiques comportementales plus proches de la réalité comme par exemple la distance de perception des organismes (PALMER, COULON & TRAVIS 2014).

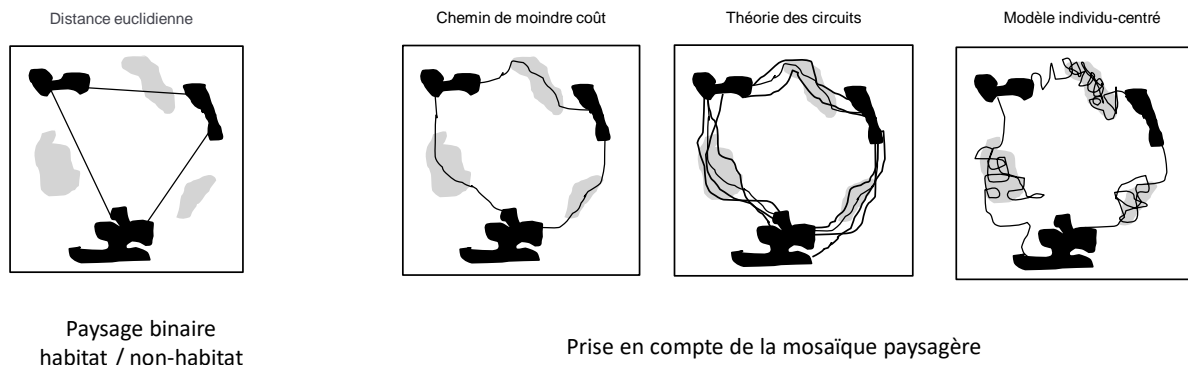


Figure 2 : Prise en compte de l'hétérogénéité de la matrice paysagère dans la modélisation de la dispersion. Figure issue de (Villemey 2015), inspirée de (Rayfield, Fortin, and Fall 2011).

En fonction des informations disponibles, des enjeux et des compétences techniques, l'ensemble de ces méthodes peuvent être appliquées à la caractérisation de la trame forestière (CORREA AYRAM *et al.* 2016). Mais la première étape de tout travail sur la trame réside dans la cartographie des éléments constitutifs de celle-ci. Cette carte peut être très basique : milieux forestiers et non forestiers (paysage binaire), et peut déjà nous renseigner sur la connectivité pour des espèces forestières généralistes qui sont peu influencées par le type de forêts. Néanmoins, pour des espèces indicatrices de forêts anciennes, avoir une carte qui distingue forêts anciennes et récentes est bien plus pertinent. De même, des espèces saproxyliques exigeantes associées aux arbres et peuplements matures (coléoptères, mousses, lichens, champignons) vont être influencées par la disponibilité et la configuration spatiale des ressources liées au bois mort, et disposer d'une carte des peuplements avec les caractéristiques du bois mort est donc primordial. Si la cartographie précise de tous les arbres habitats, morts ou sénescents est difficilement envisageable sur de grandes surfaces, la caractérisation des types de peuplements en fonction de l'abondance de ces éléments peut être un outil pertinent. Elle permettra notamment de distinguer les zones sources potentiellement très favorables, mais aussi des secteurs défavorables créant des discontinuités. Cette approche peut être conduite à différente échelle spatiales, du peuplement à la parcelle et au massif forestier. Par ailleurs, les milieux non forestiers qui constituent la matrice paysagère vont influencer la dispersion entre taches d'habitats forestiers. Dans la mesure du possible, il est donc important de qualifier également ces milieux non forestiers sur cette carte (occupation du sol, ressources disponibles ...).

D'autre part, des données biologiques des espèces ou groupes d'espèces sont nécessaires pour calculer la plupart des indices de connectivité. Celles-ci peuvent être très basiques comme la distance de dispersion moyenne, ou plus raffinées comme la courbe de décroissance de la probabilité de dispersion en fonction de la distance, voire très précises comme la résistance de chaque milieu à la dispersion, l'angle entre deux mouvements, la corrélation entre mouvements successifs, la distance de perception... Dans l'idéal, ces données biologiques devraient être acquises par des relevés de terrain pour chaque étude car elles peuvent varier en fonction du contexte biogéographique et paysager. Cependant le travail à fournir est considérable et dans la pratique on utilise généralement des données biologiques issues de la bibliographie.

