

Reconnaissance et dynamique récente des habitats forestiers dans le contexte de la Directive Habitats-Faune-Flore

Lise Maciejewski

▶ **To cite this version:**

Lise Maciejewski. Reconnaissance et dynamique récente des habitats forestiers dans le contexte de la Directive Habitats-Faune-Flore. Sylviculture, foresterie. AgroParisTech, 2021. Français. NNT : 2021AGPT0001 . tel-03268758

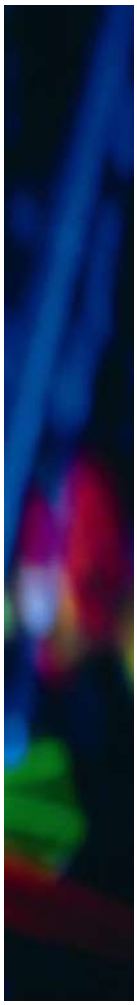
HAL Id: tel-03268758

https://pastel.hal.science/tel-03268758

Submitted on 23 Jun 2021

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

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



AgroParisTech

SIReNa

NNT : 2021AGPT0001

Doctorat AgroParisTech

T H È S E

pour obtenir le grade de docteur délivré par

L'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement

(AgroParisTech)

Spécialité : Biologie et écologie des forêts et des agrosystèmes

présentée et soutenue publiquement par

Lise MACIEJEWSKI

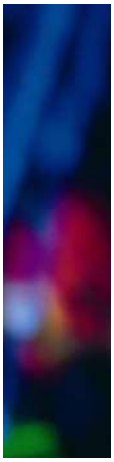
le 28 janvier 2021

Reconnaissance et dynamique récente des habitats forestiers dans le contexte de la Directive Habitats-Faune-Flore

Directeur de thèse : **Jean-Claude GÉGOUT**

Jury

M. Sylvain PLANTUREUX, Pr, Université de Lorraine	Président
Mme Déborah CLOSSET-KOPP, MC (HDR), Université de Picardie	Rapporteure & Examinatrice
M. Emmanuel CORCKET, MC (HDR), Université de Bordeaux	Rapporteur & Examinateur
M. Frédéric ARCHAUX, DR, INRAE	Examinateur
Mme Marianne BERNARD, Chargée de mission, Office français de la biodiversité	Examinatrice
Mme Clémence CHAUDRON, MC, Université de Lorraine	Examinatrice
M. Miquel DE CÁCERES, Senior researcher, CTFC (Espagne)	Examinateur
M. Jean-Claude GÉGOUT, Pr, AgroParisTech	Directeur de thèse



AgroParisTech
UMR Silva
14, rue Girardet – CS 14216 – 54042 Nancy Cedex - France

Reconnaissance et dynamique récente des habitats forestiers dans le contexte de la Directive Habitats-Faune-Flore

La réalisation d'une thèse n'est (heureusement) pas qu'une aventure personnelle. Je tiens ici à remercier sincèrement toutes les personnes qui, de différentes manières, l'ont rendue possible et y ont participé.

À Jean-Claude Gégout qui, à la suite d'un coup de fil il y a quelques années, a accepté de se lancer dans l'aventure avec moi et de diriger cette thèse : pour sa confiance, sa bienveillance et pour m'avoir poussé à aller toujours plus loin.

À Déborah Closset-Kopp et Emmanuel Corcket, pour avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse, ainsi que Frédéric Archaux, Marianne Bernard, Clémence Chaudron, Miquel De Cáceres et Sylvain Plantureux qui ont accepté d'en être les examinateurs.

À Farid Bensettiti pour son engagement à me voir commencer cette thèse, elle n'aurait pas débuté sans lui. Et pour tout ce qu'il m'a apporté, sur les plans professionnel et personnel.

À Julien Touroult, Laurent Poncet et Jean-Philippe Siblet, directeurs de l'UMS Patrimoine naturel, qui ont cru à mon projet et m'ont fait confiance.

À tous les membres du comité de thèse, Fabienne Benest, Romain Julliard, Serge Muller, Yoan Paillet, Linde Van Couwenberghe et Julien Touroult, qui m'ont conseillé et m'ont permis de prendre du recul pour aller plus loin. Un remerciement tout particulier à Yoan Paillet qui, en plus de son soutien psychologique et de ses conseils avisés, a relu et commenté de ses remarques perspicaces ce manuscrit de thèse, elle peut être fière la chandelle que je lui dois.

À tous les collègues de l'UMS Patrimoine naturel pour leur soutien et leur aide, je suis loin mais je suis l'une des leurs. Et en particulier Isabelle Witté, pour son aide ~~précieuse~~ indispensable en statistiques et en calembredaines, à Paul Rouveyrol pour sa connaissance experte de Natura 2000, et à Margaux Mistarz, Camille Gazay, Jacques Comolet-Tirman et Antoine Lévêque de l'équipe Surveillance, à Vincent Gaudillat et Katia Herard, et enfin un remerciement tout particulier aux gestionnaires pour leur accompagnement patient : Mélanie Hubert, Sylvie Chevallier et Guylène Procida.

À tous les collègues de l'UMR Silva pour leur accueil chaleureux et leur aide, parce qu'ils me font me sentir l'une des leurs. Et en particulier Ingrid Seynave pour ses connaissances expertes des données d'EcoPlant et de l'IGN, Emeline Chaste pour ses cartes, ses scripts et ses conseils avisés et non avisés, Vincent Perez, Donatien Dallery et Christian Piedallu pour leur aide précieuse en SIG, Sophie Lorentz pour la saisie de relevés, Philippe Durand pour ses connaissances en gestion forestière et en conservation de la nature, François Lebourgeois pour ses photos magnifiques et son soutien qui donne confiance, Bernard Jabiol parce que c'était mieux quand il était là, Caroline Petitjean parce que c'est mieux depuis qu'elle est là, Paulina Pinto pour les discussions méthodologiques et les conseils de rédaction, Sébastien Davillers pour les semaines sur le terrain, Marieke Blondet pour son œil d'anthropologue sociale sur Natura 2000, Pep Serra-Diaz pour l'appui en anglais et sur les concepts en écologie, Bruno Ferry pour ses conseils en statistiques et son écoute, Jean-Luc Dupouey pour les discussions enrichissantes, Pierre Montpied, Philippe Santenoise et Benoît Marçais pour leur aide en statistiques, Vincent Badeau pour rien. À tout le personnel de la bibliothèque, Nathalie Briot, Sylvie Beaugeois-Geller, David Gasparotto. À la directrice du centre AgroParisTech de Nancy et la présidente du centre INRAE Grand Est pour leur appui et les discussions inspirantes, Myriam Legay et Meriem Fournier. Enfin, un grand merci à l'équipe communication et administration d'AgroParisTech car rien ne peut se faire sans elles : Anne-

Sophie Simon, Corinne Martin, Laurence Benini, Laurence Genevois-Corgiolu, Michèle Besançon, Christine Lahais, Laurette Westrich, Anne-Sophie Nowak.

À tous les doctorants, passés, présents et futurs de l'UMR Silva. Et en particulier Emilien Kuhn pour les heures passées à m'épauler en statistiques et dans la rédaction, Nathalie Carol pour les heures passées juste à discuter, et à préparer MT180, Lara Climaco de Melo, Adrien Taccoen, Jonathan Lenglet et Lucie Dietz pour les discussions et leur solidarité.

À tous les co-auteurs avec lesquels j'ai eu la chance de travailler. Pierre Agou, Serge Cadet, Jacques Drapier, Serge Muller, Paulina Pinto, Benoît Renaux et Stéphanie Wurpillot, pour leur motivation et leur enthousiasme, car pourtant il n'est pas aisé de se prêter au jeu de la comparaison, ainsi que toutes les personnes de l'IGN et de l'ONF impliquées dans la récolte des données et l'identification des unités de végétation. Emilien Kuhn et Anne Gégout-Petit, qui encore une fois m'ont permis d'aller plus loin. Yoan Paillet et Isabelle Witté, parce que.

À l'institut de l'information géographique et forestière pour leurs données. Et en particulier Fabienne Benest, Ingrid Bonhême, Jacques Drapier et Marine Dalmasso pour les discussions enrichissantes.

À Annie Buchwalter pour ses relectures des articles en anglais et ses conseils avisés, à Gilles Corriol et Benoît Renaux pour l'envoi de tableaux phytosociologiques, à Alain Bouvet pour les échanges sur les statistiques en sciences sociales.

À Pierre et Vincent pour la relecture de ce manuscrit.

À ma famille et mes proches. Pour leur soutien, leur présence, qui donnent tout son sens à ma vie.

Ces remerciements sont assez sobres. Un jour peut-être je saurais assez convenablement écrire pour réussir à retranscrire la reconnaissance, le respect, l'amitié voire l'amour que je porte aux personnes mentionnées ici. Un jour j'aurais le courage de m'adresser directement à « vous », et plus indirectement à « eux ». En attendant, je suis toujours partante pour aller boire un verre.

Résumé

En 1992 en Europe, grâce à la Directive Habitats-Faune-Flore, les habitats naturels sont devenus des objets à conserver au même titre que les espèces, élargissant ainsi le domaine d'actions des politiques publiques à un autre niveau d'organisation de la biodiversité. Mais la reconnaissance tardive de leur valeur de conservation, ainsi que des lacunes dans leurs définitions sont en partie responsables de l'absence de séries temporelles de données sur les habitats à l'échelle nationale. Cela limite notre capacité à surveiller et évaluer leur état de conservation, et à adapter les actions de conservation aux niveaux national et local. Les objectifs de cette thèse sont d'abord d'explorer des approches rapides et formalisées de reconnaissance des habitats forestiers afin de pouvoir ensuite étudier leur dynamique récente au regard de deux grands changements survenus au cours des dernières décennies : le réchauffement climatique et la création du réseau Natura 2000.

Nous avons d'abord étudié les incertitudes liées à la reconnaissance des habitats forestiers lors du rattachement d'un relevé floristique à un type d'habitat en comparant cinq experts et trois programmes automatiques de classement. Nous avons mis en évidence la forte variabilité de classement entre experts, et l'efficacité des programmes automatiques qui est comparable à celle des experts. Nous avons également montré que pour la reconnaissance des habitats forestiers, un nombre limité d'espèces est suffisant, et qu'il est possible d'utiliser des relevés réalisés en hiver. Ainsi, nous avons pu créer des séries temporelles de données standardisées sur les habitats forestiers à partir de différentes sources d'inventaires floristiques, rattachés ou non à un type d'habitat.

Dans un second temps, la création de 5701 couples de relevés floristiques historiques (avant 1987) et récents (après 1997) a permis de mettre en évidence, en montagne, un changement de 11% des couples vers des habitats forestiers caractéristiques de conditions climatiques plus chaudes. L'augmentation de la dominance de ces habitats nous permet de conclure à une thermophilisation des habitats forestiers en montagne. Cependant, aucun changement significatif n'a été observé en plaine, ce qui conduit à un décalage important entre les exigences thermiques des communautés végétales et les températures actuelles : une dette climatique se développe. Face à des impacts différenciés, nous concluons que les politiques publiques pourraient être mises en place et priorisées de façon différente en montagne et en plaine pour être plus efficaces.

Enfin, en étudiant 155 sites Natura 2000 français répartis sur tout le territoire métropolitain tempéré et montagnard, nous avons montré que, depuis la mise en place du réseau, l'augmentation de la quantité des très gros bois sur les zones où ils sont présents est significativement plus forte à l'intérieur du réseau Natura 2000 qu'à l'extérieur. Ainsi, nous avons mis en évidence que les actions de conservation mises en place dans les forêts au sein du réseau Natura 2000, qui sont gérées et exploitées, ont déjà eu des effets positifs sur les très gros bois, considérés comme une caractéristique de vieilles forêts, et utilisés aussi comme indicateur de biodiversité et du bon état de conservation des habitats forestiers.

Ce travail de thèse était nécessaire pour compléter les nombreuses études déjà disponibles à l'échelle des espèces et des communautés végétales, car pour être efficace il est indispensable de travailler à la conservation de tous les niveaux d'organisation de la biodiversité simultanément. Connaitre les domaines de validité des moyens de reconnaissance des habitats forestiers, mais aussi comprendre leur dynamique récente et les facteurs qui l'influencent permettent de fournir des éléments pour mettre en place un suivi des habitats forestiers et adapter les politiques publiques et les actions de gestion afin d'en améliorer l'efficacité.

Summary

In 1992, European natural habitats became items to be conserved in the same way as species were, thanks to the Habitats Directive. This enlarged the scope of action of nature protection public policies to a new level of biodiversity organisation. But the late recognition of the conservation value of habitats and the gaps in their definitions partly explain the absence of time series data at the national scale. This limits our capacity to monitor and assess their conservation status and to adapt conservation measures at the national and local levels. The present thesis work first investigates rapid, formalised approaches for identifying forest habitats. Then, these approaches are used to study the recent dynamics of forest habitats in relation to two substantial changes that occurred in the past decades, i.e., climate warming and the creation of the Natura 2000 network.

We first studied the uncertainties linked to the identification of forest habitats when assigning floristic surveys to habitat types by comparing five expert's judgements with three automatic classification programs. We highlighted high variability among expert judgements, and comparable efficiency between automatic classification programs and expert judgements. We also demonstrated that a limited number of species was sufficient to identify forest habitats, and that surveys carried out in winter could be used too. We thus created time series of standardised data on forest habitats based on different floristic survey sources, whether assigned to a habitat type or not.

Secondly, we created 5,701 pairs of historical (before 1987) and recent (after 1997) floristic surveys, and highlighted that 11% of the pairs located in highlands had shifted towards forest habitats characteristic of warmer climate conditions. The increased dominance of these habitats led us to conclude that thermophilisation was underway in highlands. However, no significant shift was observed in lowlands, hence a substantial difference between the thermal requirements of plant communities and current temperatures: a climatic debt is developing. In the face of these different impacts, we proposed that nature protection public policies could be more efficient if they were implemented and prioritised differently in highlands *vs*. lowlands.

Finally, we studied 155 Natura 2000 sites distributed across mainland temperate and mountainous France, and showed that the number of very large trees in the plots where they were observed had increased significantly more inside the network than outside it since its implementation. We thus evidenced that the conservation measures implemented in Natura 2000 forests, which are managed and exploited, have already had positive effects on very large trees – considered as a characteristic of old-growth forests and also used as biodiversity and conservation status indicators of forest habitats.

This thesis work was necessary to complement the numerous studies already available at the species and plant community scales, for it is indispensable to aim for the simultaneous conservation of all the levels of organisation of biodiversity to be efficient. Knowing the scope of validity of the tools used to identify forest habitats, but also understanding the recent dynamics of forest habitats and its influencing factors provide useful data to implement surveillance and adapt public policies and management actions, and thereby reach greater efficiency.

Articles scientifiques

Maciejewski, L., Pinto, P.E., Wurpillot, S., Drapier, J., Cadet, S., Muller, S., Agou, P., Renaux, B., & Gégout, J.-C. 2020. Vegetation unit assignments: phytosociology experts and classification programs show similar performance but low convergence. *Applied Vegetation Science* 23(4): 698-709. DOI: 10.1111/avsc.12516. Winner of the Editor's choice award 2020.

Maciejewski, L., Pinto, P.E., Wurpillot, S., Drapier, J., Cadet, S., Muller, S., Agou, P., Renaux, B., & Gégout, J.-C. *In prep.* A limited number of species is sufficient to assign a floristic survey to a vegetation unit.

Maciejewski, L., Kuhn, E., Gégout-Petit, A., & Gégout, J.-C. 2020. Natura 2000 forest habitats: climatic debt in lowlands and thermophilization in highlands. *Biodiversity and Conservation* 29(13): 3689–3701. DOI: 10.1007/s10531-020-02044-z.

Maciejewski, L., Paillet, Y., Witté, I. & Gégout, J.-C. *In prep.* Added value of the Natura 2000 network on the increase of the very large trees density.

Communications orales

Maciejewski, L., Kuhn, E. & Gégout, J.-C. 2016. Early signs of changes in Natura 2000 habitats linked to climate warming. *59th Annual Conference of the International Association of Vegetation Science (IAVS).* Pirenópolis, Brésil, 12-17/06/2016.

Maciejewski, L., Pinto, P. E., Wurpillot, S., Drapier, J., Cadet, S., Muller, S., Agou, P., Renaux, B. & Gégout, J.-C. 2016. Optimizing phytosociological units' identification: potentially reducing the time spent for vegetation surveys and extending the field season. *60th Annual Conference of the International Association of Vegetation Science (IAVS).* Palermo, Italy, 20-24/06/2017.

Maciejewski, L. & Gégout, J.-C. 2017. La conservation des habitats forestiers à l'échelle nationale dans le contexte de la Directive Habitats-Faune-Flore: étudier le passé récent pour améliorer leur gestion conservatoire. *Séminaire Biologie de la conservation : valoriser et transmettre la connaissance*. Nancy, France, 01/12/2017

Maciejewski, L., Pinto, P. E., Wurpillot, S., Drapier, J., Cadet, S., Muller, S., Agou, P., Renaux, B. & Gégout, J.-C. 2019. Un nombre limité d'espèces est suffisant pour identifier de manière pertinente un habitat Natura 2000 en forêt. *Séminaire annuel de l'école doctorale SIReNa*, Nancy, France, 07/02/2019

Maciejewski, L. 2019. Les habitats forestiers : méthodes de reconnaissance, déterminisme et implications pour la surveillance de l'état de conservation. *Finale régionale de Ma Thèse en 180 secondes.* Nancy, France, 28/03/2019

Maciejewski, L., Pinto, P. E., Wurpillot, S., Drapier, J., Cadet, S., Muller, S., Agou, P., Renaux, B. & Gégout, J.-C. 2020. Identification des habitats *a posteriori* : comparaison entre experts, et entre des experts et des programmes automatiques de classement. *Séminaire « Habitats »*, Paris, France, 30/01/2020

CHAPITRE 1 – INTRODUCTION.....15

1.1. L'écologie et la conservation de la nature 17
1.1.1. Les unités de base en écologie 17
1.1.1.1. Les approches holiste et réductionniste de la communauté végétale 17
1.1.1.2. L'approche phytosociologique de la communauté végétale 18
1.1.2. La conservation de la nature 19
1.1.2.1. Les politiques publiques de protection de la nature : des espèces aux écosystèmes 19
1.1.2.2. La Directive Habitats-Faune-Flore 20
1.1.2.3. La notion d'habitat 21
1.2. La reconnaissance des unités de végétation 21
1.2.1. Pourquoi créer des types ? 21
1.2.2. Les classifications de la végétation en vigueur 22
1.2.2.1. En Europe 22
1.2.2.2. En France 23
1.2.2.3. Focus sur les habitats d'intérêt communautaire 23
1.2.3. Reconnaitre une unité de végétation 24
1.2.3.1. Méthodes de reconnaissance manuelles des unités de végétation 24
1.2.3.2. Méthodes de reconnaissance automatiques des unités de végétation 25
1.2.3.3. Les relevés floristiques : exhaustivité de la liste d'espèce et taille de la placette 25
1.2.3.4. La standardisation de la reconnaissance des unités de végétation 26
1.2.4. Lacunes et enjeux identifiés 27
1.3. La dynamique récente des habitats forestiers 28
1.3.1. Influence du réchauffement climatique sur les habitats forestiers 28
1.3.1.1. Impacts du réchauffement climatique sur les communautés végétales 28
1.3.1.2. Difficultés de la prise en compte du changement climatique par les gestionnaires 29
1.3.1.3. Lacunes et enjeux identifiés 30
1.3.2. Efficacité du réseau Natura 2000 sur l'état de conservation des habitats forestiers 31
1.3.2.1. Mise en place du réseau Natura 2000 en France 31
1.3.2.2. Évaluation de l'efficacité du réseau Natura 2000 32
1.3.2.3. Lacunes et enjeux identifiés 34
1.4. Objectifs et cas d'étude 34
1.4.1. Enjeux, objectifs et hypothèses 34
1.4.2. Cas d'étude 35

CHAPITRE 2 – RECONNAISSANCE DES UNITÉS DE VÉGÉTATION.....39

2.1. Vegetation unit assignments: phytosociology experts and classification programs show similar performance but low convergence (DOI: 10.1111/avsc.12516) 41
2.1.1. Abstract 42
2.1.2. Introduction 43
2.1.3. Methods 44
2.1.3.1. Vegetation plots 44
2.1.3.2. Selection of organizations with recognized expertise in phytosociology 45
2.1.3.3. Assignment of vegetation plots to vegetation units 46
2.1.3.4. Comparing the assignments: the agreement ratio 47
2.1.3.4.1. Choosing the reference 47
2.1.3.4.2. Calculation of the agreement ratio 47

2.1.3.5. Comparison of the expert judgments 48
2.1.3.6. Automatic classification programs 48
2.1.3.7. Agreement ratio of the automatic classification programs 49
2.1.3.8. Random assignment 50
2.1.4. Results 50
2.1.4.1. Comparison among expert organizations 50
2.1.4.1.1. Comparison of the agreement ratios 50
2.1.4.1.2. Similar levels of skills among the expert organizations 52
2.1.4.1.3. Sources of disagreement among expert organizations 53
2.1.4.2. Agreement ratios of the automatic classification programs vs. agreement ratios of the expert organizations 54
2.1.4.3. Random assignment vs. expert organizations 54
2.1.5. Discussion 55
2.1.5.1. Lack of consistency among phytosociology experts 55
2.1.5.2. Sources of variability among phytosociology experts 55
2.1.5.3. Automatic classification programs perform similarly to phytosociology experts in vegetation unit assignment 56
2.1.5.4. Complementarity of manual and automatic assignments 57
2.1.5.5. Towards unified and clarified vegetation classifications 57
2.1.6. Acknowledgements 58
2.1.7. Supplementary information 59
2.1.7.1. Appendix S2.1 59
2.1.7.2. Appendix S2.2 59
2.1.7.3. Appendix S2.3 60
2.1.8. References 61
2.2. A limited number of species is sufficient to assign a floristic survey to a vegetation unit 63
2.2.1. Abstract 64
2.2.2. Introduction 65
2.2.3. Methods 66
2.2.3.1. Sampled sites and vegetation plots 66
2.2.3.2. Incomplete surveys 66
2.2.3.2.1. Incomplete surveys truncated according to the number of species 66
2.2.3.2.2. Incomplete surveys truncated according to the time spent in the field 66
2.2.3.2.3. Incomplete surveys truncated according to the species potentially recognisable in winter 67
2.2.3.3. Automatic classification program 67
2.2.3.4. Comparing the assignments of the automatic classification program based on complete and incomplete surveys 67
2.2.4. Results 69
2.2.4.1. Number of species required for vegetation unit assignment 69
2.2.4.2. Time spent on the field for vegetation unit assignment 69
2.2.4.3. Influence of the season on vegetation unit assignment 69
2.2.5. Discussion 72
2.2.5.1. Extra information on the possible use of incomplete floristic surveys 72
2.2.5.2. Species are not all equally informative in vegetation unit assignments 72
2.2.5.3. Forest habitats can be mapped in winter with limited means 73
2.2.5.4. Choosing the hierarchical level in the typology 74
2.2.5.5. An automatic classification program can create standardised habitat assignment data with a great variety of data sources 74
2.2.6. Acknowledgements 75
2.2.7. References 76

CHAPITRE 3 – DYNAMIQUE RÉCENTE DES HABITATS FORESTIERS.....79

3.1. Natura 2000 forest habitats: climatic debt in lowlands and thermophilization in highlands (DOI: 10.1007/s10531-020-02044-z) 81
3.1.1. Abstract 82
3.1.2. Introduction 83
3.1.3. Methods 84
3.1.3.1. Floristic data 84
3.1.3.2. Assignment of a Natura 2000 habitat type to each vegetation plot 84
3.1.3.3. Production of a temperature index per Natura 2000 habitat type 85
3.1.3.4. Pairing plots 85
3.1.3.4.1. Definition of the historical and recent periods 85
3.1.3.4.2. The historical-recent dataset (HIS-REC dataset) 85
3.1.3.4.3. The historical-historical dataset (HIS-HIS dataset) 86
3.1.3.4.4. Light-controlled subset of the historical-recent dataset 86
3.1.3.5. Comparison of the habitat temperature indexes between periods 87
3.1.4. Results 88
3.1.5. Discussion 90
3.1.6. Acknowledgments 92
3.1.7. Supplementary information 92
3.1.8. References 93
3.2. Added value of the Natura 2000 network to increased very large tree density 95
3.2.1. Abstract 95
3.2.2. Introduction 96
3.2.3. Methods 97
3.2.3.1. Data of the French national forest inventory (NFI) 97
3.2.3.2. The Natura 2000 network: definitions of the locations, time periods and study sites 97
3.2.3.2.1. Location: inside versus outside the Natura 2000 network 97
3.2.3.2.2. Time periods: before the implementation of the Natura 2000 network versus the “current” period 98
3.2.3.2.3. Site selection 98
3.2.3.3. Variables 99
3.2.3.3.1. Forest stand parameters 99
3.2.3.3.2. Climate and soil parameters 100
3.2.3.4. Final site selection and balance of the dataset 100
3.2.3.5. Statistical analyses 101
3.2.4. Results 102
3.2.4.1. Site and forest stand conditions 102
3.2.4.1.1. Distribution and ecological conditions 102
3.2.4.1.2. Forest stands 102
3.2.4.1.3. Very large trees species 102
3.2.4.2. Effect of fertility and tree density on VLT density 103
3.2.4.3. VLT presence in the sites before the implementation of the Natura 2000 network 103
3.2.4.4. Evolution of VLT density inside and outside the Natura 2000 network 104
3.2.5. Discussion 105
3.2.5.1. Efficiency of the Natura 2000 network 105
3.2.5.1.1. A faster increase of very large tree density inside the Natura 2000 network 105
3.2.5.1.2. Potential accountable conservation efforts 106
3.2.5.2. VLT dynamics 107
3.2.5.3. Progress of an old-growth forest attribute in managed forests 107

3.2.6. Acknowledgements 107
3.2.7. Supplementary information 108
3.2.7.1. Appendix S3.2 108
3.2.7.2. Appendix S3.3 108
3.2.7.3. Appendix S3.4 109
3.2.8. References 110

CHAPITRE 4 – DISCUSSION 115

4.1. Reconnaitre les unités de végétation 117
4.1.1. Discussion autour de la méthode : l'indice de similitude 117
4.1.2. Les principaux résultats et leur limites 118
4.1.2.1. Le niveau minimal d'information floristique nécessaire pour la reconnaissance des unités de végétation 118
4.1.2.1.1. Le nombre d'espèces et le temps passé sur le terrain 118
4.1.2.1.2. Dans quels types de projets peut-on utiliser des relevés incomplets ? 119
4.1.2.1.3. Dans quels types de projets ne peut-on pas utiliser des relevés incomplets ? 119
4.1.2.1.4. Quels types de milieux sont concernés ? 120
4.1.2.2. Comparaison des méthodes de reconnaissance et leur efficacité 120
4.1.2.2.1. Divergence entre les experts 120
4.1.2.2.2. Les programmes de classement sont efficaces 122
4.1.3. Implications pour les programmes de conservation de la nature 123
4.1.3.1. Optimisation du travail de terrain 123
4.1.3.2. Session d'intercalibration entre experts 123
4.1.3.3. Conseils sur l'utilisation des outils de reconnaissance des unités de végétation 123
4.1.4. Perspectives de recherche 124
4.2. Dynamique récente des habitats forestiers 124
4.2.1. Impacts du réchauffement climatique sur les habitats forestiers 125
4.2.1.1. Discussion autour de la méthode : la création de couples par appariement géographique 125
4.2.1.2. Les principaux résultats et leurs limites : thermophilisation en montagne et dette climatique en plaine 126
4.2.1.3. Implications pour les programmes de conservation de la nature 129
4.2.1.4. Perspectives de recherche 131
4.2.2. Efficacité du réseau Natura 2000 131
4.2.2.1. Discussions autour de la méthode : l'échantillonnage et le choix des très gros bois 131
4.2.2.2. Les principaux résultats et leurs limites 132
4.2.2.2.1. Augmentation plus rapide des TGB à l'intérieur du réseau Natura 2000 132
4.2.2.2.2. Hypothèses sur les causes des évolutions observées 133
4.2.2.3. Implications pour les programmes de conservation de la nature 134
4.3. Synthèse des principaux apports pour les programmes de protection de la nature 136
4.3.1. À l'échelle locale 136
4.3.2. À l'échelle nationale 137
4.3.2.1. L'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers d'intérêt communautaire 137
4.3.2.2. La surveillance des habitats forestiers d'intérêt communautaire 137
4.3.2.2.1. Les données de l'inventaire forestier national pour la surveillance des habitats forestiers 137
4.3.2.2.2. Complémentarité des méthodes de reconnaissance des unités de végétation 138
4.3.2.3. La connectivité des espaces protégés 139

BIBLIOGRAPHIE 140

Chapitre 1

Introduction

1. INTRODUCTION

1.1. L'écologie et la conservation de la nature

L'écologie est aujourd'hui un mot très à la mode. Pour une majorité de personnes elle représente surtout un mouvement de protection de l'environnement. Cependant, d'un point de vue historique, l'écologie se définit d'abord comme une discipline scientifique (Masutti 2004). Ernst Haeckel en 1866 est le premier à définir l'écologie, comme la science globale des relations des organismes avec le monde extérieur environnant (Haeckel 1866). De nombreuses définitions de l'écologie ont été ensuite données depuis son développement, mais celle-ci reste valable (Dajoz 2003). Comme science appliquée, l'écologie développe et met en œuvre les connaissances théoriques et pratiques à partir desquelles devraient être posés, puis résolus, la plupart des problèmes liés à la sauvegarde, à l'aménagement ou à l'exploitation des écosystèmes et des ressources renouvelables de la biosphère (Barbault 2008).

1.1.1. Les unités de base en écologie

1.1.1.1. Les approches holiste et réductionniste de la communauté végétale

De la fin du 19^{e} siècle jusqu'à la moitié des années 1920, l'écologie végétale a joué un rôle fondamental dans l'histoire de l'écologie (Bergandi 1999). À cette période, l'écologie est à la recherche de ses objets d'étude, et des débats houleux existent sur la définition des unités de base de l'écologie. Des unités fondamentales de la nature telles que association végétale, climax, biome, communauté biotique, écosystème, se trouvent en compétition. En particulier, deux conceptions de la communauté végétale s'opposent à l'époque : Frederic E. Clements et John Phillips soutiennent plusieurs formes d'organicisme écologique (vision « holiste »), tandis que Henry A. Gleason, et Arthur G. Tansley à l'origine, interprètent la communauté végétale comme le résultat d'une juxtaposition fortuite d'individus (vision « réductionniste ») (Bergandi 1999). L'approche holistique d'un système organisé tend à le traiter comme une unité globale avec ses caractéristiques propres non déductibles de celles de ses éléments. L'approche réductionniste, à l'inverse, cherche à expliquer le comportement d'un système en partant des propriétés de ses éléments (Drouin 1987).

Clements fonde sa conception organismique du climax comme unité de base de l'écologie végétale dans son ouvrage *Plant Succession* en 1916 (Bergandi 1999). Le climax représenterait la formation végétale fondamentale, l'unité de base de la végétation vers laquelle convergeraient les différents stades d'évolution de la communauté végétale (selon les auteurs : groupement ou association végétale). Ce développement serait uniquement dû, selon Clements et Phillips, aux réactions du compartiment biotique et serait progressif, des stades jeunes aux stades adultes. Ils affirment que tout climax peut se reproduire, répétant avec une fidélité rigoureuse les étapes de son développement, l'histoire de la vie d'une formation se déroulant suivant un processus complexe mais défini (Bergandi 1999).

Gleason a des positions très différentes de celles de Clements et Phillips. Il affirme que l'association végétale est une entité réelle, mais elle ne possède ni uniformité structurale, ni limites déterminées (Gleason 1926; Deléage 1991). Cette difficulté à repérer et classer les associations végétales pousse Gleason à soutenir un point de vue individualiste sur la nature des associations végétales. Selon lui, l'association est plutôt le résultat direct d'une juxtaposition d'individus soumis à des causes de changement fortuites, et toujours à l'œuvre (Bergandi 1999). Ce faisant, Gleason refuse certains traits distinctifs de l'organisme comme l'unité et

l'uniformité de structure. Il perçoit le monde vivant comme un continuum plutôt que comme une mosaïque de communautés, toujours en état d'équilibre relatif et temporaire (Deléage 1991)

Tansley lui aussi critique la doctrine holiste de Clements et Phillips dans les années 1930. Il refuse de considérer la biocénose comme un "super organisme" et propose la notion de système écologique (Drouin 1987). Pour lui l'unité la plus fondamentale est la totalité du système, incluant non seulement le complexe des organismes mais aussi tout le complexe des facteurs physiques. Les systèmes ainsi formés sont de ce point de vue les unités de base de la nature à la surface de la terre, qu'il propose d'appeler « écosystèmes » (Tansley 1935; Drouin 1987). Il propose de considérer l'organisation des unités écologiques sur un mode plus mécaniste qu'organiciste. Mais paradoxalement le concept d'écosystème, une fois adopté, se prête à des interprétations que l'on qualifie souvent d'holistes (Drouin 1987), par exemple lorsqu'on leur attribue des propriétés émergentes. Le terme d'écosystème s'est ensuite imposé (Bergandi 1999). L'écologie contemporaine a été édifiée sur cette base (Bergandi 1999), en se donnant classiquement pour objet principal d'étude la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Blandin & Luce 1994).

1.1.1.2. L'approche phytosociologique de la communauté végétale

En parallèle de l'approche anglo-saxonne que nous venons de présenter, une méthode de description très fine des communautés végétales a émergé en Europe de l'Ouest au début du 20^{e} siècle : la phytosociologie. De façon synthétique, la phytosociologie est l'étude des associations végétales (Guinochet 1973). Elle trouve son origine dans les travaux des géographes et en particulier des phytogéographes du 19^{e} siècle. Mais les auteurs s'accordent sur le point de départ de la phytosociologie moderne correspondant à l'adoption de la définition de son principal objet d'étude au moment du Congrès international de Botanique tenu à Bruxelles en 1910 : « *une association est un groupement végétal de composition floristique déterminée, de conditions stationnelles et de physionomie homogènes* » (Guinochet 1973; Van Der Maarel 1975; Biondi 2011). Deux écoles, en Europe, ont joué un plus grand rôle dans l'histoire de la phytosociologie : Einar Du Rietz et l'école d'Uppsala développe en 1921 l'idée que l'association est fondée sur la constance-dominance, et Josias Braun-Blanquet et l'école de Zurich-Montpellier met en avant la notion d'espèce caractéristique dans la définition de l'association en 1913 (Deléage 1991). Lors du VI^{ème} Congrès international de Botanique tenu en 1935 à Amsterdam, le terme association végétale a été officiellement consacré avec son acception floristique comme : « *une unité de végétation basée surtout sur les espèces caractéristiques et différentielles au sens de l'Ecole zuricho-montpelliéraine* » (Guinochet 1973). Malgré de nombreuses objections, la phytosociologie et en particulier la vision de l'Ecole zuricho-montpelliéraine, appelé aussi phytosociologie sigmatiste, s'impose au fur et à mesure dans la plupart des pays européens pour la description de la végétation.

L'association végétale, unité de base de la classification phytosociologique est une unité abstraite, construite sur la base d'un nombre suffisants de relevés, et définie par ses espèces caractéristiques qui lui sont fidèles, donc plus présentes dans celle-ci que dans une autre (Royer 2009). Les associations peuvent être regroupées en alliance, dont l'ensemble spécifique normal est la somme de ceux des associations constituantes et qui comprend des espèces caractéristiques d'alliance. Puis les alliances peuvent être regroupées en ordres, et les ordres en classes (Guinochet 1973) créant ainsi une classification hiérarchique, le synsystème phytosociologique.

Même si certains auteurs affirment que la phytosociologie au travers de certaines de ses grandes figures comme Braun-Blanquet et plus tard Reinhold Tüxen est restée neutre vis-à-vis du débat qui oppose les visions holistes et réductionnistes (Guarino et al. 2018), elle est plutôt *a priori* d'obédience organiciste car elle reconnait une homogénéité et une composition floristique déterminée à l'association végétale. Elle reconnait également la notion d'association végétale climacique. Mais contrairement à Clements, elle reconnait l'existence de séries (successions d'associations végétales) progressives et régressives, donc refuse la théorie du monoclimax (Guinochet 1973). Elle reconnait aussi que les individus d'association ne sont pas immuables, mais qu'ils sont au contraire le siège de variations de composition floristique, notamment sur le terrain où il est parfois difficile pour le phytosociologue de trouver des surfaces homogènes floristiquement pour réaliser des inventaires (Guinochet 1973). C'est la recherche délibérée de discontinuités qui a été très souvent reprochée à la phytosociologie, en particulier car elles peuvent être très difficiles à déceler voire inexistantes, cependant « *on ne voit pas comment on pourrait décrire et comprendre le tapis végétal sans passer par l'intermédiaire de discontinuités* » (Guinochet 1973). Il est intéressant de remarquer qu'aujourd'hui les descriptions précises que permettent les méthodes numériques donnent raison aux deux points de vue (holiste et réductionniste) : sauf en cas de modifications brusques du milieu, les modifications de communautés ne sont jamais totalement abruptes mais simplement plus rapides en certains endroits qu'en d'autres (Frontier & Pichod-Viale 1995).

1.1.2. La conservation de la nature

1.1.2.1. Les politiques publiques de protection de la nature : des espèces aux écosystèmes

Dans les années 1980, un nouveau domaine spécifique de l'écologie scientifique a émergé : la biologie de la conservation. Ce volet de l'écologie s'est développé en réponse à une situation alarmante, liée au développement des activités humaines et à leurs impacts sur les espèces qui conduisent aujourd'hui à ce qui est considéré comme la sixième extinction de masse (Ceballos et al. 2017). La biologie de la conservation a été définie comme une discipline de crise par Soulé (1985). Elle a évolué du statut de science qui enregistre des catastrophes à une science d'action (Barbault 2008), permettant d'apporter un cadre scientifique aux politiques publiques de conservation de la nature.

Néanmoins, les préoccupations de conservation de la nature sont plus anciennes même si les scientifiques s'en sont collectivement saisis tardivement. Les politiques de conservation de la nature se sont d'abord principalement développées autour de la préservation de territoires remarquables (milieu du 19^{e} siècle pour les premières réserves puis parcs nationaux américains), parfois pour des raisons esthétiques (naissance de la série artistique de Fontainebleau en 1861), et pour la préservation des espèces (Convention internationale du 19 mars 1902 pour la protection des oiseaux utiles à l'agriculture) (Baer 1968). Les acteurs de la conservation de la nature (communauté scientifique, gestionnaires et décideurs) se sont ensuite rendu compte qu'une approche exclusivement centrée sur l'échelle spécifique ne permettait pas de conserver toutes les composantes de la biodiversité (Gigante et al. 2016). Ainsi les dispositifs de protection des espèces se sont vus au fur et à mesure complétés par des dispositifs visant d'autres niveaux d'organisation de la biodiversité. Si on prend comme exemple un dispositif d'évaluation tel que les listes rouges, elles concernent au niveau mondial pour l'instant seulement 6% des espèces décrites (IUCN 2020). Récemment, l'Union internationale pour la conservation de la nature a commencé à développer des listes rouges « écosystème » en introduisant le

concept d'effondrement, analogue à celui d'extinction pour les espèces (Keith et al. 2013; Keith et al. 2015). La mise en place de liste rouge espèces peut permettre de nourrir les évaluations sur les écosystèmes. Mais on peut également envisager que s'intéresser à l'évolution des écosystèmes peut permettre de récupérer des informations sur des espèces peu ou mal connues et non évaluées par les listes rouges espèces (Gigante et al. 2016). Les listes rouges ne constituent pas une politique publique de protection de la nature, mais un dispositif d'évaluation du risque d'extinction ou d'effondrement. Cela illustre la complémentarité des approches espèces et écosystèmes dans la conservation de la nature, car elles ont des objectifs communs mais en particulier une échelle de travail différente qui les justifie chacune, et l'association des deux approches ne peut qu'améliorer leur efficacité.

1.1.2.2. La Directive Habitats-Faune-Flore

La répartition des espèces et des écosystèmes peut dépasser les frontières, et il en est de même pour les menaces qui pèsent sur la biodiversité, c'est pourquoi des politiques de conservation de la nature transfrontalières ont vu le jour. Sur le territoire européen, la Directive européenne Oiseaux 79/409/CEE du 2 avril 1979 (DO, EC Council 2010) a pour objectif de promouvoir la protection et la gestion des populations d'espèces d'oiseaux sauvages. Cette protection s'applique aussi bien aux oiseaux eux-mêmes qu'à leurs nids, leurs œufs et leurs habitats d'espèces. Elle met donc en avant le fait que pour protéger des espèces, on doit également protéger les écosystèmes dans lesquels ils vivent. Les écosystèmes vont finalement se voir obtenir une valeur de conservation intrinsèque, comme objet à conserver au même titre que les espèces, grâce à la définition des habitats naturels d'intérêt communautaire dans la Directive Habitats-Faune-Flore en 1992 (DHFF, EC Council 2006). Les habitats naturels sont une déclinaison pratique de la notion d'écosystème, et les habitats naturels d'intérêt communautaire sont menacés, constituent des exemples remarquables caractéristiques des régions biogéographiques d'Europe, ou sont rares comme par exemple les forêts de pentes, éboulis ou ravins du *Tilio-Acerion* (UE 9180) (Photo 1.1).



Photo 1.1 : forêts de pentes, éboulis ou ravins du *Tilio-Acerion* (UE 9180), © Y. Martin

L'objectif de la DHFF est de maintenir ou restaurer dans un état de conservation favorable les espèces et les habitats d'intérêt communautaire. Pour ce faire, les États membres ont dû procéder à la désignation de périmètres pour la protection des espèces et des types d'habitats énumérés aux annexes I et II de la DHFF et à l'annexe I de la Directive Oiseaux, ainsi que pour les oiseaux migrateurs. Ensemble, ces sites forment un réseau écologique appelé Natura 2000. La désignation de ces sites s'est étalée sur plusieurs années, et en 2006 le réseau français a atteint une surface proche de celle que présente le réseau à l'heure actuelle (Rouveyrol 2016). Les mesures prises au titre de la DHFF doivent tenir compte des exigences économiques, sociales et culturelles ainsi que des particularités régionales et locales des zones concernées (EC Council 2006). Ainsi, les activités humaines, comme par exemple les cultures ou l'exploitation forestière, ne sont pas exclues du réseau Natura 2000. Actuellement, le réseau Natura 2000 européen couvre un cinquième du territoire de l'Union Européenne et constitue le plus grand réseau d'espaces protégés du monde (MTES 2020).

Afin de vérifier l'atteinte des objectifs de la DHFF, les États membres doivent mettre en place une surveillance de l'état de conservation des habitats et des espèces présents, sur l'intégralité de leur territoire (Art.11, EC Council 2006), et présenter tous les six ans un rapport à la Commission européenne sur l'évaluation de cet état (Art.17, EC Council 2006). Ces informations sont ensuite rassemblées afin de dégager la tendance générale pour chaque espèce et chaque habitat partout en Europe.

1.1.2.3. La notion d'habitat

Les définitions du terme habitat varient considérablement dans la littérature écologique. Boullet (2003), reprenant pour une bonne part les idées de Yapp (1922), fait émerger trois principes essentiels :

- un espace géographique, possédant donc une réalité spatiale ;
- un ensemble de paramètres environnementaux agissant dans cet espace géographique et associant facteurs physico-chimiques (facteurs abiotiques) et facteurs biotiques ;
- une organisation spatio-temporelle et une approche multiscalaire du concept d'habitat.

Le premier principe est un principe chorologique (de localité) car l'habitat possède une dimension spatiale et géographique réelle. Le second principe d'essence écologique met en évidence, comme dans la définition de la DHFF, « *les caractéristiques géographiques, abiotiques et biotiques, qu'elles soient entièrement naturelles ou semi-naturelles* » (DHFF, EC Council 2006) par lesquelles se distingue un habitat. Le troisième principe rappelle que l'habitat est aussi un concept dynamique et qu'il s'inscrit à différentes échelles spatio-temporelles (Maciejewski et al. 2016). Noss (1990) précise que le terme « écosystème » comprend la communauté biotique et les aspects abiotiques de l'environnement, ainsi que les flux qui circulent entre ces divers compartiments. On peut donc s'appuyer sur l'idée que l'habitat est un écosystème auquel on ajoute une dimension géographique et descriptive précise, avec des limites cartographiables, les interactions et les échanges dépassant parfois ses frontières.

Dans ces travaux, on retiendra la définition de la Directive Habitats-Faune-Flore qui définit les habitats naturels comme *« des zones terrestres ou aquatiques se distinguant par leurs caractéristiques géographiques, abiotiques et biotiques, qu'elles soient entièrement naturelles ou semi-naturelles »* (DHFF, EC Council 2006). Rameau et al. (2000) précisent que « *la végétation par son caractère intégrateur permet de déterminer l'habitat* ». Ceci, reconnu par de nombreux auteurs, permet d'éviter les confusions sémantiques entre les notions d'habitat et de végétation tout en reconnaissant le rôle de la phytosociologie dans la caractérisation des habitats terrestres (Braun-Blanquet et al. 1932; Boullet 2003).

1.2. La reconnaissance des unités de végétation

1.2.1. Pourquoi créer des types ?

Les politiques de conservation de la nature ont besoin de définir de manière précise les objets visés. Ainsi la DHFF nomme dans ses annexes les espèces et les habitats qu'elle considère comme d'intérêt communautaire. Comme pour les noms scientifiques des espèces, le nom de l'habitat est la porte d'accès à tous ses attributs écologiques, biologiques et non biologiques : répartition, cartographie (polygones d'habitat), données sur l'écologie, fonctionnement, gestion, réglementation, etc. (Maciejewski et al. 2016). Dans ce contexte, définir des types d'habitat rassemblés dans une typologie est indispensable, notamment pour une protection

juridique efficace ou encore afin de pouvoir calculer les surfaces occupées par chaque habitat et évaluer leur rareté.

Créer une typologie revient à installer des limites, borner le domaine d'existence de chaque type dans un univers défini au préalable. Seulement, dans la nature les discontinuités ne sont pas toujours évidentes. Quand elles ne le sont pas du tout, créer des types revient à passer d'un système continu, comme par exemple un gradient de couleur, à un système discret, un nuancier de couleur de peinture. La création des types dépend de l'objectif que l'on se fixe. Si l'on poursuit sur le même exemple du gradient de couleur, on ne va pas créer les mêmes types dès lors que l'on souhaite créer un nuancier de couleur pour teinture pour cheveux, ou créer un nuancier pour peinture murale (Maciejewski et al. 2016). Cela a pour conséquence par exemple que deux typologies ne seront pas forcément en correspondance complète et bijective. De plus, lors de la création de types, si on ne dispose pas de l'information complète, sur tout le territoire, ou si les différents types sont créés sur du temps long, on peut se retrouver avec des types qui se chevauchent ou des types manquants.

1.2.2. Les classifications de la végétation en vigueur

La description des unités de végétation reste aujourd'hui une des bases de la description des écosystèmes concrets, donc des habitats, notamment car la végétation est bien visible sur le terrain et fixe (Frontier & Pichod-Viale 1995). Mais il n'existe pas une seule façon valide et universelle de définir des types de végétation (De Cáceres & Wiser 2012). Ainsi de nombreuses typologies ont été développées.

1.2.2.1. En Europe

Traditionnellement, la classification de la végétation a été dominée par l'analyse de listes d'espèces avec des mesures d'abondances, issues de relevés de végétation. En effet, les espèces sont porteuses d'informations écologiques, qui peuvent être utilisées pour identifier et décrire l'organisation de la végétation et ses unités, et les interpréter écologiquement (Mucina et al. 2016). Cette approche espèce-centrée est au cœur de la phytosociologie. Sur les quatre-vingt-dix dernières années, un très grand nombre d'études phytosociologiques ont été menées, et ont proposé la création d'unités de végétation partout en Europe et au-delà, concernant la plupart des écosystèmes terrestres. Seulement toutes ces initiatives ont été peu coordonnées, avec des propositions de création de systèmes hiérarchiques pour structurer les unités décrites entre elles mais souvent contestées. Cependant, récemment et dans plusieurs pays, les classifications phytosociologiques ont été unifiées et structurées, par exemple en Espagne et au Portugal (Rivas-Martinez et al. 2001), en France (Bardat et al. 2004), et à l'échelle européenne (Mucina et al. 2016).

La prise de conscience internationale sur la nécessité de la conservation de la nature et le développement des politiques de protection qui en découlent, ont donc mis en évidence le besoin de standardiser et d'harmoniser les classifications de la végétation. Au milieu des années 1980, grâce au projet CORINE (Coordination of Information on the Environment), des classifications standardisées et hiérarchisées des biotopes ont été développées pour la première fois. La classification CORINE Biotope (Devillers et al. 1991) a vu le jour en 1991 et concernait principalement l'Europe de l'ouest. Son objectif était de décrire les biotopes au sein de la Communauté européenne en particulier pour identifier ceux d'importance majeure pour la conservation de la nature. Ce travail s'est beaucoup basé sur les classifications phytosociologiques existantes (Devillers et al. 1991). CORINE Biotope a constitué une base pour la création de la liste des habitats naturels d'intérêt

communautaire décrits dans le manuel EUR 28 (European Commission DG Environment 2013). Enfin, la classification EUNIS (European Nature Information System), qui fait maintenant référence au niveau européen, a été construite à partir de la typologie CORINE Biotope et de la suivante, la classification des habitats du Paléarctique (Devillers & Devillers-Terschuren 1996). Des traductions limitées aux habitats présents en France ont été réalisées (Louvel et al. 2013; Bajjouk et al. 2015a; Bajjouk et al. 2015b; Gayet et al. 2018).

1.2.2.2. En France

Le Prodrome des végétations de France (PVF) est le référentiel typologique français pour la phytosociologie sigmatiste. Élaborée sous l'égide de la Société française de phytosociologie, la première version du Prodrome appelé PVF 1 (Bardat *et al.*, 2004) présente, pour la France métropolitaine, un synsystème des unités supérieures de végétation (de la classe à la sous-alliance). Sa déclinaison au niveau association a été lancée en 2006 (PVF 2) et est toujours en cours (Bioret et al. 2014).

Le manque d'informations concernant les habitats non décrits dans la DHFF, associé au besoin d'étayer les descriptions des experts par des données floristiques et écologiques quantitatives, sont à l'origine de la réalisation du document « typologie et caractérisation phytoécologique des habitats forestiers de la France tempérée » (Gégout et al. 2009). Il propose une caractérisation précise et quantitative des conditions floristiques, climatiques et édaphiques des habitats forestiers de la France tempérée, hors zone méditerranéenne, qu'ils soient inclus ou non dans la DHFF. Les types d'habitat décrits correspondent à un niveau association de la classification phytosociologique.