Cette collecte d'informations sur le comportement des espèces et la cartographie des milieux est fondamentale pour évaluer la fonctionnalité de la trame, et par exemple mettre en évidence des zones déconnectées du réseau d'habitat. En fonction du niveau de détails de ceux-ci, on privilégiera tels ou tels indice de connectivité. Entre connectivité structurelle, facile à calculer mais peu réaliste, et connectivité réelle, très informative mais difficile à obtenir, un bon compromis réside dans la modélisation spatiale de la connectivité fonctionnelle (Figure 3). Cependant, une validation *a posteriori*, par des données empiriques, est essentielle, notamment si ces modèles intègrent des valeurs de coût de résistance à la dispersion (ZELLER, MCGARIGAL & WHITELEY 2012).

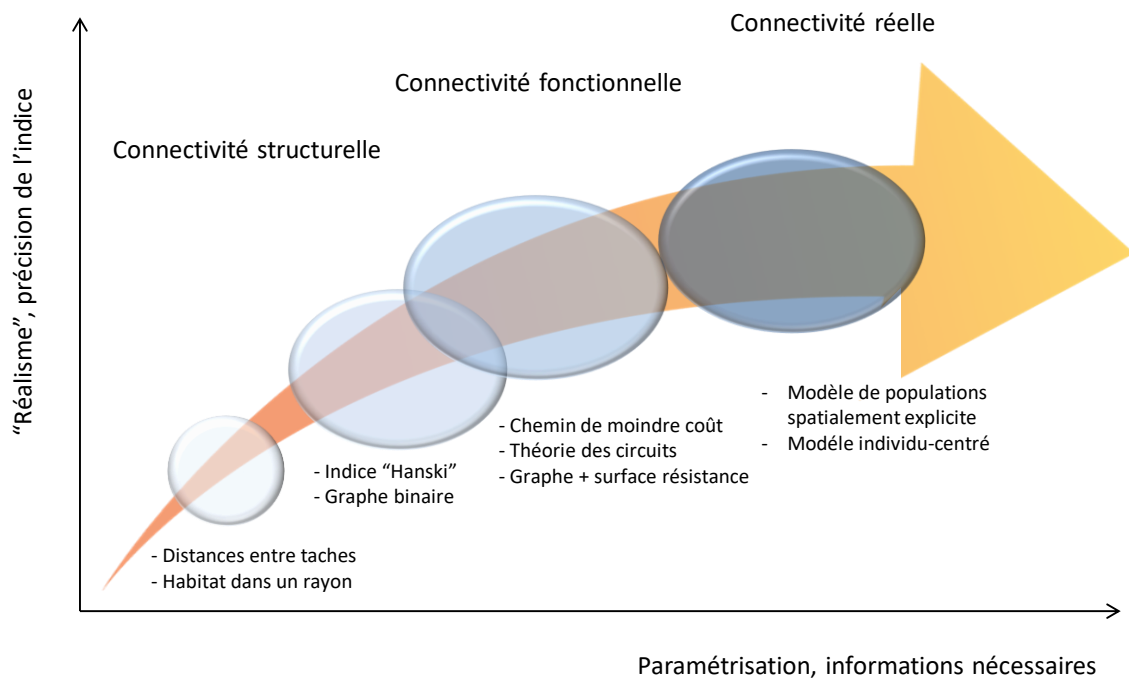


Figure 3 : Continuum entre connectivité structurelle, fonctionnelle et réelle selon les informations nécessaires aux calculs des indices et la précision et le réalisme des informations obtenues. Figure inspirée de (SAURA 2009).

La trame forestière en pratique : priorisation spatiale et outils de gestion

Évaluer la connectivité de la trame forestière pour une espèce ou un groupe d'espèces en tout point de l'espace permet de mettre en évidence les zones déconnectées du réseau d'habitats forestiers pour lesquelles on peut réfléchir à des opérations de restauration de la connectivité.