1.2.2.3. Focus sur les habitats d'intérêt communautaire

La liste des habitats d'intérêt communautaire de l'annexe 1 de la DHFF a été élargie au fur et à mesure de l'adhésion de nouveaux pays à l'Union Européenne. Elle contient 231 habitats d'intérêt communautaire qui couvrent la diversité des écosystèmes européens terrestres et marins (forêts, prairies, landes, fourrés, zones humides dont lacs et cours d'eau, écosystèmes côtiers et marins), dont plus de la moitié sont présents sur le territoire français (132 habitats). Les définitions des habitats d'intérêt communautaire notamment terrestres sont en bonne partie basées sur la phytosociologie ou des descriptions d'assemblages d'espèces du même ordre (Mucina et al. 2016), et elles peuvent contenir aussi des indications géographiques, physionomiques ou de structure. Pour les habitats forestiers, le niveau de l'habitat naturel correspond approximativement à un niveau alliance de la classification phytosociologique. La qualité des descriptions proposées dans le manuel EUR 28 (European Commission DG Environment 2013) est très variable. Certaines descriptions sont équivoques, ce qui peut amener à des interprétations différentes (Mucina et al. 2016), entre les pays et au sein d'un même pays (e.g. Gaudillat & Villaret 2011).



Photo 1.2 : hêtraies-chênaies collinéennes hyperatlantiques à If et à Houx (UE 9120-1), habitat élémentaire des hêtraies atlantiques acidophiles à sous-bois à *Ilex* et parfois Taxus (*Quercion roboris* ou *Illici-Fagenion*) (UE 9120), correspondant à l'association phytosociologique *Vaccinio myrtilli-Quercetum petraeae*, © A. Lagrave

Afin de compléter et de préciser le manuel d'interprétation EUR 28 pour la France, des « Cahiers d'habitats » ont été rédigés (Bensettiti (coord.) 2001-

2005). Ceux-ci comportent des descriptions détaillées des habitats présents sur le sol métropolitain et des préconisations sur les modes de gestion appropriés pour les conserver. Chaque habitat d'intérêt communautaire présent sur le territoire a été décliné en unités inférieures appelées habitats élémentaires, qui correspondent pour les habitats forestiers approximativement au niveau association de la classification phytosociologique (Photo 1.2).

1.2.3. Reconnaitre une unité de végétation

Les publications ou rapports scientifiques sur les classifications de végétation, ou les typologies elles-mêmes, présentent régulièrement le domaine géographique et les types de milieux concernés, la description des unités produites, parfois les données et la méthode utilisée pour créer les unités de végétation. Cependant elles n'indiquent que très rarement la méthode à suivre pour attribuer un nouveau relevé de végétation aux unités décrites (De Cáceres & Wiser 2012). Sauf travaux récents concernant en particulier la typologie EUNIS (Davies et al. 2004; Louvel et al. 2013; Gayet et al. 2018), les typologies présentées précédemment, dont le manuel EUR 28 et les cahiers d'habitats, décrivent les unités de végétation mais ne donnent pas de règles claires et explicites sur le moyen d'attribuer un nouveau relevé de végétation à une unité de végétation.

Il existe différentes façons de regrouper et présenter les différentes méthodes de détermination de l'unité de végétation à laquelle appartient un relevé (voir De Cáceres & Wiser 2012). Dans ce travail de thèse, nous distinguons d'abord deux grands types : (i) les méthodes dites « manuelles », réalisées par une personne experte, avec potentiellement une aide à la décision telle qu'une clé de détermination mais sans utilisation d'un logiciel informatique ; (ii) les méthodes automatiques, utilisant des outils informatiques pour attribuer un relevé à une unité de végétation.

1.2.3.1. Méthodes de reconnaissance manuelles des unités de végétation

Dans la pratique générale, le fait d'attribuer un relevé de végétation à une unité de végétation se fait sur la base d'un unique jugement par un expert, à partir des espèces présentes et des informations stationnelles. Mais les pratiques peuvent être diverses :

- Dans la tradition phytosociologique, on utilise un relevé phytosociologique qui comporte la totalité des espèces observées et leur recouvrement, réalisé sur une surface qualifiée d'aire minimale pendant la saison de végétation (Royer 2009) ;
- Pour la mise en place d'une cartographie dans le cadre d'un inventaire des habitats sans autre évaluation, dans la pratique générale, les relevés floristiques ne sont pas exhaustifs, et se concentrent sur les espèces caractéristiques des unités recherchées (Bruelheide et al. 2020), avec potentiellement une aide à la décision telle qu'une clé de détermination. Parfois aucun relevé n'est réalisé mais l'unité de végétation est déterminée à vue, à partir de quelques espèces observées et des informations stationnelles.

Que la détermination soit faite à partir d'un relevé exhaustif ou à la volée, en l'absence de règles standardisées ce processus est partiellement subjectif, donc il peut être long et compliqué même pour les experts et beaucoup varier selon les pays et les utilisateurs (Guarino et al. 2018).

1.2.3.2. Méthodes de reconnaissance automatiques des unités de végétation

Il existe également des méthodes numériques de classification : on parle de méthodes de classification de la végétation supervisées quand elles permettent de classer de nouveaux relevés dans des types définis au préalable. Elles sont créées à partir de deux éléments principaux : un moteur d'inférence qui est un algorithme informatique, et une base de connaissances qui constitue les informations écologiques ou floristiques nécessaires à l'algorithme pour fonctionner. La base de connaissances peut être un ensemble de relevés déjà attribués à des unités de végétation (définition extensive des unités de végétation), ou bien un ensemble de règles créées à partir des descriptions des unités de végétation (définition intensive, e.g. Chytrý et al., 2020)(Tichý et al. 2019). Lorsqu'on utilise des définitions extensives des unités de végétation, un moyen d'estimer la similarité de nouveaux relevés avec les relevés de la base de connaissance initiale doit être choisi. Pour cela, un grand nombre d'indices de fidélité ou de similarité basées sur la composition spécifique ont été développés qui sont ensuite associés à des algorithmes, par exemple : IndVal (Dufrêne & Legendre 1997), l'indice *u* (Bruelheide 2000), le coefficient de fidélité ϕ (phi) (Chytrý et al. 2002), le « frequency-positive fidelity index » (FPFI) (Tichý 2005), ou encore l'indice composite de van Tongeren et al. (2008). On peut également utiliser d'autres méthodes statistiques comme le réseau neuronal artificiel pour attribuer un jeu de nouveaux relevés à des unités existantes (Černá & Chytrý 2005), l'analyse discriminante quadratique (Ejrnaes et al. 2004), le « Possibilistic C-means algorithm » (De Cáceres et al. 2009), la méthode « Cocktail clustering » (Bruelheide 2016), ou encore « the GRIMP method » (Tichý et al. 2019).

Les programmes automatiques de classement ont pour avantage de pouvoir classer un très grand nombre de relevés de manière rapide et standardisée. Une fois développé, le coût et le temps nécessaire au fonctionnement de l'outil est minime, notamment en comparaison du temps nécessaire à un expert pour réaliser le même travail. De plus les programmes peuvent être améliorés avec l'augmentation du nombre de relevés disponibles ou l'amélioration des règles formelles d'attribution. Cependant, ils sont également limités par ce même nombre de relevés ou des règles d'attribution qui peuvent être partiellement correctes ou incomplètes.

1.2.3.3. Les relevés floristiques : exhaustivité de la liste d'espèce et taille de la placette

Que l'on choisisse une méthode manuelle ou une méthode automatique, on rattache de nouvelles observations de terrain à une unité de végétation. Ces nouvelles observations de terrain se présentent sous la forme de relevés floristiques, complets, partiels voire plus ou moins implicites (non matérialisés sur une feuille de relevé) lors de la cartographie. Dans tous les cas, la réalisation de relevés de végétation est caractérisée par un taux d'erreur plus ou moins important qui peut être décomposé en deux types d'erreurs: (i) la non-détection (ou faux négatif) c'est-à-dire ne pas voir une espèce qui est en fait présente, (ii) et l'erreur d'identification (une forme de faux positif), c'est-à-dire se tromper dans la reconnaissance d'une espèce (Morrison 2016). Plusieurs études ont comparé les listes d'espèces observées par différents observateurs de terrain et ont montré qu'entre 70 et 90% des espèces d'une placette seulement sont vues par les observateurs (Archaux et al. 2006; Vittoz & Guisan 2007; Vittoz et al. 2010; Morrison 2016). Les erreurs d'identification apparaissent comme étant de magnitude moins forte que les négligences, et de manière assez évidente, plus faible pour une reconnaissance au niveau du genre par rapport à une reconnaissance à l'espèce (Morrison 2016). On peut en conclure que deux observateurs de terrain vont presque inévitablement produire au même

endroit deux relevés de végétation différents, et aucun relevé de végétation ne peut donc être considéré comme exhaustif.

Une autre source de variabilité dans les relevés floristiques provient de la variabilité de la taille de la placette selon l'observateur et le protocole choisi (Chytrý & Otýpková 2003; Chytrý & Tichý 2018). Ces informations sont souvent manquantes pour une partie des relevés dans les bases de données nationales et internationales (Chytrý et al. 2016). Aucune étude n'a pour l'instant mis en évidence un lien clair entre la taille de la placette et les erreurs dans les listes d'espèces (Morrison 2016), néanmoins théoriquement la richesse spécifique du relevé augmente avec la taille de la placette par agrégation progressive des nouvelles espèces rencontrées en élargissant la placette. La méthode phytosociologique traditionnelle recommande de récolter les informations sur l'aire minimale, qui correspond théoriquement à la surface minimale nécessaire pour échantillonner l'ensemble des espèces d'une communauté végétale (Royer 2009). Pratiquement, l'aire minimale est déterminée comme la surface pour laquelle la courbe aire-espèce devient approximativement horizontale (Braun-Blanquet et al. 1932) c'est-à-dire que le nombre d'espèces cesse d'augmenter lorsqu'on augmente la surface de la placette. Cependant, les nombreuses méthodes proposées pour déterminer cette aire minimale ne tiennent pas compte de la nature de la courbe, qui suit généralement une fonction puissance (e.g. Hopkins 1957), et qui ne présente pas d'asymptote horizontale (Williamson et al. 2001; Dengler et al. 2009). De plus, en pratique cette aire minimale n'est quasiment jamais vérifiée. Ainsi, les richesses spécifiques de deux relevés réalisés au même endroit peuvent aussi varier selon la taille de la placette utilisée.

1.2.3.4. La standardisation de la reconnaissance des unités de végétation

Si les règles d'attribution de nouveaux relevés de végétation à des unités de végétation définies au préalable ne sont pas explicites, on peut légitimement se demander comment être sûr d'identifier correctement et sans équivoque une unité de végétation pour chaque nouveau relevé. De plus, le chevauchement partiel entre certaines unités lié à l'approche mal formalisée de leur définition peut éventuellement conduire à plusieurs possibilités de rattachement. En fait pour les méthodes manuelles, la description initiale des unités de végétation, ainsi que toutes les identifications de terrain de ces unités qui ont été publiées et non contestées constituent une base de connaissances permettant de mettre en évidence une forme de convention à suivre, qui guide l'attribution de nouveaux relevés à une unité de végétation, ce qu'on peut appeler une définition extensive des unités de végétation. C'est la même chose pour une partie des méthodes automatiques, mais la façon de rattacher est formalisée et standardisée.

L'absence de standardisation des règles de rattachement d'un relevé floristique à un habitat rend possible les incohérences entre plusieurs experts lors de l'identification, et limite la comparabilité de deux identifications d'unités de végétation dans le temps et dans l'espace. Les identifications réalisées par plusieurs experts n'ont été que très rarement comparées entre elles pour estimer leur niveau de cohérence. Une seule étude menée sur deux sites Natura 2000 portant sur le rattachement de 24 placettes à 4 types d'habitats de prairies a montré qu'en moyenne les experts identifient correctement l'habitat trois fois sur quatre, en comparant à une détermination de référence choisie collégialement (Couvreur et al. 2015). D'autres études ont comparé des experts réalisant des cartographies de milieux, qui mettent en évidence qu'ils sont d'accord entre eux en moyenne moins d'une fois sur deux pour une détermination à l'échelle du niveau hiérarchique le plus fin de la typologie choisie (Stevens et al. 2004; Hearn et al. 2011; Ullerud et al. 2018; Eriksen et al. 2019). Ces résultats

concernent tous de petits territoires, néanmoins ces études concluent toutes à une forte variabilité des déterminations entre les experts.

On peut atteindre une standardisation du rattachement d'un relevé floristique à une unité de végétation grâce à des programmes automatiques de classement, mais pour l'instant leur efficacité à attribuer correctement un nouveau relevé de végétation à une unité a été évaluée en utilisant un seul jugement d'expert, considéré comme ayant identifié la « bonne » unité (e.g. Černá & Chytrý 2005; van Tongeren et al. 2008; Gégout & Coudun 2012). Cette approche peut être vue comme une simple validation des programmes, et non une véritable évaluation de leur efficacité. En effet, lorsqu'on compare les déterminations proposées par un programme automatique de classement avec celle d'un seul expert, le choix de cette référence joue un rôle crucial dans l'évaluation, qui peut aussi être contestée au regard des premiers résultats cités dans la bibliographie indiquant une forte hétérogénéité de classement entre experts.

1.2.4. Lacunes et enjeux identifiés

Les typologies de végétation sont une construction humaine de nature discrète sur un univers plus ou moins continu. De plus, elles sont contexte-dépendantes, construites sur un temps long et donc peuvent présenter des manques, des incohérences, voire des chevauchements dans les unités décrites. Enfin, elles n'exposent que très rarement des règles explicites et standardisées pour le rattachement de nouvelles observations aux types décrits, donc le processus de rattachement est très subjectif. Ces constats peuvent amener à des divergences dans la reconnaissance des unités de végétation, et cette variabilité n'a été étudiée que dans des cas particuliers. Dans le contexte de la DHFF, cela peut entrainer l'identification d'un habitat comme d'intérêt communautaire alors qu'il ne l'est pas, ou inversement, à sous-évaluer ou à surestimer la présence d'habitats rares ou menacés. Mais cela peut également entrainer la mise en place de mesures de gestion inappropriées et de mesures légales erronées (Cherrill 2016), voire la destruction d'habitats rares du fait de l'absence d'informations quant à leur présence. Il est donc indispensable de connaitre à grande échelle la variabilité qui peut exister entre plusieurs experts lors de la reconnaissance des unités de végétation et d'en améliorer la standardisation. Cette standardisation peut être obtenue grâce à des programmes automatiques de classement, mais leur efficacité a besoin d'être comparée à celle d'un ensemble d'experts, et non d'un expert seul.

De plus, dans la majorité des cas, la présence des espèces constitue l'information principale permettant d'identifier une unité de végétation quelle que soit la technique employée. Cependant, la réalisation de relevés de végétation est chronophage, et comporte un biais observateur, en particulier des espèces présentes qui ne sont pas toujours relevées, ce qui impacte l'exhaustivité des relevés et leur richesse spécifique. C'est pourquoi il est important de connaitre le nombre d'espèces, et le temps minimum passé sur le terrain, nécessaires à la mise en place d'une identification correcte d'une unité de végétation. Cela doit permettre d'améliorer le cadrage méthodologique et le rapport coût/efficacité des études de terrain dédiées uniquement à la reconnaissance des unités de végétation, et notre capacité à créer des séries temporelles de données sur les habitats avec des sources de relevés floristiques variées, réalisées à l'aide de protocoles non renseignés.

1.3. La dynamique récente des habitats forestiers

Les politiques publiques de conservation de la nature n'ont finalement reconnu que tardivement une valeur de conservation intrinsèque aux habitats naturels, notamment grâce à la DHFF en 1992. S'en est suivie la création, encore plus récente, du réseau Natura 2000, ce qui permet en partie d'expliquer l'absence de séries temporelles de données sur les habitats naturels. C'est pourquoi leur dynamique récente n'a été que peu étudiée et est peu connue.

Cependant, nous assistons à un changement rapide du climat lié aux activités humaines à l'échelle mondiale depuis plusieurs décennies, susceptible d'avoir impacté négativement les habitats naturels. D'un autre côté, des impacts positifs sur les habitats naturels sont attendus en lien avec le développement récent des politiques publiques de protection de la nature telles que la DHFF. Il est donc indispensable de connaitre et comprendre les impacts de ces deux grands changements (menace d'un côté, élément favorable de l'autre), afin de fournir des éléments pour mettre en place un suivi pertinent des habitats forestiers et adapter les politiques publiques et les actions de gestion afin d'en améliorer l'efficacité.

1.3.1. Influence du réchauffement climatique sur les habitats forestiers

1.3.1.1. Impacts du réchauffement climatique sur les communautés végétales

Le changement climatique est une des trois causes majeures d'érosion de la biodiversité avec la modification de l'utilisation des terres et des mers et l'exploitation directe, d'après le dernier rapport de la plateforme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services 2019). Il pourrait devenir la principale menace sur la biodiversité au cours des prochaines décennies (Leadley et al. 2010) notamment car les espèces qui ne pourront pas se déplacer ou s'adapter en réponse au changement climatique encourent des risques d'extinction (e.g. Massot et al. 2008). Les effets du changement climatique se manifestent à tous les niveaux de la biodiversité : individu, population, communauté, écosystème, biome jusqu'à la biosphère (Peñuelas et al. 2013).

Globalement, les résultats des études sur l'influence du changement climatique sur les aires de répartition des espèces montrent qu'elles migrent vers des altitudes ou des latitudes plus élevées, même si des changements dans d'autres directions ont déjà été rapportés (Lenoir & Svenning 2015). Le changement climatique n'affecte pas seulement les limites extérieures des aires de répartition, mais également leur zone cœur (Lenoir et al. 2008). Ces études ont pour objet les populations d'espèces, mais des équipes de recherche s'intéressent aussi depuis une dizaine d'années aux impacts du changement climatique à l'échelle des communautés. En particulier, lorsque l'on s'intéresse aux communautés végétales, une augmentation de la dominance des espèces



Photo 1.3: forêts de montagne (Vercors), © Y. Paillet

caractéristiques de conditions chaudes en lien avec le réchauffement climatique récent a été observée, principalement dans des milieux de montagne en Europe (Bertrand et al. 2011; Gottfried et al. 2012) et dans le monde (Fadrique et al. 2018; Feeley et al. 2020). Ce phénomène est appelé « thermophilisation » des communautés (Gottfried et al. 2012; De Frenne et al. 2013). Cependant, des études récentes ont mis en évidence que la réponse biotique observée ne correspond pas complètement à celle attendue si on part de l'hypothèse d'un synchronisme complet des communautés avec le réchauffement climatique (Bertrand et al. 2011; Savage & Vellend 2015; Bertrand et al. 2016; Alexander et al. 2018). Cela peut entrainer un déséquilibre (Svenning & Sandel 2013) ou un retard de réponse (Menéndez et al. 2006; Bertrand et al. 2011; Devictor et al. 2012) amenant à ce qu'on appelle une dette climatique, les conséquences du réchauffement se faisant sentir avec un délai (Tilman et al. 1994). En particulier l'équilibre qui existait entre les conditions de température et les communautés de plantes herbacées dans les forêts françaises s'est rompu depuis les années 1990 en lien avec la dynamique très rapide du réchauffement climatique récent, ce qui entraîne une dette climatique faible en montagne et forte en plaine, où le retard de réponse est quasiment complet (Bertrand et al. 2011) (Photos 1.3 et 1.4).



Photo 1.4: forêts de plaine (Rambouillet, 78), © Y. Paillet

1.3.1.2. Difficultés de la prise en compte du changement climatique par les gestionnaires

Malgré ces constats alarmants connus du monde académique depuis assez longtemps, une enquête récente menée auprès de presque 500 professionnels de la conservation de la nature en France et en Europe dans le cadre du programme Life Natur'Adapt, a mis en évidence que deux tiers d'entre eux ne prennent pas en compte le changement climatique dans leurs pratiques de gestion. Pourtant, neuf professionnels contactés sur dix considèrent que l'adaptation au changement climatique est une priorité ou le sera bientôt pour la gestion de leur aire protégée (de Sadeleer & Coudurier 2019). En effet, des transformations concrètes imputables au changement climatique sont observées par ces professionnels sur le terrain partout en Europe. Pour expliquer la non prise en compte du changement climatique dans leur gestion, ils évoquent pour un peu plus d'un tiers un manque de connaissance sur les évolutions de la biodiversité sous contrainte de changement climatique et sur les mesures d'adaptation à mettre en place (de Sadeleer & Coudurier 2019).

Si on met de côté la barrière que constitue la diffusion majoritaire des connaissances scientifiques dans des articles écrits en anglais et dans des revues payantes, il existe un problème de transfert des informations et résultats issus de la recherche scientifique vers les professionnels de la conservation de la nature qui est de trois ordres : (i) les objets de recherche ne sont pas toujours les objets de conservation directement concernés par les actions de gestion au quotidien et pour lesquels des moyens sont mis à disposition par les pouvoirs publics (Jeanmougin et al. 2016), (ii) l'échelle de travail choisie par les chercheurs (régionale, nationale, globale), pertinente pour étudier des phénomènes globaux, est souvent inadéquate par rapport aux « faibles » périmètres des espaces protégés sur lesquels les actions de gestion locale sont mises en place, (iii) enfin, il y a

un manque d'outils concrets mis à disposition des professionnels (protocoles, méthodes, indicateurs) pour l'évaluation des impacts du changement climatique et l'établissement de mesures de gestion adéquates.

1.3.1.3. Lacunes et enjeux identifiés

En ce qui concerne le problème cité plus haut de l'inadéquation des objets de recherche avec les préoccupations des gestionnaires, on peut pourtant constater que les habitats d'intérêt communautaire ont déjà fait l'objet de projections en lien avec les futurs impacts des changements climatiques, prédisant des transformations profondes de leurs aires de répartition, incluant des pertes à certains endroits et des gains à d'autres selon les scénarios (Bittner et al. 2011; Barredo et al. 2016). Néanmoins, l'impact réel récent du réchauffement climatique sur les habitats d'intérêt communautaire n'a pas encore été étudié bien qu'un réchauffement de plus de 1°C ait déjà été mesuré sur le territoire français depuis le milieu du 20ème siècle (Bertrand et al. 2011; Kuhn & Gégout 2019).

Pourtant, la présence d'habitats d'intérêt communautaire a permis de justifier la création de sites Natura 2000 et ils doivent faire l'objet de mesures de gestion et d'évaluation de leur état de conservation dans les périmètres de sites comme demandées par le code de l'environnement français (Anonyme). De plus, la France comme tout Etat-membre doit évaluer l'état de conservation des habitats d'intérêt communautaire présents sur son territoire et en rendre compte tous les 6 ans auprès de la Commission européenne (Art.17, EC Council 2006). Pour cela, chaque Etat-membre doit notamment estimer l'aire de répartition de chaque habitat, sa surface occupée et leurs perspectives d'évolution future. C'est pourquoi il est crucial de savoir si le réchauffement climatique qui a déjà induit une thermophilisation des communautés végétales (e.g. Bertrand et al. 2011; Gottfried et al. 2012) a déjà eu des effets significatifs et visibles au grain plus grossier que constituent les types d'habitats d'intérêt communautaire. Cette information permettrait de pouvoir (i) proposer des éléments aux gestionnaires pour une potentielle adaptation des objectifs de conservation établis localement, (ii) apporter des éléments pour l'évaluation de l'état de conservation des habitats demandée par la Commission Européenne, et enfin (iii) proposer des adaptations des politiques publiques pour améliorer leur efficacité.

1.3.2. Efficacité du réseau Natura 2000 sur l'état de conservation des habitats forestiers

1.3.2.1. Mise en place du réseau Natura 2000 en France

Le réseau Natura 2000 regroupe les sites désignés au titre de la Directive Oiseaux (EC Council 2010) adoptée en 1979, et de la DHFF (EC Council 2006) (Photo 1.5), adoptée en 1992. Il s'inscrit au cœur de la politique de conservation de la nature de l'Union européenne. Le réseau Natura 2000 actuel, en France comme ailleurs, est le résultat d'un processus de désignation national qui a consisté à construire dans des délais limités un des plus vastes réseaux d'espaces naturels français (Rouveyrol 2016). Actuellement, avec 13% de la superficie terrestre métropolitaine couverte par le réseau Natura 2000 (Figure 1.1), la France se situe cependant au-dessous de la moyenne européenne à 28, qui est de 18%.



Photo 1.5 : site Natura 2000 Tufière de Rolampot (52), © F. Lebourgeois

L'inventaire des sites a débuté en 1993, sous l'égide des conseils scientifiques régionaux du patrimoine naturel (CSRPN), épaulés par le Muséum national d'Histoire naturelle, et avec l'aide de scientifiques et naturalistes sollicités à titre bénévole (Bardat et al. 1997; Fleury 2005). Mais de fortes tensions ont émergé autour de la création du réseau, en particulier de la part des acteurs dont l'activité est en lien avec les milieux naturels (forestiers, agricoles, cynégétiques, piscicoles etc.). Ils remettaient en cause l'approche purement scientifique dans le processus de désignation qui avait prévalu jusqu'ici (conformément aux prescriptions de la DHFF) et le manque de concertation, et ont demandé à être associés au processus (Rouveyrol 2016). Les désignations ont donc été gelées en juillet 1996 puis relancées six mois plus tard après clarification de l'interprétation de la DHFF par le gouvernement français (Fleury 2005). Une nouvelle orientation a été donnée : le choix d'une logique de gestion avec le maintien des pratiques, et un processus de concertation à tous les niveaux (Rouveyrol 2016). Début des années 2000, un effort considérable a alors été fait pour rattraper le retard accumulé dans la désignation (Rouveyrol 2016).

Ainsi, pour mettre en œuvre son modèle Natura 2000, la France a fait le choix de privilégier une approche contractuelle avec la volonté d'associer l'ensemble des partenaires (Allag Dhuisme et al. 2016). Concernant la gestion de sites Natura 2000, les principes fondateurs sont :

- les activités humaines et les projets d'infrastructure sont possibles en site Natura 2000. Pour éviter les activités préjudiciables à la biodiversité, les projets susceptibles d'avoir des incidences sur les espèces et habitats protégés doivent être soumis à évaluation préalable ;
- il n'existe pas de statut réglementaire inhérent aux sites Natura 2000 ;
- un comité de pilotage définit pour chaque site des objectifs de conservation et des mesures de gestion ;

- ces mesures sont réunies dans un « document d'objectif » (DOCOB) qui constitue le document de référence officiel pour la gestion de chaque site ;
- ces mesures sont ensuite mises en œuvre, notamment à l'aide de deux types d'outils contractuels (reposant donc sur des choix volontaires) : la charte Natura 2000 et les contrats Natura 2000.

La charte Natura 2000, quand elle existe, est propre à chaque site et est décrite dans le DOCOB. Elle définit un ensemble d'engagements non rémunérés et de recommandations de bonnes pratiques qui contribuent, sans générer de perte ni de surcoût significatif, à maintenir ou à rétablir un bon état de conservation du site. Un contrat Natura 2000 est un contrat passé entre l'État (le préfet) et le propriétaire d'une parcelle à la fois incluse dans un site Natura 2000 et concernée par une ou plusieurs mesures de gestion proposées par le DOCOB. Le propriétaire s'engage à la mise en place de mesures de conservation ou de restauration telles que définies dans le DOCOB et reçoit des aides financières ou matérielles en contrepartie. On parle aussi de paiements incitatifs. Pour atteindre ses objectifs, le modèle français repose donc très largement sur l'action des animateurs de sites qui ont un rôle d'information et de conseil, et de définition et de promotion des contrats (Allag Dhuisme et al. 2016).

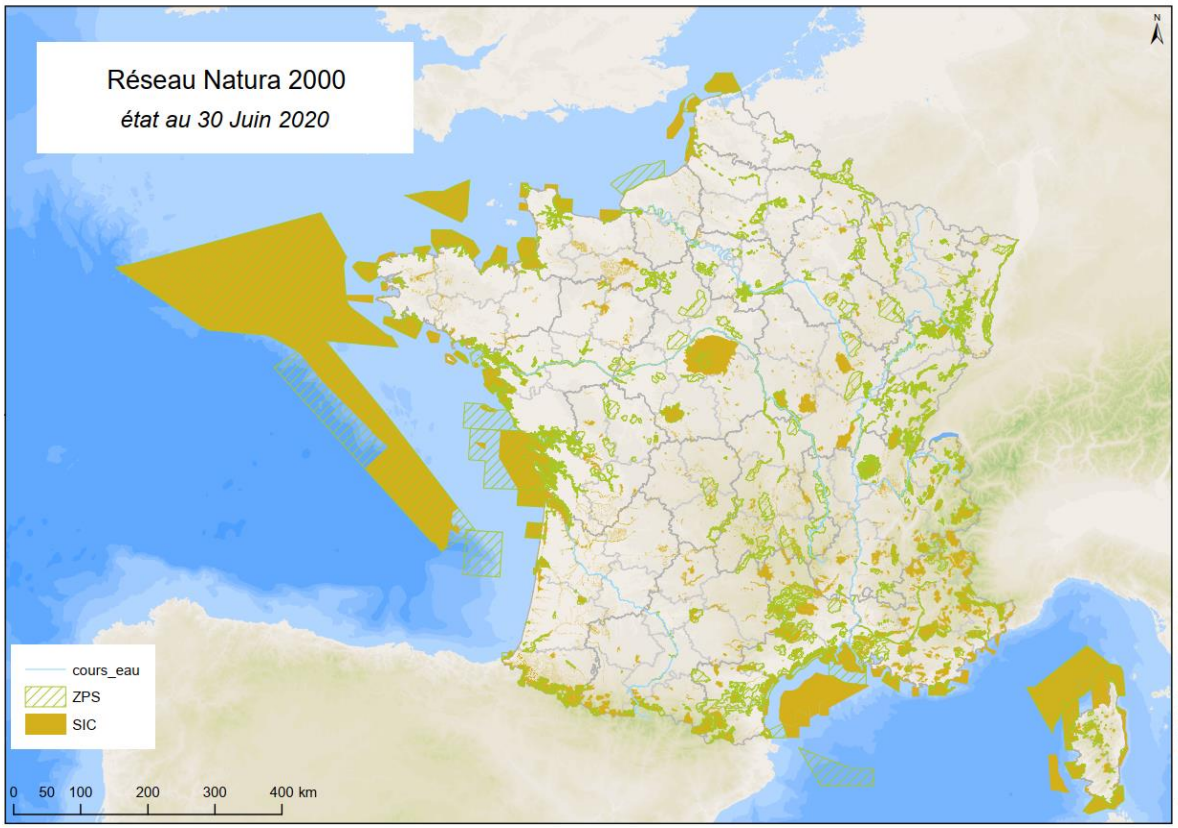


Figure1.1 : carte du réseau Natura 2000 français (ZPS : zones de protection spéciale désignées au titre de la Directive Oiseaux, SIC : sites d'intérêt communautaire désignés au titre de la Directive Habitats-Faune-Flore)

1.3.2.2. Évaluation de l'efficacité du réseau Natura 2000

L'évaluation de l'efficacité d'un réseau d'espaces protégés à réellement conserver la biodiversité visée dépend de sa capacité à remplir deux objectifs. Le premier est la représentativité, c'est-à-dire la capacité du réseau à représenter ou échantillonner les éléments qu'ils visent à protéger et toute leur variabilité écologique

(Margules & Pressey 2000; McKenna et al. 2014). Le deuxième est la « persistance », c'est-à-dire que le réseau d'espaces protégés doit pouvoir assurer la survie à long terme des éléments de biodiversité qui sont visés (Margules & Pressey 2000), ce qui implique de les conserver dans un bon état de conservation.

La représentativité du réseau Natura 2000 français a été récemment étudiée en évaluant le pourcentage de l'aire de répartition des espèces et habitats couverte par le réseau Natura 2000 (Rouveyrol & Leroy 2020), la représentation de la variabilité écologique des espèces et habitats n'ayant pas été étudiée. Concernant les sites relevant de la DHFF, en moyenne 29,2 % de l'aire de répartition française de chaque habitat et 24,6 % de l'aire de répartition française chaque espèce est couverte par les sites. La représentativité moyenne est plus forte pour les sites Natura 2000 français désignés dans le cadre de la Directive Oiseaux, avec une moyenne de 30,2 %. Ces valeurs sont plus de trois fois supérieures au taux de couverture des sites sur l'ensemble du territoire : le réseau couvre donc en moyenne une proportion de l'aire de répartition des habitats et espèces plus de trois fois supérieure à celle qu'aurait couverte un réseau disposé aléatoirement (Rouveyrol & Leroy 2020). Au niveau européen, le taux de couverture moyen des sites Natura 2000 relevant de la DO est de 25% (Kukkala et al. 2016), et concernant la représentation des espèces de la DHFF, une moyenne de 26.5% a été mise en évidence (Jones-Walters et al. 2016). Or le taux de couverture du réseau Natura 2000 est plus élevé au niveau européen (18 %) qu'en France. Les méthodes de calculs sont différentes, et la représentativité au regard des habitats n'a pas été étudiée, néanmoins ces résultats tendraient à montrer que la représentativité du réseau français est plus élevée que la moyenne (Rouveyrol & Leroy 2020).

La représentativité est un préalable nécessaire à la gestion : le réseau d'espaces protégés doit inclure de façon suffisante les éléments à protéger pour pouvoir être pertinent. Elle a cependant tendance à être assimilée à une évaluation de l'effet du réseau d'espaces protégés sur la biodiversité. Or, ce n'est pas parce qu'une espèce est plus présente dans un réseau d'aires protégées ou en dehors, qu'on peut en tirer directement des conclusions sur un effet de ce réseau (Rouveyrol & Leroy 2020). En effet, ces études permettent simplement d'apporter des éléments pour justifier que les aires protégées ont été positionnés au regard des enjeux locaux. Dans un deuxième temps, il faut évaluer la capacité du réseau à agir sur les objets visés grâce à la mise en place d'action de gestion dédiée en faveur de la conservation ou de la restauration de ces derniers. Pour cela, une possibilité est de suivre l'évolution d'indicateur d'état de conservation au sein des sites pour savoir si les mesures sont efficaces. Mais si la même dynamique a lieu également à l'extérieur du réseau, alors il n'est pas efficient, puisqu'une absence d'actions dédiées permettrait le même résultat. C'est pourquoi il est nécessaire de comparer l'évolution des indicateurs à l'intérieur et à l'extérieur du réseau. Il est également indispensable de connaitre les états initiaux, car ils peuvent influencer l'évolution des indicateurs. Cela a peu été fait sur les réseaux d'aires protégées en général et Natura 2000 en particulier. Le principal problème réside dans le fait de pouvoir disposer d'information équivalentes à l'intérieur et à l'extérieur du réseau (Olsen et al. 2013; McKenna et al. 2014). Cependant en France, deux études très récentes ont mis en évidence que les populations d'oiseaux communs liés aux milieux agricoles déclinent moins dans le réseau qu'à l'extérieur (Princé et al. 2021), et que la perte de surface toujours en herbe est amoindrie dans les communes situées pour toute ou partie dans le réseau Natura 2000 (Rouveyrol & Leroy 2020). Ces deux études mettent en évidence une valeur ajoutée de Natura 2000 à freiner une dégradation en cours au niveau national. Mais elles ne concernent pour l'instant qu'un seul groupe taxonomique, et finalement aucun objet directement visé par la DHFF.

1.3.2.3. Lacunes et enjeux identifiés

La démarche du réseau Natura 2000 privilégie la recherche collective d'une gestion équilibrée et durable des espaces qui tienne compte des préoccupations économiques et sociales. Pour ce réseau d'espaces protégés, les actions reposent en grande partie sur la volonté des propriétaires, encouragés et accompagnés par les animateurs de site. Le réseau Natura 2000 français représente convenablement la biodiversité visée par la DHFF et la DO. Néanmoins il est maintenant crucial d'évaluer si l'approche contractuelle choisie par la France avec une volonté forte de concertation entre acteurs et de prise en compte des exigences socio-économiques a permis la mise en place d'actions aboutissant à une évolution plus favorable de l'état de conservation des habitats à l'intérieur du réseau Natura 2000 qu'à l'extérieur. Natura 2000 prône une gestion multifonctionnelle de la nature et représente 13 % du territoire métropolitain français. Mais il existe aussi en France des périmètres de protection stricte et forte de la biodiversité tels que les réserves biologiques ou les cœurs de parc nationaux qui représentent moins de 1,5% de la surface métropolitaine française (INPN 2020). Au regard des surfaces occupées par les différents niveaux de protection, il est nécessaire de savoir si dans le réseau Natura 2000 qui complète le réseau d'espaces de protection stricte, le choix de la multifonctionnalité a porté ses fruits.

1.4. Objectifs et cas d'étude

1.4.1. Enjeux, objectifs et hypothèses

Les objectifs de cette thèse sont d'abord d'explorer des approches rapides et formalisées de reconnaissance des unités de végétation à partir de leur composition floristique. Cela permet dans un deuxième temps d'étudier leur dynamique récente au regard du réchauffement climatique, conséquence indirecte des activités humaines, et de la création du réseau Natura 2000, directement liée à une volonté humaine de conservation de la biodiversité.

La première partie des travaux de thèse (chapitre 2) est consacrée à la standardisation de la reconnaissance des unités de végétation et est composée de deux articles scientifiques. L'objectif du premier article est de connaitre le niveau de convergence entre plusieurs experts lors de la reconnaissance des unités de végétation, puis d'évaluer l'efficacité des programmes automatiques de classement en les comparants à un panel d'expert. Pour cela nous avons exploré la convergence entre cinq experts en phytosociologie lors du rattachement de plusieurs centaines de relevés floristiques forestiers à une unité de végétation, puis comparé leurs déterminations à celles de trois programmes automatiques de classement. Nous avons émis l'hypothèse que les experts seraient plus souvent d'accord entre eux que divergents, et que les programmes automatiques seraient efficaces comparés à plusieurs experts, voire capables d'être plus consensuels.

Nous avons ensuite cherché à connaitre le niveau minimal d'informations floristiques nécessaires pour la reconnaissance d'une unité de végétation. Dans le deuxième article nous avons évalué l'influence du nombre et du type d'espèces que contient un relevé floristique sur son rattachement à une unité de végétation. Pour cela nous avons comparé l'efficacité d'un programme automatique de classement à reconnaitre une unité de végétation avec des relevés floristiques complets et des versions tronquées de ces mêmes relevés floristiques. L'hypothèse était que toutes les espèces ne sont pas nécessaires pour reconnaitre une unité de végétation (ce qui correspond à une pratique courante en cartographie), donc un temps limité passé sur le terrain est suffisant.

Forts des résultats issus des deux premiers articles, la deuxième partie des travaux de thèse (chapitre 3) est consacrée à l'étude des impacts déjà visibles du réchauffement climatique et des pratiques de gestion conservatoire sur les habitats, pour proposer des éléments d'adaptation aux niveaux local et national des politiques publiques de protection de la nature. Le réchauffement climatique a déjà induit une thermophilisation des communautés végétales (e.g. Bertrand et al. 2011; Gottfried et al. 2012). Dans le troisième article nous avons cherché si des effets du réchauffement climatique étaient déjà visibles à une autre échelle, un grain plus grossier, que constitue les types d'habitats d'intérêt communautaire, qui sont directement visés pas les politiques publiques de protection de la nature et pour lesquels des moyens sont déployés au quotidien dans les espaces protégés. Nous avons créé 5701 couples de relevés floristiques forestiers historiques (avant 1987) et récents (après 1997) et analysé le nombre de couples qui ont évolué vers des habitats caractéristiques de conditions plus chaudes. Au regard de l'importance des phénomènes de thermophilisation observés à l'échelle des communautés, la thermophilisation à l'échelle des habitats devrait être détectable en particulier en montagne. Enfin nous avons souhaité connaitre l'efficacité à conserver la biodiversité d'un réseau d'espaces protégés où les activités humaines, notamment culture et exploitation, sont toujours pratiquées. Pour cela dans le quatrième article nous nous sommes demandé si les actions de gestion mises en place au sein du réseau Natura 2000 à partir de sa création dans les années 2000 ont eu un effet, une plus-value, sur l'état de conservation des habitats forestiers par rapport à leur état en dehors du réseau Natura 2000. Les très gros bois (TGB) sont une des caractéristiques importantes des vieilles forêts (« old-growth forests » en anglais) et un indicateur de l'état de conservation des habitats forestiers fréquemment utilisé, nous avons donc comparé l'évolution de la densité de TGB (Photo 1.6) à l'intérieur et à l'extérieur du réseau Natura 2000 depuis sa création sur 155 sites français. L'hypothèse était qu'une augmentation plus rapide des TGB à l'intérieur du réseau Natura 2000 est déjà visible grâce à des efforts de gestion dédiés.



Photo 1.6 : très gros bois d'épicéa (*Picea abies*) dans les Vosges, © F. Lebourgeois

1.4.2. Cas d'étude

Nous avons essayé de répondre à nos objectifs en prenant pour cas d'étude la forêt. En effet au niveau national et international, la protection des forêts et de leur biodiversité fait l'objet d'une attention croissante, mais en parallèle, on assiste à une intensification des attentes envers les produits et l'énergie que peuvent fournir les forêts, en tant que ressources renouvelables avec peu d'incidence sur le climat. De plus, la forêt couvre presque un tiers du territoire français (31%) (IGN 2019) et européen (33%)(Forest Europe 2015) et constitue donc une part essentielle de la nature en France et en Europe. En surface, mais également en diversité puisque les forêts françaises sont marquées par des contextes bioclimatiques et des pratiques variées qui leur confèrent globalement une grande diversité. De plus, 22 % des habitats d'intérêt communautaire présents en

France sont forestiers. La forêt est également très présente au sein du réseau Natura 2000. Elle représente 44% des surfaces en sites Natura 2000 en France (IGN 2012) et environ la moitié du réseau Natura 2000 au niveau européen (Kremer et al. 2015). Enfin, la fonction de production de la forêt est très importante, par exemple en 2014, la valeur des bois récoltés a atteint près de 3 milliards d'euros et la filière forêt-bois-papier-ameublement *stricto sensu* rassemble environ 230 000 équivalents temps plein (MAAF & IGN 2016).

Nous avons choisi d'étudier les forêts françaises tempérées et montagnardes du territoire métropolitain, le contexte méditerranéen étant très différent d'un point de vue écologique, économique et des pratiques de gestion forestière. Les forêts de chênes (sessiles et pédonculés) et de hêtre représentent un tiers du volume de bois sur pied en France (IGN 2019), et font également partie des principales essences européennes (Forest Europe 2015).

Les chapitres 2 et 3 contiennent les quatre articles scientifiques issus de ces travaux de thèse. Le chapitre 4 présente une discussion générale synthétique portant sur l'ensemble des problématiques. Le tableau suivant 1.1 résume les principales questions et hypothèses soulevées dans ces travaux de thèse.

Tableau 1.1 : Résumé des principales questions et hypothèses de ces travaux de thèse, et chapitres et articles correspondants.

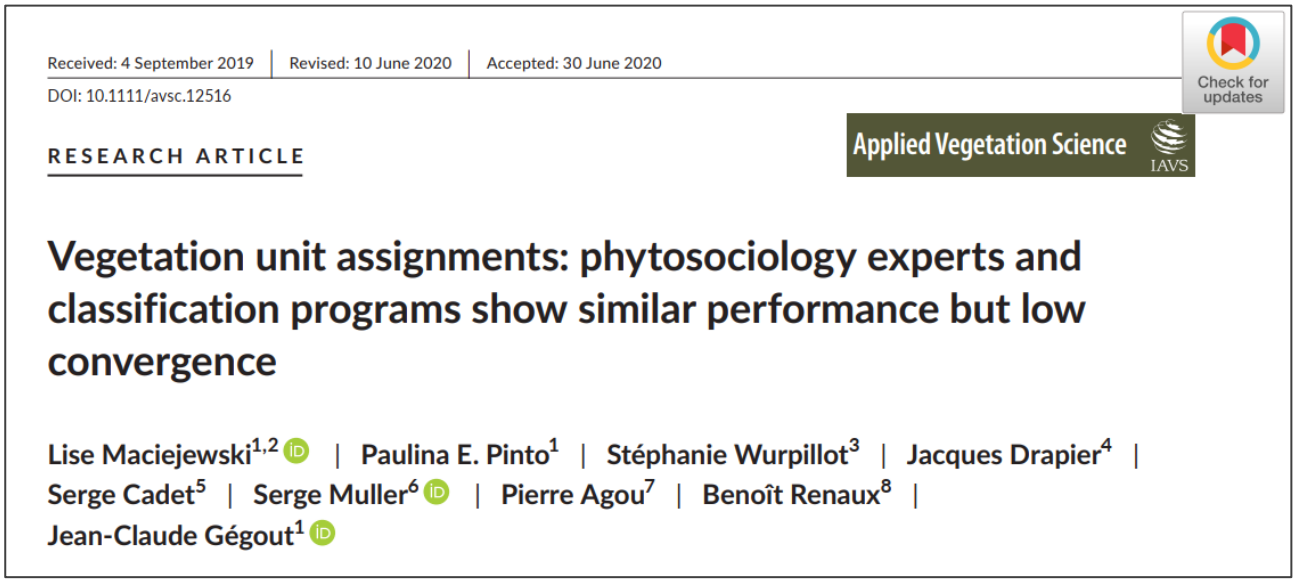
Chapitres et enjeux	Questions	Hypothèses	Articles
Chapitre 2 *Améliorer la standardisation de la reconnaissance des unités de végétation*	Quel est le niveau de convergence entre plusieurs experts lors de la reconnaissance d'une unité de végétation ? Quelle est l'efficacité des programmes automatiques de classement comparée à un panel d'experts ?	Les experts sont plus souvent d'accord entre eux que divergents. Les programmes automatiques sont efficaces comparés à plusieurs experts (voire capables d'être plus consensuels).	Maciejewski et al., 2020 Publié dans *Applied vegetation science*
	Quelle est l'influence du nombre et du type d'espèces que contient un relevé floristique sur son rattachement à une unité de végétation ?	Toutes les espèces ne sont pas nécessaires pour reconnaitre une unité de végétation, donc un temps limité passé sur le terrain est suffisant pour attribuer un relevé floristique à une unité de végétation.	Maciejewski et al. À soumettre à *Applied vegetation science*
Chapitre 3 *Connaitre les impacts déjà visibles du réchauffement climatique sur les habitats et l'efficacité à conserver la biodiversité d'un réseau d'espaces protégés où les activités humaines ne sont pas exclues, pour proposer des adaptations locales et nationales des politiques publiques de protection de la nature*	Des effets du réchauffement climatique sont-ils déjà visibles à l'échelle des habitats d'intérêt communautaire ?	La thermophilisation à l'échelle des habitats est détectable en particulier en montagne.	Maciejewski et al., 2020 Publié dans *Biodiversity and Conservation*
	L'état de conservation des habitats forestiers a-t-il évolué plus favorablement à l'intérieur du réseau Natura 2000 qu'à l'extérieur depuis sa création ?	Une augmentation plus rapide de la densité des très gros bois (indicateur de l'état de conservation des habitats forestiers fréquemment utilisé) est en cours à l'intérieur du réseau Natura 2000 par rapport à l'extérieur.	Maciejewski et al. À soumettre à *Biological Conservation*

Chapitre 2
Reconnaissance des unités de végétation

2. RECONNAISSANCE DES UNITÉS DE VÉGÉTATION

2.1. Vegetation unit assignments: phytosociology experts and classification programs show similar performance but low convergence (DOI: 10.1111/avsc.12516)

Publié dans *Applied Vegetation Science*



Lise Maciejewski[1,2], Paulina E. Pinto[1], Stéphanie Wurpillot[3], Jacques Drapier[4], Serge Cadet[5], Serge Muller[6], Pierre Agou[7], Benoît Renaux[8], Jean-Claude Gégout[1]

[1] Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, 14 rue Girardet F-54000 Nancy, France.

[2] OFB, MNHN, CNRS, UMS 2006 PatriNat, CP 41, 36 rue Geoffroy-Saint-Hilaire F-75005 Paris, France.

[3] IGN (Institut National de l'Information Géographique et Forestière), 73 Avenue de Paris F-94160 Saint-Mandé, France.

[4] IGN (Institut National de l'Information Géographique et Forestière), Direction interrégionale nord-est, 1 rue des Blanches Terres F-54390 Champigneulles, France.

[5] ONF (Office national des forêts), Bureau d'études territorial 13/84, 46 av. Cézanne F-13098 Aix-en-Provence, France.

[6] MNHN, CNRS, UPMC, EPHE, UMR 7205 ISYEB, F-75005 Paris, France.

[7] Biotope, Centre Bourgogne, 122-124 Faubourg Bannier F-45000 Orléans, France.

[8] Conservatoire botanique national du Massif Central, Le Bourg F-43230 Chavaniac-Lafayette, France.

Funding information: This study was supported by the French National Institute for Agricultural Research (Forest Grassland and Freshwater Ecology Department, EFPA) through the ONF-INRA Interface Grant "Station, distribution, croissance et choix des essences dans un contexte environnemental changeant", by the French National Research Agency (ANR) through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR- 12-LABXARBRE-01), and by the Regional Council of Lorraine through the project "Contribution à l'identification et à la cartographie à fine résolution des zones humides forestières à l'aide du caractère hygrophile des plantes".

Keywords: vegetation classification, habitat, forest ecosystem, phytosociology, Natura 2000, vegetation typology.

2.1.1. Abstract

Aims

Assigning vegetation plots to vegetation units is a key step in biodiversity management projects. Nevertheless, the process of plot assignment to types is usually non-standardized, and assignment consistency remains poorly explored. To date, the efficiency of automatic classification programs has been assessed by comparing them with a unique expert judgment. Therefore, we investigated the consistency of five phytosociology expert judgments, and the consistency of these judgements with those of automatic classification programs.

Location: mainland France

Methods

We used 273 vegetation plots distributed across France and covering the diversity of the temperate and mountainous forest ecosystems of Western Europe. We asked a representative panel of five French organizations with recognized expertise in phytosociology to assign each plot to vegetation units. We provided a phytosociological classification including 228 associations, 43 alliances and eight classes. The assignments were compared among experts using an agreement ratio. We then compared the assignments suggested by three automatic classification programs with the expert judgments.

Results

We observed small differences among the agreement ratios of the expert organizations; a given expert organization agreed with another one on association assignment one time in four on average, and one time in two on alliance assignment. The agreement ratios of the automatic classification programs were globally lower, but close to expert judgments.