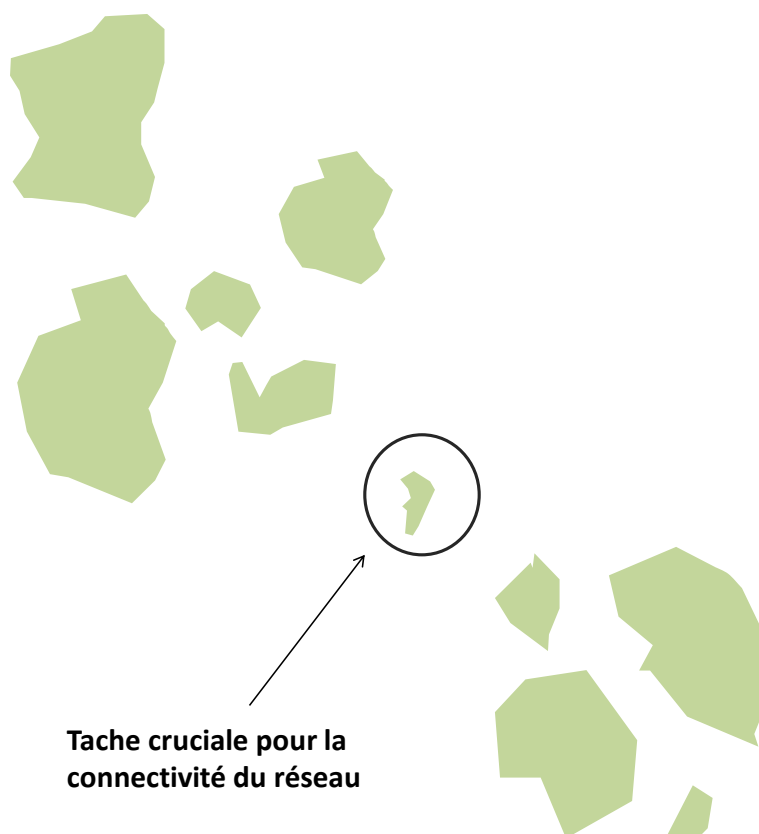


Figure 4 : Illustration du concept de priorisation spatiale : la tache entourée joue un rôle crucial dans la connectivité entre les deux ensembles de taches.

D'autre part, des outils développés dans la théorie des graphes mesurent l'importance relative des taches dans la connectivité du « réseau d'habitat ». Cette démarche met en exergue les taches cruciales qui garantissent la connectivité du reste du réseau (Figure 4). Cette 'priorisation spatiale' permet de définir des priorités d'aménagement et de conservation (SAURA & RUBIO 2010), de définir des sites optimaux pour mettre en place des mesures favorables à la trame de vieux bois par exemple (CATEAU *et al.* 2013).

Pour améliorer la trame forestière, on peut à la fois augmenter la qualité des taches d'habitat (présence de vieux arbres, de bois mort, d'arbres à microhabitats...), créer de nouveaux habitats forestiers, et enfin améliorer la perméabilité de matrice paysagère par la création de haies (NAAF & KOLK 2015) ou d'arbres isolés hors forêt (ROSSI *et al.* 2016).

Les mesures de gestion favorables à la biodiversité qui peuvent être mises en place pour participer à la fonctionnalité de la trame de vieux bois sont ségréatives ou intégratives, les deux approches étant complémentaires (KRAUS & KRUMM 2013). La gestion forestière ségréative préserve la biodiversité dans des espaces exempts d'exploitation forestière (parcs nationaux, réserves intégrales). Dans un système intégratif, les mesures en faveur de la biodiversité font partie intégrante de l'exploitation forestière (peuplements matures, îlot de vieux-bois, arbres-habitats, bois mort laissé sur pied ou au sol). Certaines mesures doivent être réfléchies à large échelle spatiale (parcs nationaux, réserves intégrales, îlot de vieux-bois, Tableau 1), d'autres plus localement (arbres-habitats, bois mort laissé sur pied ou au sol, Tableau 1) (LACHAT & BÜTLER 2007).

Tableau 1 : Instruments de conservation pouvant être mis en œuvre dans la trame forestière. Tableau inspiré et adapté de (Kraus and Krumm 2013). s : mesures ségréatives, i : mesures intégratives.

Instrument	Description	Catégorie	Echelle
Zones de non-intervention de grande taille (entre dix et plusieurs centaines d'hectares)	Zone centrale de Parc national, vaste réserve forestière intégrale, Réserve naturelle régionale ou nationale, Espaces naturels sensibles...	s	Paysage
Protection des vieux peuplements, îlots de vieux bois	Protection des vieux peuplements dotés d'arbres matures et morts en tant qu'îlots et habitats relais dans les forêts exploitées commercialement. Îlots de sénescence et de vieillissement, peuplements en libre évolution.	s, i	Tache de forêt Peuplement
Rétention structurelle	Rétention d'éléments structurels clés des habitats, tels que les arbres habitat, et le bois mort sur pied et au sol.	i	Locale
Éléments de perméabilité hors forêt	Haies, arbres isolés hors forêt et bosquets qui peuvent servir de relais lors de la dispersion des espèces entre massifs forestiers	-	Locale

Au niveau pratique, la trame de vieux bois doit combiner quelques éléments surfaciques conséquents distants de quelques kilomètres, et des éléments plus ponctuels (Tableau 1) :

- une ou plusieurs zones de non-intervention de grande taille, ce dispositif étant le plus à même d'assurer le maintien des compartiments les plus sensibles à l'exploitation. Les outils assurant la maîtrise foncière et permettant aux objectifs écologiques d'être prépondérants seront privilégiés,
- un réseau d'îlots de vieux bois déployé au sein des forêts de production. Divers outils pourront être mobilisés. Pour des parcelles isolées, il pourra s'agir de l'acquisition foncière ou du conventionnement avec le propriétaire, afin de couvrir tout ou partie des manques à gagner. Dans les massifs plus vastes détenus par un propriétaire unique, l'objectif alloué à la parcelle sera précisé dans le plan de gestion ou d'aménagement, avec classement de la parcelle -ou partie de parcelle-,
- des éléments de rétention structurelle pour accroître la perméabilité des peuplements et fournir un habitat pour de nombreuses espèces : cinq à dix arbres-habitat par hectare, du bois mort sur pied et au sol. La sensibilisation des propriétaires aux bonnes pratiques de gestion est une excellente solution, ainsi que la certification des pratiques forestières. Il est souhaitable que ces objectifs soient plus élevés dans les forêts de production disposant d'objectifs de préservation de la biodiversité (site Natura 2000, Espaces naturels sensibles, Réserve de Biosphère, Parc naturel régional...),
- des éléments de perméabilité dans les milieux ouverts inter-massifs tels des arbres isolés hors forêt et un réseau dense de haies abritant arbres habitat, vieux arbres et bois mort (Figure 5).

En ce qui concerne les espèces associées aux forêts anciennes, la trame forestière devra prendre en compte leur faible vitesse de dispersion (par exemple 30 m par siècle en moyenne pour les plantes vasculaires de forêts anciennes (DUPOUEY *et al.* 2002). Le projet Distrator (ARCHAUX 2014) a ainsi montré que la flore colonise plus facilement les forêts récentes au contact d'un massif ancien que celles sans contact direct, l'effet de la distance étant secondaire et indétectable au-delà de 100 m (BASILICO *et al.* 2014). Les mesures de gestion à promouvoir sont, en termes d'aménagement du territoire, d'éviter le défrichement et le morcellement des forêts anciennes, d'éviter les travaux forestiers avec fort remaniement du sol (conversion en plantation d'essence exotique avec travail sur sol), et de favoriser la reconnexion des massifs anciens. On peut, par exemple, profiter de éléments boisés ou en devenir (friches, fourrés, linéaires de haies, forêts récentes), directement adjacents aux forêts anciennes existantes (NORDEN *et al.* 2014).