Conclusions

The results support the current trend toward unifying the existing classifications and specifying the assignment rules by creating guiding tools, which will decrease inter-observer variation. As compared to a pool of phytosociology experts, programs perform similarly to individual experts in vegetation unit assignment, especially at the alliance level. Although programs still need to be improved, these results pave the way for the creation of habitat time series crucial for the monitoring and conservation of biodiversity.

2.1.2. Introduction

Public policies for nature protection were initially developed for species conservation. In 1992, the European Directive 92/43/EEC (EC Council 2006), known as the Habitats Directive, also targeted ecosystem conservation by defining a list of habitats of Community interest. Thanks to a historical pan-European use of phytosociology, phytosociological units were chosen as a basis for the definition of the terrestrial habitats of Community interest of the Habitats Directive, also called 'Natura 2000 habitats' (European Commission DG Environment 2013; Guarino et al. 2018). The Habitats Directive states that all European Union countries must protect and restore the threatened species and habitats of Community interest listed in the annexes. Each member state must contribute to the creation of the Natura 2000 network by designating sites as special areas of conservation where the appropriate management plans specifically designed for the sites and the targeted habitats are established (EC Council 2006).

In this context, decision-makers defined the vegetation types to be protected that stakeholders now need to inventory in the field to create maps of endangered ecosystems and actually implement management actions. Site managers must assign new vegetation observations to previously defined vegetation types in accordance with the way these types were originally defined. The classification of vegetation plots within vegetation units is traditionally performed manually on the basis of expert human knowledge, based on the observation of diagnostic plant species in the field. The assignment of surveys to vegetation units usually only relies on a single expert judgment, and this process can be slow, subjective and fraught with difficulties (see Willner 2011). It considerably varies among countries and individual researchers or managers because no formal assignment rules have ever been used until recently (Guarino et al. 2018). Experts rarely indicate how to determine whether a given new plot record fits into any of the published types. The absence of explicit assignment rules can lead to erroneous classifications and be at the origin of inappropriate management or legal restrictions (Cherrill 2016), or of the failure to detect or monitor land-cover changes (Prosser & Wallace 1999), or even of the destruction of rare ecosystems due to ignorance. Although the question of how to assign new sample plots to existing units is of importance, the issue has hardly ever been addressed (Guarino et al. 2018).

In the absence of any clear definition and application of assignment rules, it is difficult to estimate the consistency of the assignments of several phytosociology experts, and this in turn makes it difficult to compare two vegetation units over time and across space. Expert habitat identifications have hardly ever been compared, or only compared across a few vegetation units over a small area (Couvreur et al. 2015). Several studies have compared the ways experts mapped land-cover types, but were usually limited to small-sized sites (Stevens et al. 2004; Hearn et al. 2011; Ullerud et al. 2018; Eriksen et al. 2019). These studies all conclude that the level of agreement among experts is usually quite low and dependent on the number of units in the provided repository, as the probability of two identical suggestions increases when the number of units decreases.

The absence of standardized assignment rules and the financial and time costs of manual assignment have led to the development of several automatic classification programs with explicit assignment rules (e.g. Kočí et al. 2003; Oliver et al. 2013; Tichý et al. 2014). Automatic classification programs assign large numbers of floristic surveys to vegetation units using standardized methods. Once the tool has been developed, the running cost

and the running time are negligible as compared to the time and cost of seeking an assignment by an expert, and the program can be improved with the progress of knowledge. Moreover, the potential deviations of the programs can be detected and then taken into account.

The efficiency of automatic classification programs has usually been assessed based on one expert judgment considered as a "true assignment" (e.g. Černá and Chytrý 2005; van Tongeren et al. 2008; De Cáceres et al. 2009), which could be merely regarded as a validation. Moreover, the absence of explicit assignment rules has led to significant inter-expert variation (Stevens et al. 2004; Hearn et al. 2011; Ullerud et al. 2018; Eriksen et al. 2019). Consequently, the choice of the reference is of crucial importance, and could be contested. Besides, with a unique expert as a reference, the only possibility is to reach the expert level, it is impossible to outperform it. Finally, to date we do not know whether the differences between assignment by an automatic classification program and an expert judgment are comparable to the differences among several assignments by phytosociology experts.

We explored the consistency of several phytosociology expert assignments, and checked the ability of automatic classification programs to reproduce the assignments of floristic surveys to vegetation units by several human experts. To highlight a current reality, we used a representative panel of expert organizations with recognized skills in phytosociology and three automatic classification programs to perform a large-scale study encompassing a wide range of forest ecosystems.

2.1.3. Methods

We quantified inter-observer variation among five expert organizations with recognized skills in phytosociology. We did not compare each assignment with a reference considered as "the truth", but kept each of the five expert judgments as one sole reference, and used identical assignments among expert organizations to compute an index of consistency that we called 'agreement ratio' among experts. Then, we compared the assignments suggested by three automatic classification programs with the assignments of the expert organizations to check whether the automatic classification programs could perform as well as or even outperform the expert organizations by being more consensual. We used identical assignments to calculate an 'agreement ratio' to investigate if their agreement ratios were lower than, similar to or higher than those obtained by the human experts.

2.1.3.1. Vegetation plots

Two hundred and seventy-three surveys were carried out between May and September 2013 by six teams of the National Forest Inventory (NFI) of France across the forests of mainland France (Fig. 2.1) (see Hervé 2016 for a presentation of the French NFI method). Each plot had been randomly located on the forest map before the fieldwork phase, which implied that the field agents did not re-locate the plot before beginning the survey. The Mediterranean area as defined by the NFI was excluded from the study. Vascular species found in the understory layer and terricolous bryophytes were recorded across each circular 700 m² plot. All herbaceous and shrub species, and tree species below 7.5 cm in diameter at 1.30 m high were included. The cover of each species was visually assessed using the Braun-Blanquet approach (Braun-Blanquet et al. 1932), after completion of the survey (Pinto et al. 2016). Tree species above 7.5 cm in diameter were also included, but

their cover was assessed visually using 10 % percentage classes. The mean species richness of the floristic surveys was 32.9 species (STD=15.6).

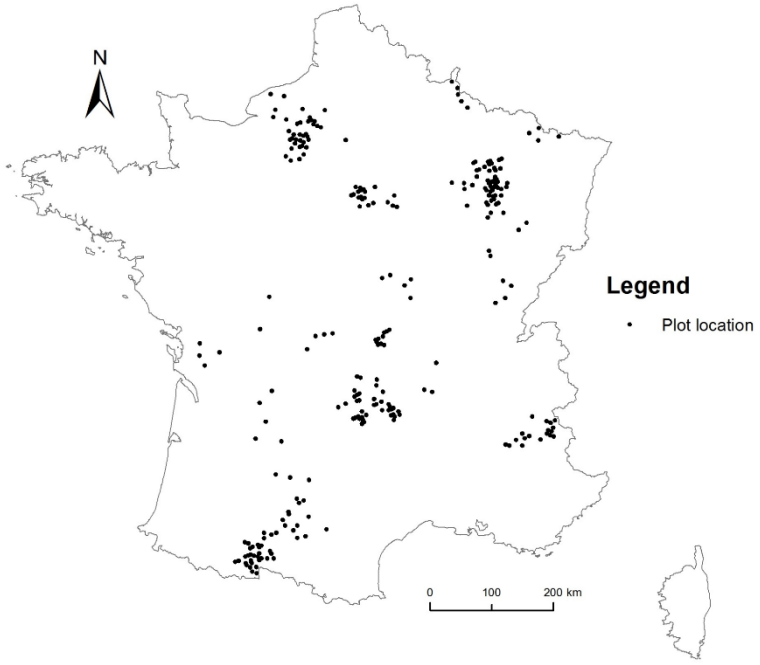


Figure 2.1: map of the 273 vegetation plots surveyed between May and September 2013 by six teams of the National Forest Inventory of France (NFI) across the forests of mainland France.

2.1.3.2. Selection of organizations with recognized expertise in phytosociology

We selected a panel of five French organizations from the private and public sectors with recognized expertise to represent the diversity of backgrounds and practices in phytosociology, namely the National Botanical Conservatory of the Massif Central (Bot. Cons.); Biotope, an engineering office (Eng. Off.); the botanist's network of the National Forestry Office of France (For. Manag.); the National Museum of Natural History of France (Museum); and the National Forest Inventory (For. Invent.) of France.

The National Botanical Conservatory of the Massif Central is a public institution that aims to develop knowledge and conservation of the flora, plant communities and natural habitats. At a local scale, their ecologists are involved in or consulted about all local vegetation studies in the Massif Central (in central France), and in particular they are in charge of developing and unifying the classification of the plant communities of the Massif Central. At a national scale, they are in charge of classifying four phytosociological classes of the French temperate forests.

Biotope is a French private engineering office specialized in ecological studies, created in 1993. It gathers experts in phytosociology across the French territory; one of them is a national expert in phytosociology.

The National Forestry Office is the public institution in charge of managing the French public forests (8.5% of the French mainland territory), from ecological engineering to timber sales. Their best regional naturalists are gathered in a national network composed of tens of botanists and phytosociology experts involved in or

consulted about all local vegetation studies in public forests, to which they bring their regional and practical knowledge.

The National Museum of Natural History is a reference public institution in France. It carries out a wide range of missions, including basic and applied research, the conservation and expansion of its collections, education, expertise, and dissemination of knowledge. The scientific Head of the National Herbarium, who was involved in this study, is a doctor in phytosociology.

The National Forest Inventory of France is a public institution that has carried out a permanent inventory of forest resources across the country since the 1960's. They have been recording ecological and floristic data in addition to dendrometric information for more than 25 years. At a national level, the data are checked and validated by nationally recognized ecologists specialized in botany and phytosociology.

2.1.3.3. Assignment of vegetation plots to vegetation units

Several studies have shown a lack of exhaustiveness of vegetation inventories, as well as inter-observer variations (e.g. Archaux et al. 2006; Vittoz and Guisan 2007; Milberg et al. 2008; Morrison 2016). Variations in the list of species observed in the field can be a source of differences among experts' assignments to vegetation units. Therefore, we sent the same vegetation plots to all the expert organizations, asked them to assign a phytosociological association to each plot, and compared their assignments to vegetation units on an *ex-post* basis. Thus, the potential differences among the assignments were bound to be attributed to variability among the expert judgments and not to the potential variability in the lists of the species observed in the field.

Each of the five expert organizations received the 273 vegetation plots consisting of the list of species and their cover, and additional information such as the date of the survey and plot location variables (city, "département", region, altitude, slope, exposure). We provided a phytosociological repository of the forests of the French mainland territory in temperate and mountainous areas (Mediterranean area excluded), consisting of a list of 228 associations, 43 alliances, 21 orders, and eight classes, and their full citations. The repository included four lowland classes: *Querco roboris-Fagetea sylvaticae and Quercetea ilicis* in the well-drained soils, and *Alnetea glutinosae* and *Salicetea purpureae* in moist conditions. It also included four highland classes: two classes of pine forests (*Erico carneae-Pinetea sylvestris* and *Pino sylvestris-Juniperetea sabinae*), one class of spruce forest (*Vaccinio myrtilli-Piceetea abietis*), and one treeline class (*Loiseleurio procumbentis-Vaccinietea microphylli).* This typology was based on the units published at the association and alliance levels (Bardat et al. 2004; Gégout et al. 2009; Bioret et al. 2014). We asked the organizations to assign a phytosociological association to each vegetation plot based on this information, and the suited phytosociological alliance and class in accordance with the hierarchical nested system we provided. But it was also possible for them to answer that they could not or did not want to assign one if they thought that it was not feasible.

For the National Botanical Conservatory of the Massif Central and the engineering office Biotope, the assignments of the vegetation plots to vegetation units were directly performed on an *ex-post* basis by the national phytosociology experts of each organization. For the National Museum of Natural History, they were performed by the Head of the National Herbarium. For the National Forestry Office, they were performed by the regional phytosociology experts and then gathered and checked by the national phytosociology expert. For the National Forest Inventory, they were performed in the field by the field agents when the vegetation

surveys were carried out using vegetation keys when available (118 vegetation plots), and the remaining assignments were performed by the local phytosociology experts on an ex-post basis. All the assignments were then gathered and checked by the national phytosociology expert of the National Forest Inventory. Thus, we collected five assignments to associations (and the suited alliances) for each of the 273 vegetation plots. Each expert organization also reported the time taken to fulfill the mission.

2.1.3.4. Comparing the assignments: the agreement ratio

2.1.3.4.1. Choosing the reference

Comparisons among experts using one expert assignment (Stevens et al. 2004; Couvreur et al. 2015) or a collegial assignment as the reference (Eriksen et al. 2019) can be found in the literature. In these cases, all suggestions are compared with sole references considered as "the true assignments". As the expert organizations solicited for our study had similar recognized expertise in phytosociology, we had no objective reason to consider one of them to be better or more trustworthy than the others. But to compare the assignments among them, we needed to define a reference, which in this study represented the most consensual assignment; this assignment was not the "truth", but a close approximation of the convention to be followed when assigning new vegetation plots to vegetation units. We did not specifically define the most consensual assignment for each survey. But we investigated inter-observer variation and kept all five expert judgments as the reference, compared the assignments among one another, and investigated the number of identical assignments to compute an index of consistency that we called 'agreement ratio' (eq. 1). For any given expert, the higher the number of identical assignments shared with each of the other four experts, the more consensual they were, and the higher their agreement ratio.

2.1.3.4.2. Calculation of the agreement ratio

For each plot, we compared the assignment of one expert organization with the other four. When the suggestions were identical, we scored one point. When they were different, we scored zero point. Then, for each vegetation plot and target expert organization, when a suggestion was similar with the other four, it scored four points. When the suggestion was different than the other four, it scored zero point. We repeated the comparison for the 273 vegetation plots and all five expert organizations. We summed up all the points scored by the identical suggestions and divided that number by the number of comparisons to obtain the agreement ratio:

$$Agreement\ ratio = \frac{Number\ of\ identical\ assignments}{Number\ of\ comparisons\ (Nc)} \quad (1)$$

Let *i* be the number of expert organizations and *n* the number of plots, the number of comparisons (Nc) was:

$$Nc = n * (i - 1) \quad (2)$$

When two expert organizations made no suggestion about a same vegetation plot, we did not consider it as an identical assignment and scored zero point.

The agreement ratio associated with an expert organization could theoretically reach 1 if the suggestions were all identical (they agreed in 100 % of cases) and the agreement ratio could reach 0 if the suggestions were all different (they all disagreed with one another). Nevertheless, the agreement ratios of the experts were interdependent. The value for a given expert could not be 1 if the other experts were not consensual

themselves, because one cannot simultaneously agree with two other peers that do not agree with each other. Moreover, if one expert disagreed with the others, the agreement ratio of all experts was impacted. Therefore, we calculated the highest possible agreement ratio for each expert according to the suggestions of the other four.

2.1.3.5. Comparison of the expert judgments

We also made pairwise comparisons of each pair of expert organizations to potentially highlight patterns or similar behavior among experts by calculating the agreement ratios of the pairwise comparisons of the experts. When comparing two experts, the agreement ratio was similar to the simple matching coefficient, an index frequently used notably in genetics studies (Olden, Joy, and Death, 2006; Stiles, Lemme, Sondur, Morshidi, and Manshardt, 1993). We also tested the impact of the inclusion of an "inexperienced expert" on the agreement ratios of the five expert organizations by adding a 6th reference with random assignments to the expert panel (see Supporting information, Appendix S2.1 for details).

For each vegetation plot, we calculated the number of experts who agreed on association and alliance assignment, and a typicality index to distinguish atypical vegetation plots that were more difficult to classify (Gégout & Coudun 2012). A high typicality index highlights that plots are close to the core characteristics of the plant unit (Gégout & Coudun 2012). Then, we used an analysis of variance to check the influence of species richness on the number of experts who agreed *per* plot to test whether too many or too few species could have destabilized the experts and impacted consistency among them. We also checked the correlation between the typicality of the surveys approximated by the typicality index and the number of experts who agreed.

Lastly, we investigated on which type of alliance the expert organizations tended to agree or disagree. Each time an alliance was cited, we collected the number of experts who agreed and calculated a mean value *per* alliance and reported it in a figure.

2.1.3.6. Automatic classification programs

Automatic classification programs developed with supervised methods were chosen to assign vegetation plots to the same classification of vegetation used by the expert organizations. Automatic classification programs consist of two primary components: the "inference engine" and the "knowledge base". While the inference engine is a general algorithm, the knowledge base provides information needed for the automatic classification program to function. The knowledge base can be a set of plots assigned a priori (extensive definition of vegetation types) or assignment rules derived from a description of the vegetation units (intensive definition) (Tichý et al. 2019). Using intensive definitions can lead to non-assignment of part of the vegetation plots to vegetation units. Therefore, we defined the knowledge base using a set of 9,827 phytosociological surveys classified in the phytosociological system by experts (the same repository as the one provided to the expert organizations) and considered to be typical. These surveys were extracted from the phytosociological literature and were used to characterize the French forest associations of temperate and mountainous areas (Mediterranean areas excluded) floristically and ecologically. Then, we used individual species rather than groups of species to define fidelity and constancy to the associations, because using groups of species implies choosing a minimum number of species that need to be present to assign the survey, so that surveys can also be non-assigned. Lastly, we chose two well-known fidelity indexes and one similarity index, namely (i) IndVal

(Dufrêne & Legendre 1997), (ii) the fidelity index ϕ (the Phi coefficient) (Chytrý et al. 2002), and (iii) the frequency-positive fidelity index (FPFI) based on the frequency and the fidelity index of the species (Tichý, 2005). We used the 9,827 phytosociological surveys to calculate the Indval index, the fidelity index ϕ, and the frequency index of 1,648 species in 228 associations. We used those fidelity indexes and a similarity index to build three automatic classification programs (hereafter called 'the Phi-program', 'the IndVal-program' and 'the FPFI-program') to be able to assign an association to each of the 273 surveys.

The algorithms of the Phi- and Indval-programs were based on the model of an automatic classification program developed in 2012 (Gégout & Coudun 2012): the automatic classification program tested the assignment of a given floristic survey to each of the 228 associations by calculating the average value of the fidelity indexes (the fidelity index for the Phi-program, the Indval index for the Indval-program) of the species present in the survey. The program assigned the survey to the association whose average fidelity index was the highest.

For the FPFI-program, the frequency-positive fidelity index (FPFI) of each floristic survey to each of the 228 associations was calculated by computing the frequency index and the fidelity index of the species present in the survey. The program assigned the survey to the association whose FPFI was the highest (Tichý, 2005).

We ran the three automatic classification programs which each assigned one association, and in turn the suited alliance and class to each of the 273 floristic surveys.

2.1.3.7. Agreement ratio of the automatic classification programs

To compare the assignments by the automatic classification programs with the assignments by the reference expert organizations, the process was the same as described before. For each survey, we compared the vegetation units assigned by each automatic classification program with the five assignments by the expert organizations. When the suggestions were identical, we scored one point. When they were different, we scored zero point. We repeated the comparison for the 273 surveys. We summed up all the points scored by the identical suggestions and divided that number by the number of comparisons to obtain the agreement ratio (eq. 1) of each program with the five reference expert organizations taken. A lower agreement ratio than the ones of the expert organizations would have meant that the automatic classification program agreed with the phytosociology experts less often than one expert with the other four, leading to a poor ability of the automatic program to reproduce expert judgments. A higher agreement ratio would have meant that an automatic classification program could agree with several experts more often than one expert with several others, suggesting that an automatic classification program could provide a more consensual assignment.

When calculating an agreement ratio for an automatic classification program, the number of comparisons was higher than when calculating an agreement ratio for the five reference expert organizations. The same number of comparisons could have been reached by comparing the suggestions of the automatic classification programs with only four expert organizations, calculating an agreement ratio, repeating this four more times removing a different expert organization each time, and calculating the mean agreement ratio. But this approach would have provided exactly the same results. Furthermore, we calculated the highest possible agreement ratio for each program to compare them with the highest possible agreement ratio of each expert, to study whether their peaks were equivalent.

2.1.3.8. Random assignment

To estimate the role of chance in the convergence of an automatic classification program and the five expert organizations, we compared their assignments with random assignments. For each of the 273 surveys, we drew an association at random within the 228 possibilities of the phytosociological repository, assigned the suited alliance and class, and then calculated the agreement ratio compared to the suggestions of the five expert organizations. We repeated this 1,000 times, and calculated the mean value of the 1,000 agreement ratios and corresponding standard deviation.

All associations had the same probability to be picked up in this random assignment. Nevertheless, some associations are more common and widespread than others. To take this parameter into account, we weighted the probability of each association to be picked up by its frequency in the assignments made by the expert organizations. An association mentioned 10 times has a probability of $\frac{10}{n*i}$ to be picked up. A non-mentioned association has a probability of 0. We simulated 1,000 random draws using this weighted phytosociological repository, and then we calculated the agreement ratio of each draw and the mean of the 1,000 agreement ratios and standard deviation for this weighted random assignment.

2.1.4. Results

2.1.4.1. Comparison among expert organizations

2.1.4.1.1. Comparison of the agreement ratios

Each expert organization reported the time it spent to fulfill the mission. The accuracy of the answers was uneven, and dependent on the number of people involved in the assignment process. It took each organization one to three weeks to assign an association to each of the 273 surveys.

The mean value of the five agreement ratios of the expert organizations was 0.27 for association assignment (Fig. 2.2), i.e., one expert organization agreed with another on association assignment approximately one time in four on average, and the highest possible agreement ratio of the experts was around 0.52 (Appendix S2.2). For alliance assignment, the average value of the five agreement ratios of the expert organizations was 0.48 (Fig. 2.2), i.e., one expert organization agreed with another one on alliance assignment slightly less than one time in two on average, and the highest possible agreement ratio of the experts was around 0.67 (Appendix S2.2).For class assignment, the average value of the five agreement ratios of the expert organizations was 0.90 (Fig. 2.2), i.e., one expert organization agreed with another one on alliance assignment nine times in ten on average, and the highest possible agreement ratio of the experts was around 0.94 (Appendix S2.2).

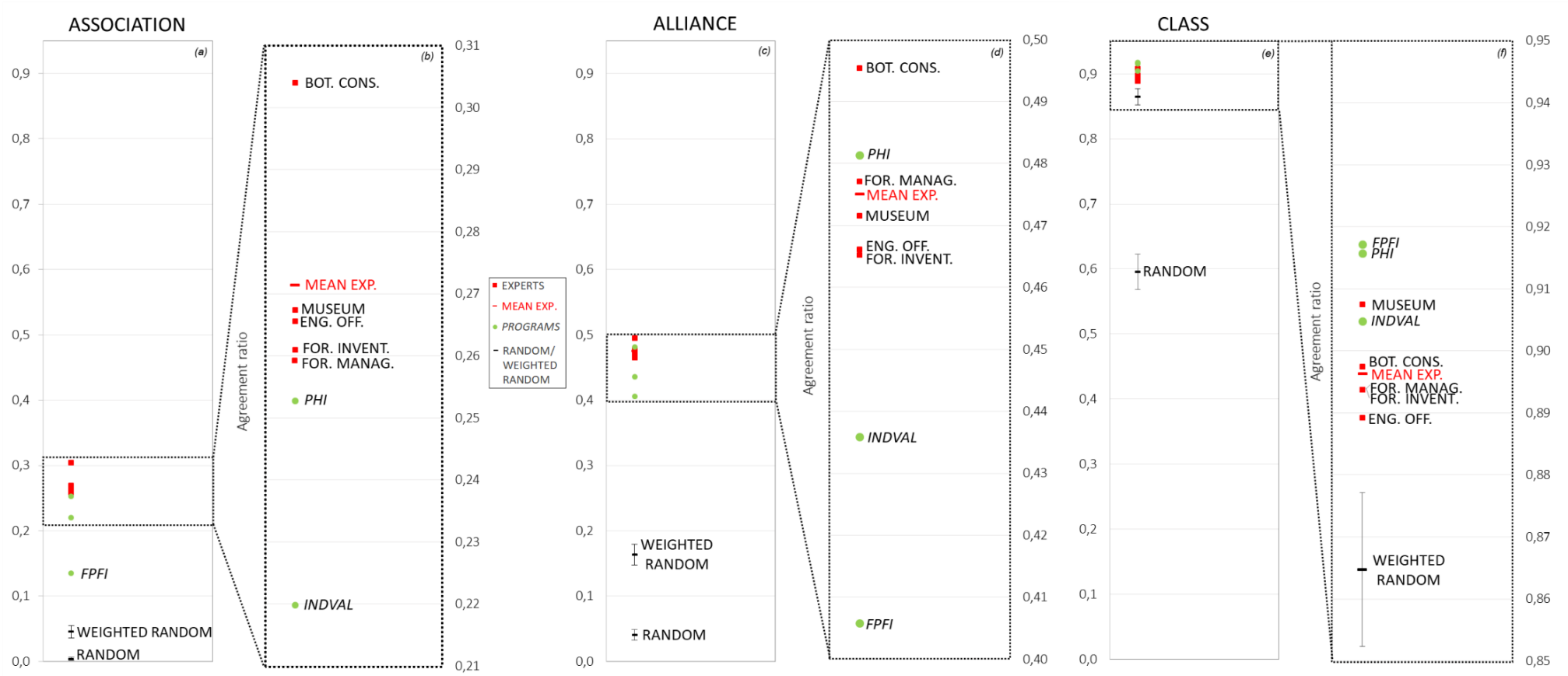


Figure 2.2: agreement ratios among expert organizations, between the automatic classification programs and the expert organizations, and between random assignment and the expert organizations regarding association assignment (a, b), alliance assignment (c, d) and class assignment (e, f).
Experts: the National Botanical Conservatory of the Massif Central (Bot. Cons.), the French National Forest Inventory (For. Invent.), the botanists' network of the National Forestry Office of France (For. Manag.), an engineering office called Biotope (Eng. Off.), and the National Museum of Natural History of France (Museum)
Mean Exp.: average value of the five agreement ratios of the expert organizations.
Programs: automatic classification programs using the Phi-coefficient (*Phi*), IndVal (*IndVal*), or FPFI (*FPFI*).
Random/Random weighted: 1,000 random or weighted random draws.

2.1.4.1.2. Similar levels of skills among the expert organizations

The five expert organizations made no suggestion 48 times, and they made a suggestion out of the provided repository 24 times. They fully agreed on 7% (n=20) of the vegetation plots and fully disagreed on 19% (n=51) of the vegetation plots (Fig. 2.3) for association assignment. The agreement ratios of all expert organizations for association assignment were really close to one another (Fig. 2.2). The difference between the highest and lowest agreement ratios was 0.05. We observed the same pattern for alliance assignment, where the difference was 0.03 (Fig. 2.2) and the five expert organizations fully agreed on 19 % of the vegetation plots and fully disagreed on 4 % (Fig. 2.3). For class assignment, the agreement ratios of all expert organizations were even closer to one another: the difference between the highest and lowest agreement ratios was 0.02 (Fig. 2.2).

When we simulated the inclusion of an inexperienced phytosociology expert in the panel of experts, the agreement ratios of the five expert organizations were even closer, with differences between the highest and lowest agreement ratios of 0.04 for association assignment and 0.02 for alliance and class assignment (Appendix S2.3). The agreement ratios were nearly 20% lower than the initial reference agreement ratios for association and alliance assignment. Nevertheless, the mean agreement ratios of the random draws were far below the ones of the expert organizations. In addition, a pairwise comparison of the expert organizations showed similar agreement ratios regardless of the organizations for association and alliance assignment: they all agreed and disagreed with each other in the same proportion (Tab. 2.1). Therefore, the closeness of the agreement ratio was not an artefact of the index, but showed that the skills of the five reference expert organizations were quite comparable regardless of their practice and background in phytosociology.

Table 2.1: pairwise agreement ratios between expert organizations for the assignment of the 273 vegetation plots to associations (left-down corner, in italic) and alliances (right-up corner, in bold).

	Bot. Cons.[a]	For. Invent.[b]	For. Manag.[c]	Eng. Off.[d]	Museum[e]
Bot. Cons.[a]	***1***	**0.47**	**0.51**	**0.48**	**0.51**
For. Invent.[b]	*0.34*	***1***	**0.50**	**0.44**	**0.45**
For. Manag.[c]	*0.29*	*0.24*	***1***	**0.46**	**0.44**
Eng. Off.[d]	*0.27*	*0.25*	*0.26*	***1***	**0.48**
Museum[e]	*0.32*	*0.22*	*0.25*	*0.29*	***1***

[a] Bot. Cons.: the National Botanical Conservatory of the Massif Central
[b] For. Invent.: the National Forest Inventory of France
[c] For. Manag.: the botanists' network of the National Forestry Office of France
[d] Eng. Off.: Biotope, an engineering office
[e] Museum: the National Museum of Natural History of France

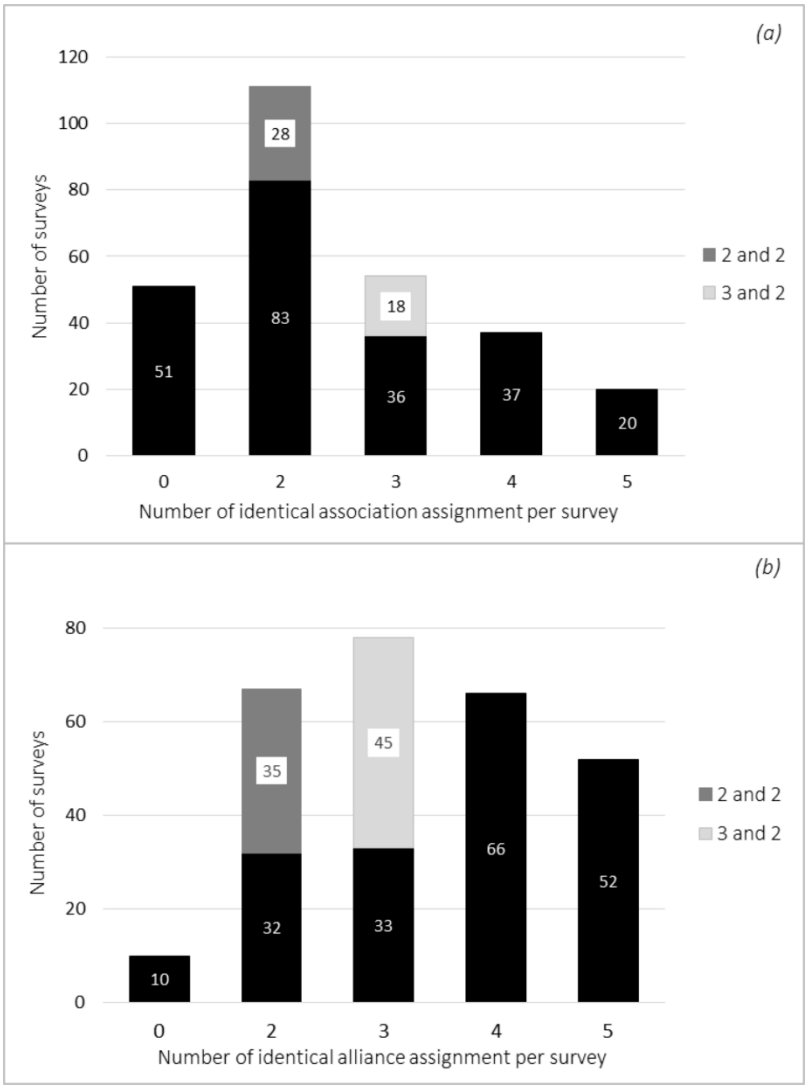


Figure 2.3: number of vegetation plots per number of identical association assignments (a) and identical alliance assignments (b). "2 and 2" means that two expert organizations assigned the vegetation plot to the same vegetation unit, and two other expert organizations agreed on another assignment. "3 and 2" means that three expert organizations assigned the vegetation plot to the same vegetation unit, and two other expert organizations agreed on another assignment.

2.1.4.1.3. Sources of disagreement among expert organizations

Using an analysis of variance, we showed that plot species richness did not have a significant influence on the number of expert organizations that agreed on association assignment ($p = 0.87$), or on alliance assignment ($p = 0.36$). Therefore, a small or a large amount of species did not influence convergence among the expert organizations. The correlation of the typicality index with the number of expert organizations that agreed on association and alliance assignment was significant ($p < 0.001$). Experts tended to disagree about plots with a low typicality index, which were transitional plots or plots with a low number of diagnostic species.

The expert organizations tended to agree more on precisely defined (e.g. *Rhododendro-Vaccinion*) or frequent alliances, for example *Fagion* or *Quercion* alliances (Fig. 2.4). Nevertheless, as regards frequent alliances, we failed to highlight whether it was because they were widespread and thus well-known, or because they were well defined.

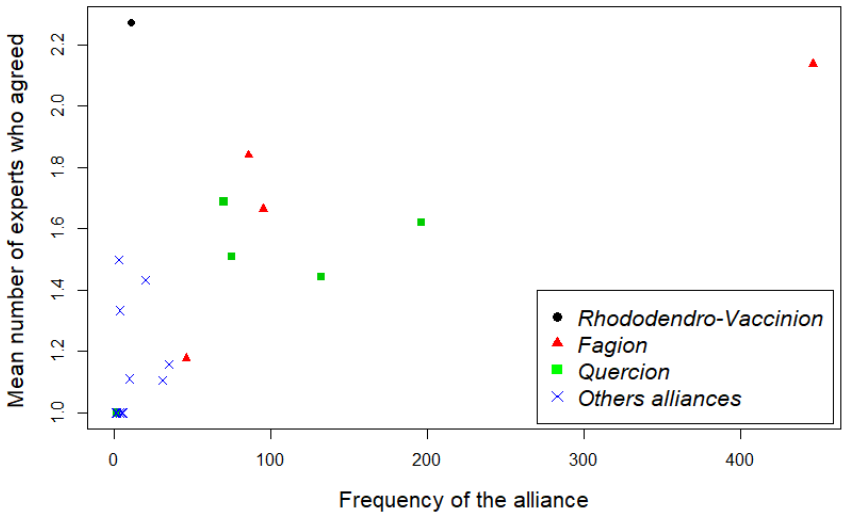


Figure 2.4: mean number of experts who agreed *per* alliance as a function of the frequency of the alliance.

2.1.4.2. Agreement ratios of the automatic classification programs vs. agreement ratios of the expert organizations

The highest possible agreement ratios of the five reference expert organizations and of any automatic classification program were really close, with a difference between the highest and lowest maxima of 0.03 at most (Appendix S2.2). Therefore, the increase of the number of comparisons performed to calculate the agreement ratio of any automatic classification program did not disadvantage or advantage them.

The agreement ratios of the three programs for association assignment were below the mean agreement ratio of the five expert organizations by 0.02 to 0.13 points (Fig. 2.2). Nevertheless, for alliance assignment, the agreement ratio of the Phi-program was slightly higher than the mean agreement ratio of the five expert organizations (by 0.01 points) (Fig. 2.2), and the agreement ratios of the IndVal and FPFI programs were slightly below (by 0.04 and 0.06 points, respectively). Thus, the agreement ratios of the automatic classification programs were really close to the agreement ratios of the expert organizations for alliance assignment. For class assignment, the agreement ratios of the three automatic classification programs were higher than the mean agreement ratio of the five expert organizations (by 0.01 to 0.02 points) (Fig. 2.2).

2.1.4.3. Random assignment vs. expert organizations

Comparing 1,000 random draws with the five expert organizations, we observed on average 5.5 identical assignments to associations, 62.3 to alliances and 813.0 to classes, with mean agreement ratios of 0.004, 0.046 and 0.596, respectively (Fig. 2.2). Therefore, an automatic classification program could agree with the five expert organizations by chance less than one time in two hundred and fifty for association assignment, and less than one time in twenty for alliance assignment.

Considering that common and widespread associations had more chances to be picked up, we also compared 1,000 weighted random draws with the five expert organizations. We found 54.9 identical assignments to associations, 222.8 to alliances and 1,180.3 to classes on average, with mean agreement ratios of 0.040, 0.163

and 0.865, respectively (Fig. 2.2). It follows that an automatic classification program using a weighted phytosociological repository could agree with the five expert organizations by chance less than one time in twenty for association assignment, and less than one time in six for alliance assignment.

2.1.5. Discussion

2.1.5.1. Lack of consistency among phytosociology experts

This study shows uniform and low agreement ratios among five expert organizations regarding the assignment of vegetation plots to phytosociological units specifically targeted by public policies and currently used in local management, such as associations and alliances. The number and the panel of expert organizations involved in the study on the one hand, and the close agreement ratios on the other hand, suggest that the low agreement ratios did not result from differences in the experts' skills in phytosociology.

As expected, we found high agreement ratios for class assignment, and better agreement ratios among expert organizations regarding the assignment of higher than lower hierarchical levels in the classification. The probability for two identical assignments increased when the number of units decreased. Nevertheless, we cannot conclude that using a high hierarchical level is the best option because using large units is a double-edged sword due to the trade-off between precision and error (Ullerud et al. 2018). Errors about adjacent vegetation types made at higher hierarchical levels involve larger deviations among possibilities than at lower levels. Accordingly, the choice of the hierarchical level should be guided by the needs for consistency and for detailed information on the assigned vegetation units (Eriksen et al. 2019).

Several studies have compared mappings of land-cover types by experts, and they showed that experts agreed among one another on average less than one time in two for the lower hierarchical levels of the classification (Stevens et al. 2004; Hearn et al. 2011; Ullerud et al. 2018; Eriksen et al. 2019). We showed similar agreement ratios among expert judgments for the alliance level, and lower ones for associations. However, the classification levels did not go down to phytosociological associations in these previous studies, and unit assignments were made in the field in a definite ecological context limiting the range of possible choices. In addition, the study areas were limited, whereas a large number of vegetation plots spread across mainland France were used for the present study, with a large range of 228 possible associations, 43 alliances and eight classes covering the diversity of the vegetation types of temperate and mountainous forests of Western Europe. This study shows a lack of consistency among phytosociology experts regarding the assignment of vegetation plots to vegetation units currently used in local management for the first time at a national scale and for the lower hierarchical levels of the phytosociological classification.

2.1.5.2. Sources of variability among phytosociology experts

Disagreements over habitat classifications are probably difficult to avoid completely because vegetation is inherently variable and complex (Cherrill 2016; Rodwell et al. 2018). The sources of variability among phytosociology experts are manifold, and range from vegetation plots to determination keys or lack of one, and to the definition of vegetation units. The low agreement ratios for association assignment can be partly explained by the context of this study, as the expert organizations had to assign vegetation units mostly on an ex-post basis using floristic and plot location data instead of doing this on site. This hindered the use of the ecological context for assigning a vegetation unit, especially in forest ecosystems where the environmental

context helps for assignment. Nevertheless, giving the same surveys to all the experts helped to attribute potential differences to their judgment and not to the potential variability in the lists of species observed on site. Secondly, the plots were located randomly on the map before the fieldwork phase although the phytosociological method recommends choosing homogeneous floristic and local ecological conditions to carry out a phytosociological survey (Braun-Blanquet et al. 1932). The experts tended to disagree on transitional surveys. However, NFI field agents had been reporting for a few years that approximately 5% of the randomly located surveys fell into two or more associations (NFI 2018, pers. comm.). Therefore, the random location may have destabilized the phytosociology experts but only for a minor part of the vegetation plots. The disagreement could be explained much more by the heterogeneous floristic composition resulting from dynamic stages than by spatial variability, which seemed to occur only for a minor part of the vegetation plots. Classification inconsistency was also pointed out as the main source of inter-observer differences in previous comparative studies of land-cover maps (Cherrill & McClean 1999; Hearn et al. 2011; Ullerud et al. 2018). Gaps in knowledge about plant communities and overlapping typology categories (Willner 2011) are some of the most likely sources of variability. We showed that experts tended to agree more on precisely defined or frequent units, the latter being widespread or well defined. The absence of explicit assignment rules is also a major source of variability because it leads to diverging definitions about part of the vegetation units. Last of all, we used identical assignments among expert organizations as an index of consistency. This methodological approach decreased the estimation of convergence because studying inter-observer variation (Cherrill & McClean 1995; Cherrill & McClean 1999; Hearn et al. 2011) systematically underestimates the congruence of the suggestions as compared to estimating a deviation from an ideal, 'true' value (Eriksen et al. 2019).

2.1.5.3. Automatic classification programs perform similarly to phytosociology experts in vegetation unit assignment

The present study assesses variability among several phytosociology experts and automatic classification programs for the first time. To estimate the efficiency and relevance of the automatic classification programs, we did not wonder if they would suggest the same assignments as one phytosociology expert providing the "right" assignment, but if they could agree with several expert organizations more, less, or as often as one phytosociological expert would. The approach gave us the possibility to go beyond the levels of the phytosociology experts by being more consensual. The agreement ratios of the classification programs were lower than the agreement ratios of the expert organizations for association and alliance assignment. The Phi-program stood out by being really close to the experts for association assignment, and even above four of the five expert organizations for alliance assignment. Furthermore, for class assignment, the three automatic classification programs were above the average value of the five agreement ratios of the expert organizations, and two programs (the FPFI-program and the Phi-program) even outperformed all five expert organizations. Therefore, automatic classification programs can be more consensual than expert organizations at the highest hierarchical level of the classification. The ability of the automatic classification programs to reproduce expert judgment and suggest consensual assignments was all the better as the classification level was higher and the number of units decreased. Such increasing performance with the increase of the hierarchical level of the classification means that when the automatic classification program assigns a different association than the phytosociological experts, the assigned associations are 'nearby' and frequently belong to the same alliance

and class. For the vegetation units specifically targeted by public policies and currently used in local management such as associations and alliances, although automatic classification programs can still be improved, this study confirms that they are efficient and that using them to assign floristic surveys to vegetation units is relevant. A further study with an *ad hoc* design will be needed to i) establish the exact vegetation units about which the experts tend to agree or disagree, and ii) compare all the existing automatic classification methods and indexes to establish their scope of validity and relevance according to the objectives.

2.1.5.4. Complementarity of manual and automatic assignments

Floristic surveys still have to be made manually in the field and are time-consuming. In contrast, it usually takes only a few minutes for a surveyor to assign a vegetation plot to a vegetation unit *in situ* once a floristic survey has been made. Therefore, in local studies when new observations have to be made, an automatic classification program is a complementary approach to field assignment. It can also be used to coach and check new phytosociology experts, or to make a choice in doubtful conditions. Classification programs could also be used for the unprecedented assignment of tens of thousands of pre-existing floristic surveys –the time needed for the expert organizations to fulfil the mission is incompatible with this survey size –, and for attuning databases merged from different organizations (Schaminee et al. 2009), creating standardized habitat assignment data. Creating habitat time series is crucial for the monitoring and the conservation of endangered habitats. In particular, this could help to implement the mandatory monitoring of Natura 2000 habitats across the European territory, as requested by the Habitats Directive (EC Council 2006).

2.1.5.5. Towards unified and clarified vegetation classifications

The large number of vegetation units, of vegetation plots distributed across mainland French forests and the large panel of phytosociology experts involved in the study likely indicate that the results can be extended to other countries and to other types of ecosystems in Western Europe, in particular those with definitions focused on species. We suggest perspectives and corrective measures to address the possible lack of consistency of the sources used for assigning vegetation plots to vegetation units, and to avoid consequences on environmental assessments and professional decisions as described by Cherrill (2016). The results support the current trend toward unifying and filling the gaps of the existing classification (Mucina et al. 2016; Peterka et al. 2017; De Cáceres et al. 2018; Guarino et al. 2018), which will ultimately lead to fewer overlapping categories in typologies. This task should be an opportunity to specify and clarify the assignment rules of existing typologies, and to implement guiding tools such as vegetation keys. Lastly, the results support the implementation of intercalibration sessions among typology users at the regional and national scales to improve consistency among phytosociology experts and promote the use of assignment rules and vegetation keys when assigning plots to vegetation units.

2.1.6. Acknowledgements

We thank the providers of the NFI vegetation plots, as well as the people who collected floristic data and were involved in the assignment of the vegetation plots to the vegetation units at the NFI (Andre G., Bernard S., Bircker L., Blond W., Boithias B., Bourrinet F., Cano R., Daubigney L., Daviaud J.-F., De Taxis Du Poet T., Delayat J.-M., Delhaye S., Delquaire P., Hirsch B., Hugerot Y., Leclaire G., Ledeme G., Magnette F., Malemanche L., Michel C., Paque G., Payen D., Pedrot L., Pihou O., Rives J.-F., Vaillot J.-B.) and at the national forestry office (Blin M., Blondel F., Darnis T., Fallour-Rubio D., Gattus J.-C., Holveck P., Hum P., Keller J., Lathuillière L., Loustalot-Forest F., Ritz F., Rollier C., Témoin J.-L.). We also thank Anne Gégout-Petit for her help with statistics.

2.1.7. Supplementary information

2.1.7.1. Appendix S2.1

Appendix S2.1: Method used to estimate the impact on the experts' agreement ratios of the inclusion of an inexperienced phytosociology expert in the panel of reference expert organizations.

Knowing that the experts' agreement ratios were interdependent, we aimed to estimate the impact on the experts' agreement ratios of the inclusion of an inexperienced phytosociology expert in the reference panel of expert organizations. Then, we recalculated the agreement ratios of the five reference expert organizations, adding a random assignment. Instead of being compared to 4 other expert organizations, each expert organization was compared to the other 4 and a random assignment. We repeated this step 1,000 times, and calculated the mean and standard deviation of the 1,000 agreement ratios of the expert organizations. The 1,000 random assignments used in this procedure were the same as the procedure used to estimate the role of chance in the convergence of an automatic classification program and the five expert organizations (see "Methods" section).

2.1.7.2. Appendix S2.2

Appendix S2.2: highest possible agreement ratios that might be reached by each expert organization when comparing the expert organizations among them, given their divergence among them; and highest possible agreement ratios that might be reached by any automatic classification program as compared to the five expert organizations, given the divergence among the five expert organizations, regarding association, alliance and class assignment.

	ASSOCIATION	ALLIANCE	CLASS
Bot. Cons.[a]	0.499	0.670	0.940
For. Invent.[b]	0.532	0.680	0.940
For. Manag.[c]	0.525	0.676	0.940
Eng. Off.[d]	0.526	0.680	0.941
Museum[e]	0.518	0.670	0.933
Program[f]	0.500	0.661	0.938

[a] Bot. Cons.: the National Botanical Conservatory of the Massif Central
[b] For. Invent.: the National Forest Inventory of France
[c] For. Manag.: the botanists' network of the National Forestry Office of France
[d] Eng. Off.: Biotope, an engineering office
[e] Museum: the National Museum of Natural History of France
[f] Program: any automatic classification program (or any sources of assignment) that might be compared to the five reference expert organizations.

2.1.7.3. Appendix S2.3

Appendix S2.3: comparison among the five expert organizations, and among them and 1,000 random draws regarding association, alliance and class assignment: agreement ratios, and mean agreement ratios and corresponding standard deviations, respectively.

	ASSOCIATION		ALLIANCE		CLASS	
	Comparison among the five expert organizations	Comparison among the five expert organizations and 1,000 random draws	Comparison among the five expert organizations	Comparison among the five expert organizations and 1,000 random draws	Comparison among the five expert organizations	Comparison among the five expert organizations and 1,000 random draws
	Agreement ratios	Mean agreement ratios (*standard deviation*)	Agreement ratios	Mean agreement ratios (*standard deviation*)	Agreement ratios	Mean agreement ratios (*standard deviation*)
Bot. Cons.[a]	0.304	0.244 (*0.001*)	0.495	0.405 (*0.003*)	0.897	0.834 (*0.005*)
For. Invent.[b]	0.261	0.210 (*0.001*)	0.465	0.381 (*0.003*)	0.894	0.838 (*0.006*)
For. Manag.[c]	0.259	0.208 (*0.001*)	0.477	0.391 (*0.003*)	0.894	0.834 (*0.006*)
Eng. Off.[d]	0.266	0.213 (*0.001*)	0.466	0.381 (*0.002*)	0.889	0.829 (*0.005*)
Museum[e]	0.267	0.215 (*0.001*)	0.472	0.387 (*0.003*)	0.908	0.846 (*0.006*)
Random[f]		0.004 (*0.003*)		0.046 (*0.010*)		0.596 (*0.027*)

[a] Bot. Cons.: the National Botanical Conservatory of the Massif Central
[b] For. Invent.: the National Forest Inventory of France
[c] For. Manag.: the botanists' network of the National Forestry Office of France
[d] Eng. Off.: Biotope, an engineering office
[e] Museum: the National Museum of Natural History of France
[f] Random: 1,000 random draws.

2.1.8. References

Archaux, F., Gosselin, F., Bergès, L., Chevalier, R. (2006) Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. Journal of Vegetation Science, 17, 299–306. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02449.x

Bardat, J., Bioret, F., Botineau, M., Boullet, V., Delpech, R., Géhu, J.-M., et al. (2004) Prodrome des végétations de France. Paris, Publication scientifique du Muséum national d'Histoire naturelle.

Bioret, F., Bensettiti, F., Royer, J.-M. (2014) Presentation of the Prodrome of French vegetation, from the first version (PVF1) to the second, declension at plant community level (PVF2). Acta Botanica Gallica 161, 395–402. https://doi.org/10.1080/12538078.2014.972978

Braun-Blanquet, J., Fuller, G.D., Conard, H.S. (1932) Plant sociology: the study of plant communities. New York and London, McGraw-Hill book company, inc.

Černá, L., Chytrý, M. (2005) Supervised classification of plant communities with artificial neural networks. Journal of Vegetation Science 16, 407–414. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02380.x

Cherrill, A. (2016) Inter-observer variation in habitat survey data: investigating the consequences for professional practice. Journal of Environmental Planning and Management 59, 1813–1832. https://doi.org/10.1080/09640568.2015.1090961

Cherrill, A., McClean, C. (1999) Between-observer variation in the application of a standard method of habitat mapping by environmental consultants in the UK. Journal of Applied Ecology 36, 989–1008. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00458.x

Cherrill, A., McClean, C. (1995) An Investigation of Uncertainty in-Field Habitat Mapping and the Implications for Detecting Land-Cover Change. Landscape Ecology 10, 5–21. https://doi.org/10.1007/BF00158550

Chytrý, M., Tichý, L., Holt, J., Botta-Dukát, Z. (2002) Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. Journal of Vegetation Science 13, 79–90. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x

Couvreur, J.-M., Fiévet, V., Smits, Q., Dufrêne, M. (2015) Evaluation of the "observer effect" in botanical surveys of grasslands. Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement 19, 132–142.

De Cáceres, M., Font, X., Vicente, P., Oliva, F. (2009) Numerical reproduction of traditional classifications and automatic vegetation identification. Journal of Vegetation Science 20, 620–628. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01081.x

De Cáceres, M., Franklin, S.B., Hunter, J.T., Landucci, F., Dengler, J., Roberts, D.W. (2018) Global overview of plot-based vegetation classification approaches. Phytocoenologia 48, 101–112. https://doi.org/10.1127/phyto/2018/0256

Dufrêne, M., Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs 67, 345–366. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2

EC Council (2006) Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora.