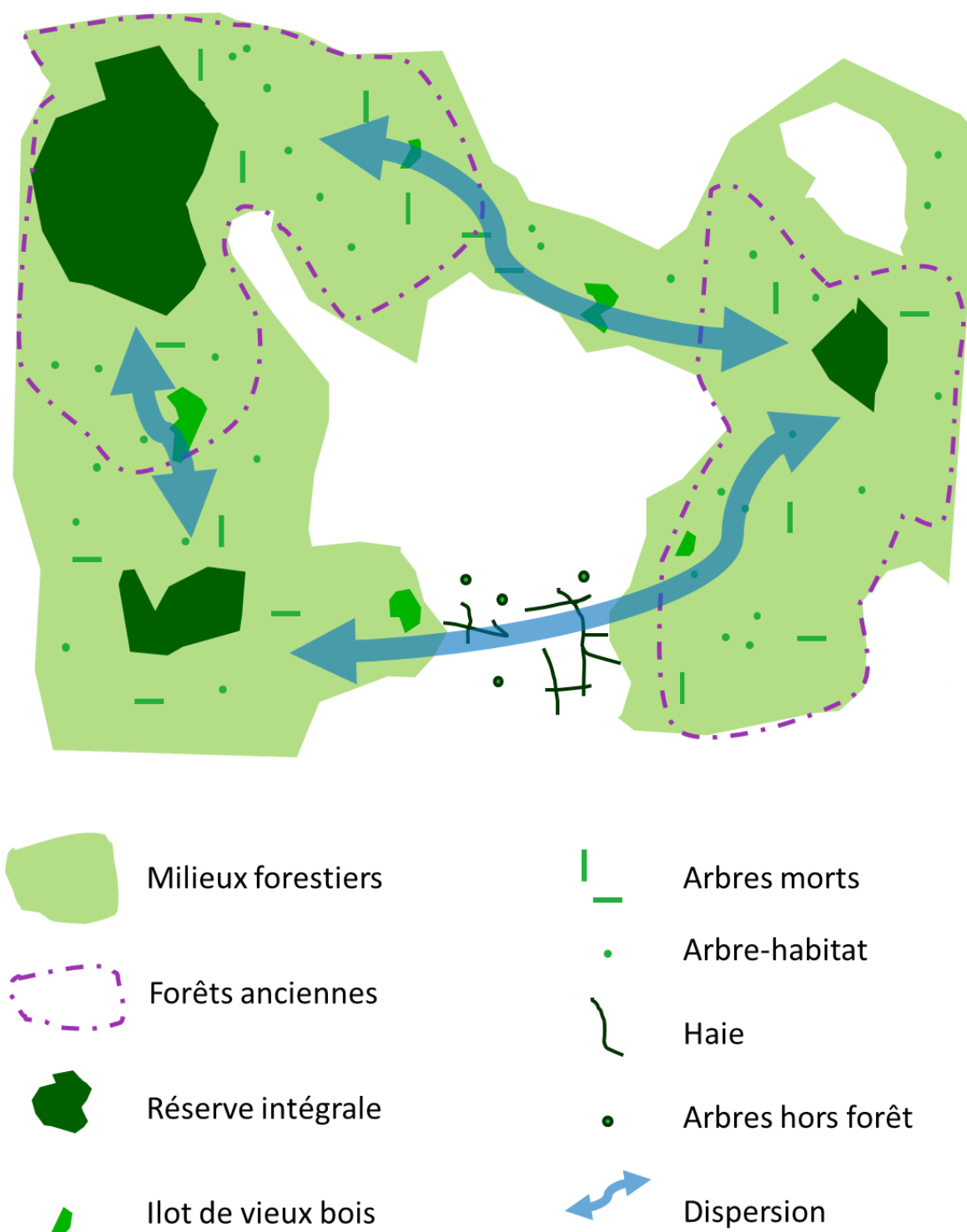


Figure 5 : Schéma de la trame forestière et mesures de gestion favorables à la biodiversité.