Eriksen, E.L., Ullerud, H.A., Halvorsen, R., Aune, S., Bratli, H., Horvath, P. et al. (2019) Point of view: error estimation in field assignment of land-cover types. Phytocoenologia 49, 135–148. https://doi.org/10.1127/phyto/2018/0293

European Commission DG Environment (2013) Interpretation manual of European Union habitats. EUR 28.

Gégout, J.-C., Coudun, C. (2012) The right relevé in the right vegetation unit: a new typicality index to reproduce expert judgement with an automatic classification programme. Journal of Vegetation Science 23, 24–32. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01337.x

Gégout, J.-C., Rameau, J.-C., Renaux, B., Jabiol, B., Bar, M. (2009) Les habitats forestiers de la France tempérée ; typologie et caractérisation phytoécologique. Nancy, AgroParisTech-ENGREF. ed.

Guarino, R., Willner, W., Pignatti, S., Attorre, F., Loidi, J.J. (2018) Spatio-temporal variations in the application of the Braun-Blanquet approach in Europe. Phytocoenologia 48, 239–250. https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0181

Hearn, S.M., Healey, J.R., McDonald, M.A., Turner, A.J., Wong, J.L.G., Stewart, G.B. (2011) The repeatability of vegetation classification and mapping. Journal of Environmental Management 92, 1174–1184. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.11.021

Hervé, J.-C. (2016) France. In: National Forest Inventories - Assessment of Wood Availability. Springer International Publishing, pp. 385–404.

Kočí, M., Chytrý, M., Tichý, L. (2003) Formalized reproduction of an expert-based phytosociological classification: A case study of subalpine tall-forb vegetation. Journal of Vegetation Science 14, 601–610. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02187.x

Milberg, P., Bergstedt, J., Fridman, J., Odell, G., Westerberg, L. (2008) Observer bias and random variation in vegetation monitoring data. Journal of Vegetation Science 19, 633–644. https://doi.org/10.3170/2008-8-18423

Morrison, L.W. (2016) Observer error in vegetation surveys: a review. Journal of Plant Ecology 9, 367–379. https://doi.org/10.1093/jpe/rtv077

Mucina, L., Bueltmann, H., Dierssen, K., Theurillat, J.-P., Raus, T., Carni, A., et al. (2016) Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. Applied Vegetation Science 19, 3–264. https://doi.org/10.1111/avsc.12257

Olden, J.D., Joy, M.K., Death, R.G. (2006) Rediscovering the species in community-wide predictive modeling. Ecological Applications 16, 1449–1460. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1449:RTSICP]2.0.CO;2

Oliver, I., Broese, E.A., Dillon, M.L., Sivertsen, D., McNellie, M.J. (2013) Semi-automated assignment of vegetation survey plots within an a priori classification of vegetation types. Methods in Ecology and Evolution 4, 73–81. https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00258.x

Peterka, T., Hajek, M., Jirousek, M., Jimenez-Alfaro, B., Aunina, L., Bergamini, A., et al. (2017) Formalized classification of European fen vegetation at the alliance level. Applied Vegetation Science 20, 124–142. https://doi.org/10.1111/avsc.12271

Pinto, P.E., Dupouey, J.-L., Hervé, J.-C., Legay, M., Wurpillot, S., Montpied, P., Gégout, J.-C. (2016) Optimizing the bioindication of forest soil acidity, nitrogen and mineral nutrition using plant species. Ecological Indicators 71, 359–367. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.047

Prosser, M.V., Wallace, H.L. (1999) Countryside survey 2000 quality assurance exercise. Ecological Surveys (Bangor). Canon Pyon, UK.

Rodwell, J.S., Evans, D., Schaminee, J.H.J. (2018) Phytosociological relationships in European Union policy-related habitat classifications. Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali 29, 237–249. https://doi.org/10.1007/s12210-018-0690-y

Schaminee, J.H.J., Hennekens, S.M., Chytry, M., Rodwell, J.S. (2009) Vegetation-plot data and databases in Europe: an overview. Preslia 81, 173–185.

Stevens, J.P., Blackstock, T.H., Howe, E.A., Stevens, D.P. (2004) Repeatability of Phase I habitat survey. Journal of Environmental Management 73, 53–59. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2004.05.009

Stiles, J., Lemme, C., Sondur, S., Morshidi, M., Manshardt, R. (1993) Using Randomly Amplified Polymorphic Dna for Evaluating Genetic-Relationships Among Papaya Cultivars. Theoretical and Applied Genetics 85, 697–701. https://doi.org/10.1007/BF00225007

Tichý, L. (2005) New Similarity Indices for the Assignment of Relevés to the Vegetation Units of an Existing Phytosociological Classification. Plant Ecology 179, 67–72. https://doi.org/10.1007/s11258-004-5798-8

Tichý, L., Chytrý, M., Botta-Dukát, Z. (2014) Semi-supervised classification of vegetation: preserving the good old units and searching for new ones. Journal of Vegetation Science 25, 1504–1512. https://doi.org/10.1111/jvs.12193

Tichý, L., Chytrý, M., Landucci, F. (2019) GRIMP: A machine-learning method for improving groups of discriminating species in expert systems for vegetation classification. Journal of Vegetation Science 30, 5–17. https://doi.org/10.1111/jvs.12696

Ullerud, H.A., Bryn, A., Halvorsen, R., Hemsing, L.Ø. (2018) Consistency in land-cover mapping: Influence of field workers, spatial scale and classification system. Applied Vegetation Science 21, 278–288. https://doi.org/10.1111/avsc.12368

van Tongeren, O., Gremmen, N., Hennekens, S. (2008) Assignment of releves to pre-defined classes by supervised clustering of plant communities using a new composite index. Journal of Vegetation Science 19, 525–536. https://doi.org/10.3170/2008-8-18402

Vittoz, P., Guisan, A. (2007) How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. Journal of Vegetation Science 18, 413–422. https://doi.org/1http://10.0.4.87/j.1654-1103.2007.tb02553.x

Willner, W. (2011) Unambiguous assignment of releves to vegetation units: the example of the Festuco-Brometea and Trifolio-Geranietea sanguinei. Tuexenia 271–282.

2.2. A limited number of species is sufficient to assign a floristic survey to a vegetation unit

À soumettre à Applied Vegetation Science

Lise Maciejewski[1,2], Paulina E. Pinto[1], Stéphanie Wurpillot[3], Jacques Drapier[4], Serge Cadet[5], Serge Muller[6], Pierre Agou[7], Benoît Renaux[8], Jean-Claude Gégout[1]

[1] Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, 14 rue Girardet F-54000 Nancy, France.

[2] OFB, MNHN, CNRS, UMS 2006 PatriNat, CP 41, 36 rue Geoffroy-Saint-Hilaire F-75005 Paris, France.

[3] IGN (Institut National de l'Information Géographique et Forestière), 73 Avenue de Paris F-94160 Saint-Mandé, France.

[4] IGN (Institut National de l'Information Géographique et Forestière), Direction interrégionale nord-est, 1 rue des Blanches Terres F-54390 Champigneulles, France.

[5] ONF (Office national des forêts), Bureau d'études territorial 13/84, 46 av. Cézanne F-13098 Aix-en-Provence, France.

[6] MNHN, CNRS, UPMC, EPHE, UMR 7205 ISYEB, F-75005 Paris, France.

[7] Biotope, Centre Bourgogne, 122-124 Faubourg Bannier F-45000 Orléans, France.

[8] Conservatoire botanique national du Massif Central, Le Bourg F-43230 Chavaniac-Lafayette, France.

Funding information: This study was supported by the French National Institute for Agricultural Research (Forest Grassland and Freshwater Ecology Department, EFPA) through the ONF-INRA Interface Grant "Station, distribution, croissance et choix des essences dans un contexte environnemental changeant", by the French National Research Agency (ANR) through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR- 12-LABXARBRE-01), and by the Regional Council of Lorraine through the project "Contribution à l'identification et à la cartographie à fine résolution des zones humides forestières à l'aide du caractère hygrophile des plantes".

Keywords: vegetation classification, automatic classification program, expert system, habitat, forest ecosystem, phytosociology, Natura 2000, vegetation typology.

2.2.1. Abstract

Aims

An inventory of the habitats composing Natura 2000 sites is mandatory in Europe and allow to implement conservation measures. Vegetation surveys are currently used to identify Natura 2000 habitat types, whose descriptions are mainly based on phytosociological units. However, vegetation surveys are time-consuming and frequently restricted to the growing season. Moreover, no survey can be regarded as exhaustive, and significant inter-observer variation has been highlighted. We studied whether reducing the number of recorded species and the time spent carrying out a floristic survey had an impact on phytosociological unit assignment using species presence. We also studied if winter surveys could be used for phytosociological unit assignment.

Study area: mainland France.

Methods

We used 273 floristic surveys covering French temperate and mountainous forests. The time and the rank at which species were sighted were recorded. We also estimated whether a species was recognisable in winter. We used an automatic classification program to compare assignments based on complete and incomplete floristic surveys. We also explored the assignment of vegetation units using the subset of species recognisable in winter.

Results

Ten species and five minutes were sufficient for association assignment, and seven species and four minutes for alliance assignment. Vegetation unit assignment proved feasible in winter, especially at the alliance level.

Conclusions

This study confirms current field habits when creating a habitat map, i.e. recording a limited number of species is sufficient. It also suggests that a forest habitat map can be produced throughout the year. Lastly, it confirms that the use of surveys coming from a great variety of sources is relevant to create habitat time series, crucial tools for monitoring habitats at a national scale.

2.2.2. Introduction

The natural habitat types of Community interest listed in the Habitats Directive ('Natura 2000 habitat types' hereafter) are rare, in danger of disappearance, or present outstanding examples of typical characteristics of one of the biogeographical regions in Europe (EC Council 2006). Phytosociology has long been used for plant community description in Europe. As a consequence, the different phytosociological units were chosen as the basis for the establishment of the list of terrestrial habitats of Community interest (European Commission DG Environment 2013; Guarino et al. 2018). The Habitats Directive states that all European Union countries must protect and restore the species and habitats of Community interest (EC Council 2006). At a national level, each European Union country must monitor and assess the conservation status of these threatened species and habitats (Art. 11 and Art. 17). Within their territory, they have to implement a coherent ecological network of special areas of conservation set up under the title Natura 2000 (Art. 3). In this context, important means are deployed at the European, national, and local levels to identify and monitor the targeted ecosystems.

Carrying out an inventory of the present natural habitat types of Natura 2000 sites is necessary to create maps of endangered ecosystems, which are key for implementing management actions. To carry out such an inventory, site managers have to assign vegetation observations to vegetation units. In practice as well as traditionally in phytosociology, assignments are performed manually in the field on the basis of species presence and expert human knowledge. That is how vegetation surveys currently provide the data used to identify Natura 2000 habitats. Vegetation surveys are often restricted to the growing season, require botany and phytosociology skills, and are time-consuming. For example, completing a floristic survey takes one hour in the protocol of Archaux et al. (2006). This time effort can be a limiting factor in the face of the large number of floristic surveys necessary to carry out habitat inventories within Natura 2000 sites.

Vegetation surveys involving observers are characterized by an inherent degree of error consisting of overlooking error (i.e. not observing actually present species), and misidentification error (i.e. incorrectly identifying species) (Morrison 2016). Ten to 30 % of the species remain undetected by single observers (Archaux et al. 2006; Vittoz & Guisan 2007; Vittoz et al. 2010; Morrison 2016). Misidentification error generally appears to be of a smaller magnitude than overlooking error, and unsurprisingly smaller for genus than species (Morrison 2016). Even if we only consider overlooking error (as we do in this study), two different observers will inevitably produce two different surveys, and no survey can be regarded as exhaustive.

Another source of potential incompleteness of floristic surveys is the variability of plot size according to the observer and the sampling method (Chytrý & Otýpková 2003; Chytrý & Tichý 2018). These data are frequently missing for part of the plots in national or international databases (Chytrý et al. 2016). While there is no clear evidence of a relationship between plot size and error in species lists (Morrison 2016), plot size theoretically affects the species richness of a survey positively. To deal with this issue, the traditional phytosociology method recommends to collect data on a "minimal area", whose value is given by the asymptotically horizontal part of the species-area curve (Braun-Blanquet et al. 1932). But the numerous methods proposed to determine ''minimal area'' (e.g. Hopkins, 1957) ignore the nature of species-area curves (Preston 1962), which usually cannot exhibit an asymptote (Williamson et al. 2001; Dengler et al. 2009). As a result, species richness in a same place could substantially differ among floristic surveys based on different plot sizes.

Vegetation surveys are often restricted to the growing season and are time-consuming. Moreover, no floristic survey can be regarded as exhaustive because of systematic overlooking errors, and because plot size can vary depending on observers and protocols and thereby affect species richness. We do not know yet if these findings affect the vegetation unit assignment process, with potential impacts on the inventory of Natura 2000 habitats within sites, and their monitoring at a national level. This is why we assessed the influence of the number of species recorded in surveys on vegetation unit assignment. More precisely, we investigated whether using incomplete floristic inventories – which implies recording a lower number of species and spending less time carrying out the survey – had an impact on vegetation unit assignment using species presence.

2.2.3. Methods

We used a large amount of floristic surveys well distributed across mainland French forests to perform a large-scale study encompassing a wide range of forest ecosystems. The time when species were sighted was recorded. We created incomplete surveys by truncating complete floristic surveys (called 'complete surveys' hereafter). Then, we used an automatic classification program for vegetation unit assignment based on both complete and incomplete surveys, and compared their efficiency.

2.2.3.1. Sampled sites and vegetation plots

Six teams of field agents of the French National Forest Inventory (NFI) carried out 273 surveys between May and September 2013 across temperate and mountainous forests of mainland France (Fig. 2.1) (see Hervé 2016 for a presentation of the French NFI method). Each plot had been randomly located before the fieldwork phase. Vascular species found in the understory layer and terricolous bryophytes were recorded across each circular 700-m² plot. The survey included all herbaceous and shrub species, and tree species below 7.5 cm in diameter at 1.30 m high. The time, and thus the rank, at which species were sighted was recorded. The cover of each species in the plot was assessed visually using the Braun-Blanquet approach (Braun-Blanquet et al. 1932), after completion of the timed survey (Pinto et al. 2016). The cover of tree species above 7.5 cm in diameter was assessed visually, using 10 % classes, at the end of the understory layer survey.

2.2.3.2. Incomplete surveys

2.2.3.2.1. Incomplete surveys truncated according to the number of species

The mean species richness of the floristic surveys was 33 species (STD=16), with a minimum of 4 species, and a maximum of 83 species. We created incomplete surveys by selecting an increasing number of species per plot: 1, 2, 3, until the total species richness of each survey was reached. Three methods of species selection were used: (i) random selection (100 repetitions), (ii) the order of appearance of the species in the surveys ('increasing rank' hereafter), and (iii) the decreasing order of appearance of the species in the surveys ('decreasing rank' hereafter).

2.2.3.2.2. Incomplete surveys truncated according to the time spent in the field

The agents spent 5 to 62 minutes to carry out each floristic survey in the field, which represented the range of the time effort needed to carry out a complete survey. Using the time when species were recorded, we created incomplete surveys of increasing duration.

2.2.3.2.3. Incomplete surveys truncated according to the species potentially recognisable in winter

The floristic surveys were carried out between May and September. To assess the feasibility of vegetation unit assignment in winter, we created incomplete surveys (called 'winter surveys' hereafter) with species that we considered recognisable during the winter season: phanerophytes, chamaephytes, woody lianas, mosses, and species with leaves still present in winter and evergreen leaves. The species richness of the winter surveys was equal or less than the species richness of the complete surveys. Therefore, we also created 100 series of truncated surveys by randomly choosing species among the complete surveys to equalize the species richness of the winter surveys (called 'random winter surveys' hereafter).

2.2.3.3. Automatic classification program

To study whether reducing the number of species and time spent carrying out a floristic survey had an impact on vegetation unit assignment, we needed to assign each incomplete survey to a vegetation unit. To repeat this process as many times as necessary, we needed an automatic classification program, and we chose the 'Phi-program' (Maciejewski et al., 2020).

The objective was to compare the efficiency of the Phi-program for vegetation unit assignment based on complete and incomplete surveys. The efficiency of automatic classification programs has usually been assessed based on one expert judgment considered as a "true assignment" (e.g. Černá and Chytrý 2005; van Tongeren et al. 2008; De Cáceres et al. 2009), which could be merely regarded as a validation. This is why we assessed the efficiency of the Phi-program in a previous study by comparing it with five expert organisations (the National Botanical Conservatory of the Massif Central; Biotope, an engineering office; the botanist's network of the National Forestry Office of France; the National Museum of Natural History of France; the French National Forest Inventory). To do so, we used an index of consistency called 'agreement ratio' (Maciejewski et al., 2020). A lower agreement ratio than the ones of the expert organisations would have meant a poor ability of the program to reproduce expert judgments. A higher agreement ratio would have meant that the program could agree with several experts more often than one expert with several others, suggesting that it could provide a more consensual assignment.

2.2.3.4. Comparing the assignments of the automatic classification program based on complete and incomplete surveys

The agreement ratio of the automatic classification program run with complete surveys was 0.253 for association assignment, slightly below 0.271, the mean agreement ratio of the five expert organisations (Fig. 2.5). It was 0.481 for alliance assignment, slightly higher than 0.475, the mean agreement ratio of the five expert organisations (Fig. 2.5). Thus, the agreement ratios of the automatic classification program were similar to the agreement ratios of the expert organisations, which confirmed the efficiency and relevance of the Phi-program for assigning surveys to vegetation units. The agreement ratio calculated based on the complete surveys was the reference ratio (called 'the reference agreement ratio (RAF)' hereafter).

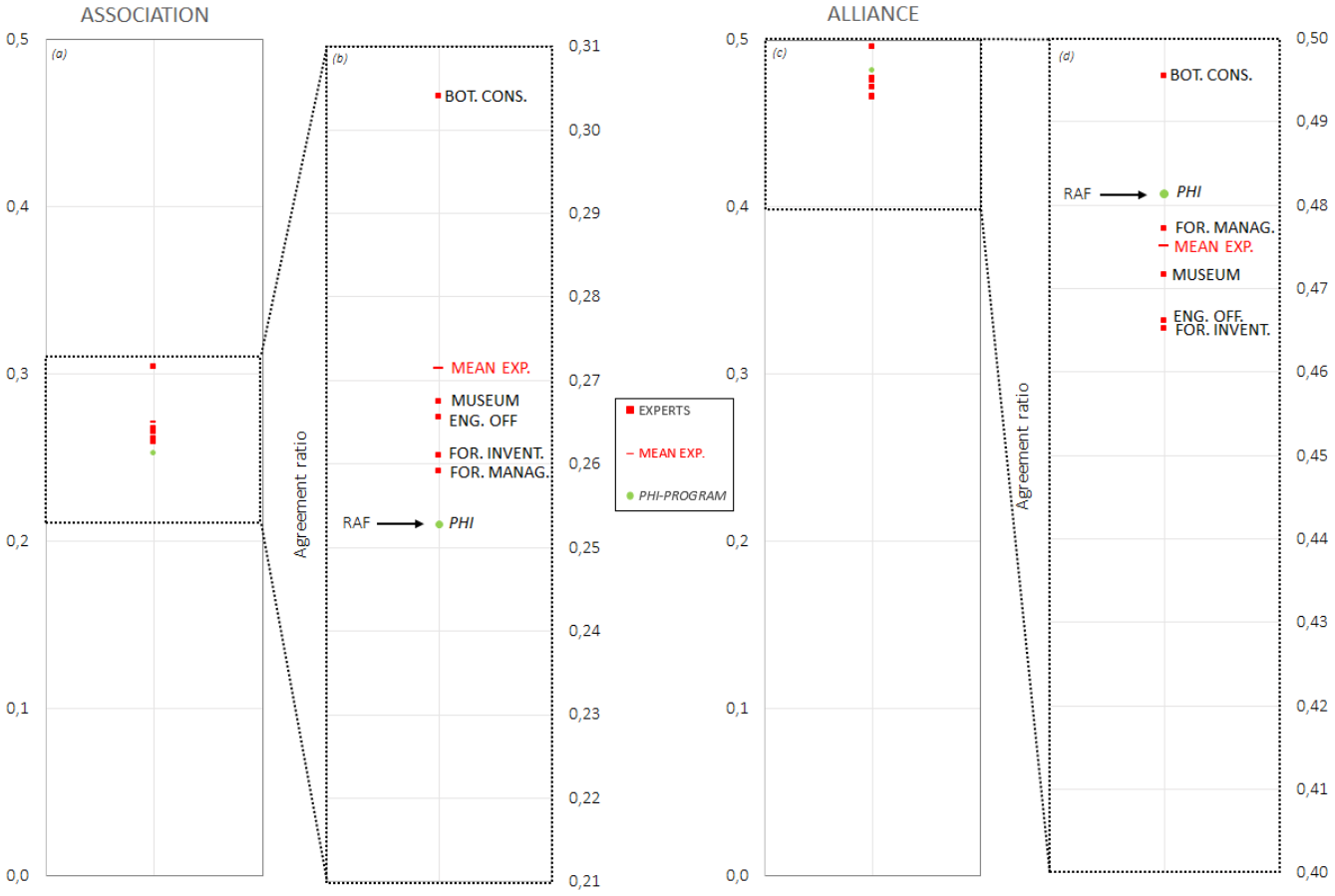


Figure 2.5: agreement ratios among expert organisations, and between the Phi-program and the expert organisations calculated based on complete surveys considered as the reference agreement ratio (RAF).
Experts: the National Botanical Conservatory of the Massif Central (Bot. Cons.), the National Forest Inventory of France (For. Invent.), the botanists' network of the National Forestry Office of France (For. Manag.), an engineering office called Biotope (Eng. Off.), and the National Museum of Natural History of France (Museum).
Mean Exp.: average value of the five agreement ratios of the expert organisations.
Phi: automatic classification program called the Phi-program using complete surveys.

As efficiency of the program was assessed against the five experts using an agreement ratio, we compared the agreement ratios calculated by the Phi-program based on the complete surveys with those calculated based on the incomplete surveys. The program assigned a vegetation unit (an association and an alliance) to each incomplete survey. We compared these assignments with the ones by the five expert organisations, and calculated the agreement ratios. Then, we calculated the percentage of this agreement ratio against the RAF to interpret the results more easily, and we calculated the number of species, or the time, needed to reach 100 % of the RAF. The more the agreement ratios drew near the RAF, the more relevant the species or group of species in the incomplete surveys were and brought substantial information for vegetation unit assignment.

Slightly lower accuracy can be accepted in some projects, or depending on the available means. In these contexts, reaching 90% of the RAF obtained with complete surveys could be considered as sufficient. Furthermore, the method also allowed exceeding 100 %, i.e. a higher agreement ratio than the one obtained with the complete survey if the last species recorded in the field had a confounding effect on the assignment of a relevant vegetation unit to the survey.

We calculated the average, minimum and maximum values of the agreement ratios of the 100 series of incomplete surveys of randomly chosen species ranks. We also ran a Pearson correlation test to investigate the relation between the rank and the cover of each species, to know whether the first species to be observed were the most abundant ones.

We calculated the agreement ratio and the percentage of the RAF reached with the winter surveys. Then, we investigated whether the decrease in species richness in winter or the types of removed species most impacted the agreement ratios. To do so, we calculated the median, minimum and maximum values of the agreement ratios of the 100 series of randomly selected winter surveys.

2.2.4. Results

2.2.4.1. Number of species required for vegetation unit assignment

The percent RAF reached by the agreement ratio of the program using incomplete surveys increased faster when selecting species according to their increasing rank than when selecting them according to a random selection or a decreasing rank (Fig. 2.6). The first species were more relevant for vegetation unit assignment that the last ones. The correlation between the rank and the cover of the species was significant ($p<0.001$), but the rank only explained only 8 to 11% of the variability of the cover.

Based on the incomplete surveys of increasing rank, the first 21 species seen in the field were sufficient for the program to reach nearly the same agreement ratio with incomplete surveys as with complete surveys for association and alliance assignment (100 % and 99 % of the RAF, respectively) (Fig. 2.6).

To reach 90% of the RAF, only the first ten species of the survey were needed to assign an association to the surveys, and only the first seven species were needed to assign an alliance (Fig. 2.6). Beyond these numbers, the new added species did not bring significant extra information for vegetation unit assignment.

2.2.4.2. Time spent on the field for vegetation unit assignment

In the first minute of the survey, 74 % of the RAF was reached regarding association assignment, and 86 % regarding alliance assignment (Fig. 2.7). The first five minutes and first four minutes were enough to record species for exceeding 90 % of the RAF for association and alliance assignment. Twenty-five minutes were needed to reach 100 % of the RAF for both assignments (Fig. 2.7). After the 25^{th} minute, the agreement ratios stabilized around 100% of the RAF.

2.2.4.3. Influence of the season on vegetation unit assignment

The mean species richness of the winter surveys was 22 (STD=9), i.e. an average decrease of slightly more than 30.0% in comparison with the complete surveys. The agreement ratio of the Phi-program based on winter surveys was 0.21 for association assignment (84 % of the RAF), and 0.47 for alliance assignment (97 % of the RAF) (Fig. 2.8).

Using the random winter surveys, the mean agreement ratio was 0.23 for association assignment (min. 0.21; max. 0.26), and 0.47 for alliance assignment (min. 0.44; max. 0.48) (Fig. 2.8). Therefore, the species considered as recognisable in winter were the least relevant ones for association assignment, but were quite relevant for alliance assignment.