Bibliographie

- ADRIAENSEN F., CHARDON J.P., DE BLUST G., SWINNEN E., VILLALBA S., GULINCK H. & MATTHYSEN E. 2003. -The Application of 'least-Cost' Modelling as a Functional Landscape Model. *Landscape and Urban Planning* 64(4): 233–47. doi:10.1016/S0169-2046(02)00242-6.
- ALLAG-DHUISME F., AMSALLEM J., BARTHOD C., DESHAYES M., GRAFFIN V., LEFEUVRE C., SALLES E., et al. 2010. - Choix Stratégiques de Nature à contribuer à la préservation et à la remise en bon état des continuités écologiques - Premier document en appui à la mise en œuvre de La Trame Verte et Bleue en France. Proposition issue du comité opérationnel Trame Verte et Bleue. MEEDDM.
- ARCHAUX Fr. 2014. - *Dispersion et Persistance de la Biodiversité dans La Trame Forestière*. Distrافر. Irstea.
- BASILICO L., BONTEMPS F., SAPIJANSKAS J. & CORDONNIER Th. 2014. - *Lisières, Connectivité, Colonisation : la Biodiversité dans l'espace et le Temps forestiers.* Synthèse. Programme Biodiversité Gestion forestière et Politiques publiques.
- CATEAU E., PARROT M., ROUX A., REYNA K., ROSSI M., BRUCIAMACCHIE M. & VALLAURI D. 2013. - Réseau d'îlots de vieux bois éléments de méthode et test dans les forêts publiques du Mont-Ventoux. WWF.
- CORREA AYRAM C. A., MENDOZA M. E., ETTER A. & SALICRUP D. R. P. 2016. -Habitat Connectivity in Biodiversity Conservation: A Review of Recent Studies and Applications. *Progress in Physical Geography* 40(1): 7-37. doi:10.1177/0309133315598713.
- DUPOUEY J.-L., SCIAMA D., KOERNER W., DAMBRINE É. & RAMEAU J.-CL. 2002. - La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française* 54(6) : 521–32.
- GALPERN P., MANSEAU M. & FALL A. 2011. - Patch-Based Graphs of Landscape Connectivity: A Guide to Construction, Analysis and Application for Conservation. *Biological Conservation* 144 (1): 44–55. doi:10.1016/j.biocon.2010.09.002.
- BRETT J.G. 2003. - Is landscape connectivity a dependent or Independent Variable? *Landscape Ecology* 18(7): 687–99. doi:10.1023/B:LAND.0000004184.03500.a8.
- HANSKI I. 1994. - A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *The Journal of Animal Ecology* 63(1) : 151. doi:10.2307/5591.
- HONNAY O., VERHEYEN K., BUTAYE J., JACQUEMYN H., BOSSUYT B. & HERMY M. 2002. - Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters* 5(4): 525–30. doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00346.x.
- KRAUS D. & KRUMM Fr. - 2013. - *Les approches intégratives en tant qu'opportunité de conservation de la biodiversité forestière*. Institut europeen des forets, 308 p.
- LACHAT Th. & BÜTLER R. 2007. - *Gestion des vieux arbres et du bois mort: Îlots de sénescence, arbres-Habitat et Métapopulations Saproxyliques*. Mandat de l'Office Fédéral de L'environnement, OFEV. AdresseURL :http://www.Wsl.ch/forschung/forschungunits/walddynamik/diversitaet/totholzmanagement/rapport_bafu_2007.Pdf.http://www.slf.ch/fe/walddynamik/diversitaet/totholzmanagement/resume_rapport.pdf.
- LENOIR J., GEGOUT J.-CL., MARQUET P. A., RUFFRAY P. de & BRISSE H. 2008. - A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320(5884): 1768–71. doi:10.1126/science.1156831.
- MCRAE B. H. & BEIER P. 2007. - Circuit Theory Predicts Gene Flow in Plant and Animal Populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(50): 19885–90. doi:10.1073/pnas.0706568104.
- NAAF T. & KOLK J. 2015. - Colonization Credit of Post-Agricultural Forest Patches in NE Germany Remains 130–230 years after Reforestation. *Biological Conservation* 182 (February): 155–63. doi:10.1016/j.biocon.2014.12.002.
- NORDEN B., DAHLBERG A., BRANDRUD T. E., FRITZ Ö., EJRNAES R. & OVASKAINEN O. 2014. - Effects of Ecological Continuity on Species Richness and Composition in Forests and Woodlands: A Review. *Ecoscience* 21(1): 34–45. doi:10.2980/21-1-3667.
- OLSSON J., JOHANSSON TH., JONSSON B. G., HJÄLTEN J., EDMAN M. & ERICSON L. 2012. - Landscape and Substrate Properties Affect Species Richness and Community Composition of Saproxylic Beetles. *Forest Ecology and Management* 286(December): 108–20. doi:10.1016/j.foreco.2012.08.033.

- PALMER ST. C. F., COULON A. & TRAVIS J. M. J. 2014. - Inter-Individual Variability in Dispersal Behaviours Impacts Connectivity Estimates. *Oikos* 123(8): 923–32. doi:10.1111/oik.01248.
- PENTTILÄ R., LINDGREN M., MIETTINEN O., RITA H. & HANSKI I. 2006. - Consequences of Forest Fragmentation for Polyporous Fungi at Two Spatial Scales. *Oikos* 114(2): 225–240.
- RAYFIELD BR., FORTIN M.-J. & FALL A. 2011. - Connectivity for Conservation: A Framework to Classify Network Measures. *Ecology* 92(4): 847–858.
- ROSSI J.-P., GARCIA J., ROQUES A. & ROUSSELET J. 2016. - Trees Outside Forests in Agricultural Landscapes: Spatial Distribution and Impact on Habitat Connectivity for Forest Organisms. *Landscape Ecology* 31(2): 243–54. doi:10.1007/s10980-015-0239-8.
- SAURA S.. 2009. - *Measuring Connectivity in Landscape Networks: Towards Meaningful Metrics*. presented at the 16th Annual UK-IALE Conference, Edinburgh.
- SAURA S. & RUBIO L. 2010. - A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the Landscape. *Ecography*, January. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05760.x.
- SNÄLL T., HAGSTRÖM A., RUDOLPHI J. & RYDIN H. 2004. - Distribution pattern of the Epiphyte neckera pennata on Three Spatial Scales—importance of Past Landscape Structure, Connectivity and Local Conditions.” *Ecography* 27 (6): 757–766.
- SVERDRUP-THYGESON A. & LINDENMAYER D. B. 2003. - Ecological Continuity and Assumed Indicator Fungi in Boreal Forest: The Importance of the Landscape Matrix. *Forest Ecology and Management* 174(1–3): 353–63. doi:10.1016/S0378-1127(02)00043-9.
- TAYLOR PH. D., FAHRIG L., HENEIN KR. & MERRIAM G. 1993. - Connectivity Is a vital element of Landscape Structure. *Oikos* 68(3): 571. doi:10.2307/3544927.
- VELLEND M. 2003. - Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. *Ecology* 84(5): 1158–1164.
- VILLEMÉY A. 2015. - Trame Verte et papillons de jour en contexte agricole. Université d'Orléans. https://www.researchgate.net/profile/Anne_Villemey/publication/291344448_Trame_verte_et_papillons_de_jour_en_contexte_agricole_influence_du_paysage_sur_la_dispersion_la_diversite_genetique_et_la_composition_des_communautes/links/56a1096c08ae24f62701e78a.pdf.
- WINFREE R., DUSHOFF J., CRONE E. E., SCHULTZ Ch. B., BUDNY R. V., WILLIAMS N. M. & KREMEN CI. 2005. - Testing Simple Indices of Habitat Proximity. *The American Naturalist* 165(6): 707–717.
- ZELLER K. A., MCGARIGAL K. & WHITELEY A. R. 2012. - Estimating Landscape Resistance to Movement: A Review. *Landscape Ecology* 27(6): 777–97. doi:10.1007/s10980-012-9737-0.