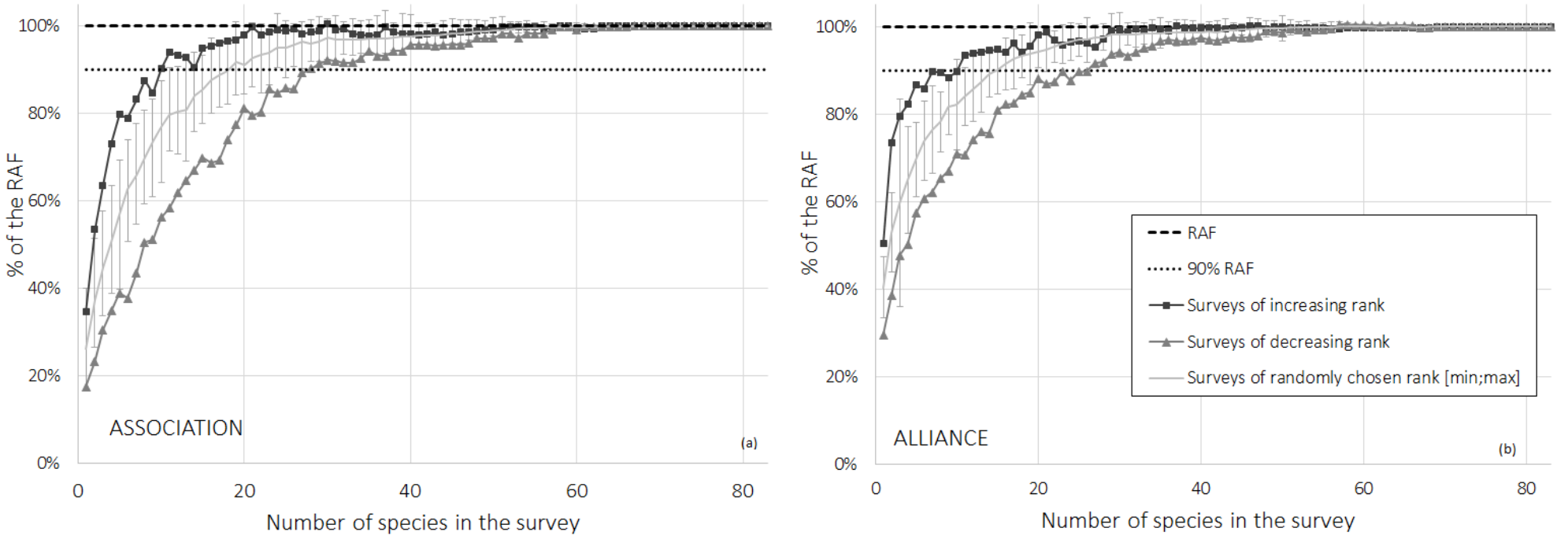


Figure 2.6: percentage of the agreement ratio fo reference (RAF) reached by the agreement ratios of the program based on incomplete surveys (incomplete surveys of increasing rank, decreasing rank, and randomly chosen rank) according to the number of species in the survey, regarding association (a) and alliance assignment (b). RAF is the agreement ratio obtained by the automatic classification program ('Phi-program') based on the complete floristic inventories (0.25 and 0.48 on 1, for association and alliances, respectively).

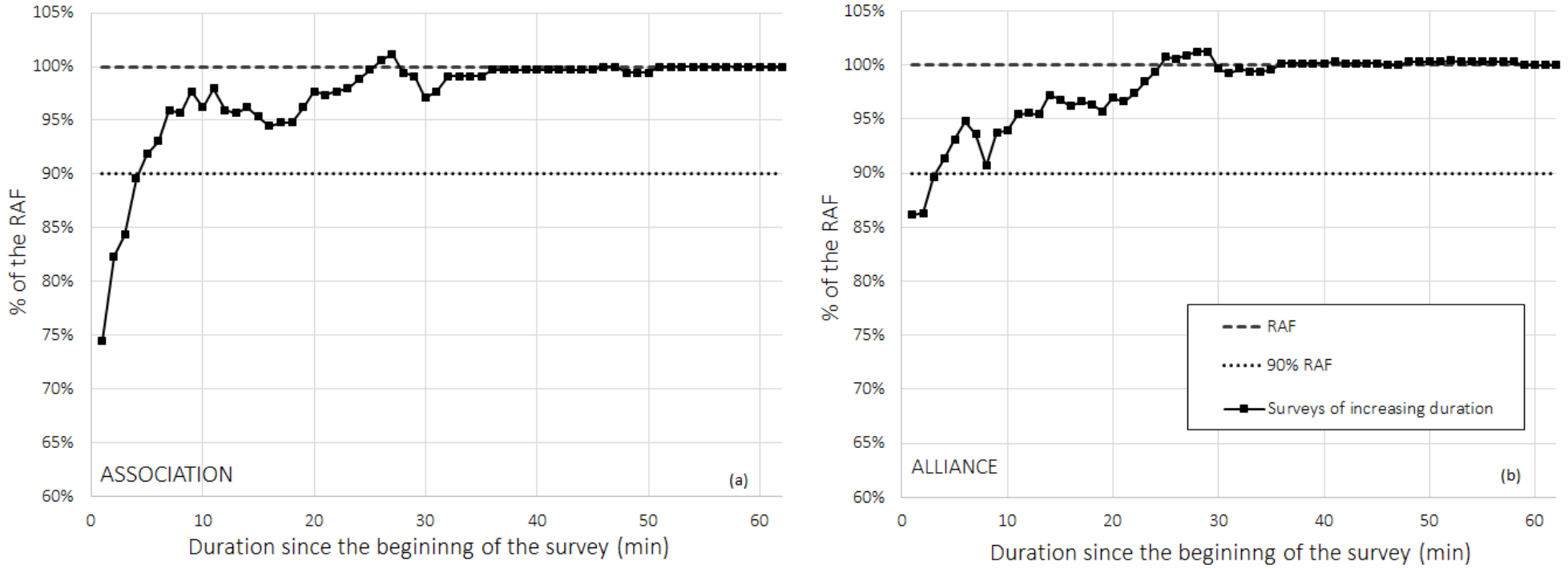


Figure 2.7: percentage of the RAF reached by the agreement ratios of the program based on incomplete surveys of increasing duration according to duration since the beginning of the survey, regarding association (a) and alliance assignment (b). RAF is the agreement ratio obtained by the automatic classification program ('Phi-program') based on the complete floristic inventories.

2.2.5. Discussion

A limited number of species or a limited time in the field proved sufficient to assign plots to vegetation units. In addition, a subset of species recognisable in winter proved sufficient for vegetation unit assignment, particularly at the alliance level. We performed a large-scale study involving a great number of vegetation units and covering a wide range of temperate and mountainous forest ecosystems. As the description of Natura 2000 habitats is mainly based on phytosociological units, these results can likely be extended not only to Natura 2000 forest habitats, but to other habitats of Community interest, in especially those with definitions focused on species. As to possible vegetation unit assignments in winter, the result can be extended to Natura 2000 forest habitats, but not to other habitat types, e.g. grassland habitats composed of a majority of hemicryptophytes only recognisable during the growing season.

2.2.5.1. Extra information on the possible use of incomplete floristic surveys

No survey can be regarded as exhaustive, and significant inter-observer variation exists among specialists carrying out floristic surveys in the field (Archaux et al. 2006; Vittoz & Guisan 2007; Vittoz et al. 2010; Morrison 2016). However, this study shows that the incompleteness of floristic surveys only has a slight impact on vegetation unit assignment. Some studies advise caution when using incomplete surveys; for example, relative species diversity metrics are influenced by undersampling but are more robust to inventory incompleteness than absolute measures (Azovsky 2018). Furthermore, a trade-off between robustness to undersampling and sensitivity to rare species has been highlighted (Beck et al. 2013). But a possible use of incomplete surveys has been shown in other studies to detect species temporal trends (Bruelheide et al. 2020) or predict species distributions (Braunisch and Suchant, 2010). Moreover, strong robustness to survey incompleteness has been proved when bioindicating forest soil acidity, nitrogen and mineral nutrition (Pinto et al. 2016) and also assessing floristic quality (Spyreas 2016). Therefore, our study complements previous results by showing that vegetation unit assignment is very robust to the use of surveys considered as incomplete because of overlooked species.

2.2.5.2. Species are not all equally informative in vegetation unit assignments

Using the same number of species, we obtained different agreement ratios according to the rank of the species kept in the incomplete surveys. More specifically, the first species to be observed were the most relevant ones for assigning a vegetation unit. A significant but weak correlation between the rank and the cover of the species was highlighted: the species with the highest cover were the most relevant and informative ones for assigning each plot to a vegetation unit. But we rather think that field agents optimise the floristic surveys toward the assignment of a vegetation unit. We assume that this phenomenon is due to an observer effect: experienced field agents naturally first collect the species that best characterise the environment, even when asked not to do so.



Figure 2.8: agreement ratios among expert organisations, and between the Phi-program and the expert organisations calculated with complete surveys; agreement ratio of the Phi-program based on incomplete surveys with species potentially recognisable in winter ('winter surveys'); median agreement ratio and minimum and maximum agreement ratios of the Phi-program based on incomplete surveys created by randomly choosing species among the complete surveys to equalise the species richness of the winter surveys, for association assignment (a) and alliance assignment (b).
Experts: the National Botanical Conservatory of the Massif Central (Bot. Cons.), the National Forest Inventory of France (For. Invent.), the botanists' network of the National Forestry Office of France (For. Manag.), an engineering office called Biotope (Eng. Off.), and the National Museum of Natural History of France (Museum)
Mean Exp.: average value of the five agreement ratios of the expert organisations.
Phi: automatic classification program called the Phi-program using complete surveys.
Winter: Phi-program using incomplete surveys with species potentially recognisable in winter ('winter surveys').
Random winter: Phi-program using incomplete surveys created by randomly choosing species among the complete surveys to equalise the species richness of the winter surveys.

2.2.5.3. Forest habitats can be mapped in winter with limited means

We consider that a large number of Natura 2000 site managers have limited means available, and sometimes limited botany and phytosociology skills, for inventorying natural habitat types within their site. Our results confirm that only some of the species present in a plot can be recorded to assign a vegetation unit or create a forest habitat map, which is consistent with current field habits. Therefore, this study is the first to confirm

that incomplete surveys can be used to create habitat maps. It also confirms that little time can be spent in the field for vegetation unit assignment, hence a limited cost. Vegetation surveys are frequently restricted to the growing season because the sampling date and the species phenology might affect the creation of vegetation units in a classification (Vymazalova et al. 2014; Jenackovic et al. 2016; Vymazalova et al. 2016; Jenackovic et al. 2019). Yet, we showed that assigning a floristic survey to a forest vegetation unit was feasible in winter, especially at the alliance level, even if the species considered recognisable in winter are not the most relevant ones for vegetation unit assignment. Thus, Natura 2000 site managers can produce a coarse-grained habitat map in winter, and save time for other studies during the growing season.

Nonetheless, we should keep in mind that this potential optimisation of the time spent on floristic surveys and the extended period of survey feasibility only concerns field work dedicated to vegetation unit assignment. Other studies may require complete floristic surveys or surveys performed at a particular time of the year, especially for the initial description of habitats when creating a typology, and for projects such as biodiversity monitoring or environmental assessment.

2.2.5.4. Choosing the hierarchical level in the typology

The hierarchical level of the alliance mainly corresponds to the grain of the habitat of Community interest for forest habitats in Western Europe. A slightly lower number of species and less time was needed to reach the RAF when assigning a vegetation plot to an alliance as compared to an association. Therefore, creating a forest habitat map at the alliance level could take less time, and thus be cheaper than creating a forest habitat map at the association level. But even if finding the best cost-effectiveness ratio is a key issue for sampling (Mateo et al. 2018), the needs for detailed information on the vegetation units should guide the choice of the hierarchical level (Eriksen et al. 2019).

2.2.5.5. An automatic classification program can create standardised habitat assignment data with a great variety of data sources

A huge number of databases and floristic surveys are available at the European level (see Chytrý et al., *in press* for multiple examples). These databases are composed of surveys coming from multiple observers (see e.g. Chytrý et al., 2016; Jaskova et al., 2020). Quite inevitably, different skills and experience levels influence the quality and exhaustiveness of the surveys, different plot sizes are used (Chytrý & Otýpková 2003; Chytrý & Tichý 2018), and this can theoretically affect the species richness of a survey. We proved that vegetation unit assignment was very robust to the use of surveys considered as incomplete, and thereby to inter-observer variation. We then proved that an automatic classification program could create standardised habitat assignment data, even with a great variety of data sources, and then be used to attune databases merged from different organisations. This is an interesting perspective for creating habitat time series, which are crucial for the monitoring and the conservation of endangered habitats. In particular, this could help to implement the mandatory monitoring of Natura 2000 habitats across Europe, as requested by the Habitats Directive (EC Council 2006).

2.2.6. Acknowledgements

We thank the providers of the NFI vegetation plots, as well as the people who collected floristic data and were involved in the assignment of the vegetation plots to the vegetation units at the NFI (Andre G., Bernard S., Bircker L., Blond W., Boithias B., Bourrinet F., Cano R., Daubigney L., Daviaud J.-F., De Taxis Du Poet T., Delayat J.-M., Delhaye S., Delquaire P., Hirsch B., Hugerot Y., Leclaire G., Ledeme G., Magnette F., Malemanche L., Michel C., Paque G., Payen D., Pedrot L., Pihou O., Rives J.-F., Vaillot J.-B.) and at the national forestry office (Blin M., Blondel F., Darnis T., Fallour-Rubio D., Gattus J.-C., Holveck P., Hum P., Keller J., Lathuillière L., Loustalot-Forest F., Ritz F., Rollier C., Témoin J.-L.). We also thank Anne Gégout-Petit for her help with statistics.

2.2.7. References

Archaux, F., Gosselin, F., Bergès, L., Chevalier, R. (2006). Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. Journal of Vegetation Science 17, 299–306. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02449.x

Azovsky, A.I. (2018). Robustness of relative diversity metrics to inventory incompleteness: Could we estimate the near imponderable? Glob. Ecol. Biogeogr. 27, 1200–1212. https://doi.org/10.1111/geb.12777

Beck, J., Holloway, J.D., Schwanghart, W. (2013). Undersampling and the measurement of beta diversity. Methods Ecol. Evol. 4, 370–382. https://doi.org/10.1111/2041-210x.12023

Braun-Blanquet, J., Fuller, G.D., Conard, H.S. (1932). Plant sociology: the study of plant communities. New York and London, McGraw-Hill book company, inc.

Braunisch, V., Suchant, R. (2010). Predicting species distributions based on incomplete survey data: the trade-off between precision and scale. Ecography 33, 826–840. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05891.x

Bruelheide, H., Jansen, F., Jandt, U., Bernhardt-Römermann, M., Bonn, A., Bowler, D., Dengler, J., Eichenberg, D., Grescho, V., Harter, D., Jugelt, M., Kellner, S., Ludwig, M., Wesche, K., Lütt, S. (2020). Using incomplete floristic monitoring data from habitat mapping programmes to detect species trends. Diversity and Distributions n/a. https://doi.org/10.1111/ddi.13058

Černá, L., Chytrý, M. (2005). Supervised classification of plant communities with artificial neural networks. Journal of Vegetation Science 16, 407–414. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02380.x

Chytrý, M., Hennekens, S.M., Jiménez-Alfaro, B., Knollová, I., Dengler, J., Jansen, F., Landucci, F., Schaminée, J.H.J., Aćić, S., Agrillo, E., Ambarlı, D., Angelini, P., Apostolova, I., Attorre, F., Berg, C., Bergmeier, E., Biurrun, I., Botta-Dukát, Z., Brisse, H., Campos, J.A., Carlón, L., Čarni, A., Casella, L., Csiky, J., Ćušterevska, R., Stevanović, Z.D., Danihelka, J., Bie, E.D., Ruffray, P. de, Sanctis, M.D., Dickoré, W.B., Dimopoulos, P., Dubyna, D., Dziuba, T., Ejrnæs, R., Ermakov, N., Ewald, J., Fanelli, G., Fernández-González, F., FitzPatrick, Ú., Font, X., García-Mijangos, I., Gavilán, R.G., Golub, V., Guarino, R., Haveman, R., Indreica, A., Gürsoy, D.I., Jandt, U., Janssen, J.A.M., Jiroušek, M., Kącki, Z., Kavgacı, A., Kleikamp, M., Kolomiychuk, V., Ćuk, M.K., Krstonošić, D., Kuzemko, A., Lenoir, J., Lysenko, T., Marcenò, C., Martynenko, V., Michalcová, D., Moeslund, J.E., Onyshchenko, V., Pedashenko, H., Pérez-Haase, A., Peterka, T., Prokhorov, V., Rašomavičius, V., Rodríguez-Rojo, M.P., Rodwell, J.S., Rogova, T., Ruprecht, E., Rūsiņa, S., Seidler, G., Šibík, J., Šilc, U., Škvorc, Ž., Sopotlieva, D., Stančić, Z., Svenning, J.-C., Swacha, G., Tsiripidis, I., Turtureanu, P.D., Uğurlu, E., Uogintas, D., Valachovič, M., Vashenyak, Y., Vassilev, K., Venanzoni, R., Virtanen, R., Weekes, L., Willner, W., Wohlgemuth, T., Yamalov, S. (2016). European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots. Applied Vegetation Science 19, 173–180. https://doi.org/10.1111/avsc.12191

Chytrý, M., Otýpková, Z. (2003). Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. J. Veg. Sci. 14, 563–570. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02183.x

Chytrý, M., Tichý, L. (2018). National vegetation classification of the Czech Republic: a summary of the approach. Phytocoenologia 48, 121–131. https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0184

Chytrý, M., Tichý, L., Hennekens, S.M., Knollová, I., Janssen, J.A.M., Rodwell, J.S., Peterka, T., Marcenò, C., Landucci, F., Danihelka, J., Hájek, M., Dengler, J., Novák, P., Zukal, D., Jiménez-Alfaro, B., Mucina, L., Abdulhak, S., Aćić, S., Agrillo, E., Attorre, F., Bergmeier, E., Biurrun, I., Boch, S., Bölöni, J., Bonari, G., Braslavskaya, T., Bruelheide, H., Campos, J.A., Čarni, A., Casella, L., Ćuk, M., Ćušterevska, R., Bie, E.D., Delbosc, P., Demina, O., Didukh, Y., Dítě, D., Dziuba, T., Ewald, J., Gavilán, R.G., Gégout, J.-C., Galdo, G.P.G. del, Golub, V., Goncharova, N., Goral, F., Graf, U., Indreica, A., Isermann, M., Jandt, U., Jansen, F., Jansen, J., Jašková, A., Jiroušek, M., Kącki, Z., Kalníková, V., Kavgacı, A., Khanina, L., Korolyuk, A.Y., Kozhevnikova, M., Kuzemko, A., Küzmič, F., Kuznetsov, O.L., Laiviņš, M., Lavrinenko, I., Lavrinenko, O., Lebedeva, M., Lososová, Z., Lysenko, T., Maciejewski, L., Mardari, C., Marinšek, A., Napreenko, M.G., Onyshchenko, V., Pérez-Haase, A., Pielech, R., Prokhorov, V., Rašomavičius, V., Rojo, M.P.R., Rūsiņa, S., Schrautzer, J., Šibík, J., Šilc, U., Škvorc, Ž., Smagin, V.A., Stančić, Z., Stanisci, A., Tikhonova, E., Tonteri, T., Uogintas, D., Valachovič, M., Vassilev, K., Vynokurov, D., Willner, W., Yamalov, S., Evans, D., Lund, M.P., Spyropoulou, R., Tryfon, E., Schaminée, J.H.J. (2020). EUNIS Habitat Classification: expert system, characteristic species combinations and distribution maps of European habitats. Applied Vegetation Science 23(4): 648-67. https://doi.org/10.1111/avsc.12519

De Cáceres, M., Font, X., Vicente, P., Oliva, F. (2009). Numerical reproduction of traditional classifications and automatic vegetation identification. Journal of Vegetation Science 20, 620–628. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01081.x

Dengler, J. (2009). Which function describes the species–area relationship best? A review and empirical evaluation. Journal of Biogeography 36, 728–744. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02038.x

Dengler, J., Löbel, S., Dolnik, C. (2009). Species constancy depends on plot size – a problem for vegetation classification and how it can be solved. Journal of Vegetation Science 20, 754–766. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01073.x

EC Council (2006). Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora.

Eriksen, E.L., Ullerud, H.A., Halvorsen, R., Aune, S., Bratli, H., Horvath, P., Volden, I.K., Wollan, A.K., Bryn, A. (2019). Point of view: error estimation in field assignment of land-cover types. Phytocoenologia 49, 135–148. https://doi.org/10.1127/phyto/2018/0293

European Commission DG Environment (2013). Interpretation manual of European Union habitats. EUR 28.

Guarino, R., Willner, W., Pignatti, S., Attorre, F., Loidi, J.J. (2018). Spatio-temporal variations in the application of the Braun-Blanquet approach in Europe. Phytocoenologia 48, 239–250. https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0181

Hervé, J.-C. (2016). France, in: National Forest Inventories - Assessment of Wood Availability. Springer International Publishing, pp. 385–404.

Hopkins, B. (1957). The Concept of Minimal Area. Journal of Ecology 45, 441–449. https://doi.org/10.2307/2256927

Jaskova, A., Braslayskaya, T.Y., Tikhonova, E., Paal, J., Rusina, S., Laivins, M., Kucherov, I.B., Genikova, N., Knollova, I., Chernenkova, T., Churakova, E.Y., Diekmann, M., Halvorsen, R., Kirichok, E., Korotkov, V.N., Kryshen, A.M., Lugovaya, D.L., Morozova, O., Potapov, P., Prokazina, T.S., Schei, F.H., Semenishchenkov, Y.A., Shevchenko, N.E., Sidorova, O., Smirnov, N.S., Smirnova, O., Tsvirko, R., Turubanova, S.A., Chytry, M. (2020). European Boreal Forest Vegetation Database. Phytocoenologia 50, 79–92. https://doi.org/10.1127/phyto/2019/0336

Jenackovic, D.D., Lakusic, D., Zlatkovic, I., Juskovic, M., Randelovic, N.V. (2019). Emergent wetland vegetation data recording: Does an optimal period exist? Appl. Veg. Sci. 22, 200–212. https://doi.org/10.1111/avsc.12419

Jenackovic, D.D., Zlatkovic, I.D., Lakusic, D.V., Randelovic, V.N. (2016). The assessment of seasonal variability in emergent macrophyte communities. Biologia 71, 287–297. https://doi.org/10.1515/biolog-2016-0033

Maciejewski, L., Pinto, P.E., Wurpillot, S., Drapier, J., Cadet, S., Muller, S., Agou, P., Renaux, B., Gégout, J.-C. (2020). Vegetation unit assignments: phytosociology experts and classification programs show similar performance but low convergence. Applied Vegetation Science (*in press*). https://doi.org/10.1111/avsc.12516

Mateo, R.G., Gaston, A., Jose Aroca-Fernandez, M., Saura, S., Ignacio Garcia-Vinas, J. (2018). Optimization of forest sampling strategies for woody plant species distribution modelling at the landscape scale. For. Ecol. Manage. 410, 104–113. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.046

Morrison, L.W. (2016). Observer error in vegetation surveys: a review. J. Plant Ecol. 9, 367–379. https://doi.org/10.1093/jpe/rtv077

Pinto, P.E., Dupouey, J.-L., Hervé, J.-C., Legay, M., Wurpillot, S., Montpied, P., Gégout, J.-C. (2016). Optimizing the bioindication of forest soil acidity, nitrogen and mineral nutrition using plant species. Ecological Indicators 71, 359–367. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.047

Preston, F.W. (1962). The Canonical Distribution of Commonness and Rarity: Part I. Ecology 43, 185–215. https://doi.org/10.2307/1931976

Spyreas, G. (2016). Scale and Sampling Effects on Floristic Quality. PLOS ONE 11, e0160693. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160693

van Tongeren, O., Gremmen, N., Hennekens, S. (2008). Assignment of releves to pre-defined classes by supervised clustering of plant communities using a new composite index. J. Veg. Sci. 19, 525–536. https://doi.org/10.3170/2008-8-18402

Vittoz, P., Bayfield, N., Brooker, R., Elston, D.A., Duff, E.I., Theurillat, J.-P., Guisan, A. (2010). Reproducibility of species lists, visual cover estimates and frequency methods for recording high-mountain vegetation. Journal of Vegetation Science 21, 1035–1047. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01216.x

Vittoz, P., Guisan, A. (2007). How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. J. Veg. Sci. 18, 413–422. https://doi.org/1http://10.0.4.87/j.1654-1103.2007.tb02553.x

Vymazalova, M., Tichy, L., Axmanova, I. (2016). The role of vernal species in vegetation classification: a case study on deciduous forests and dry grasslands of Central Europe. Phytocoenologia 46, 9–20. https://doi.org/10.1127/phyto/2016/0034

Vymazalova, M., Tichy, L., Axmanova, I. (2014). How does vegetation sampling in different parts of the growing season influence classification results and analyses of beta diversity? Appl. Veg. Sci. 17, 556–566. https://doi.org/10.1111/avsc.12087

Williamson, M., Gaston, K.J., Lonsdale, W.M. (2001). The species–area relationship does not have an asymptote! Journal of Biogeography 28, 827–830. https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00603.x

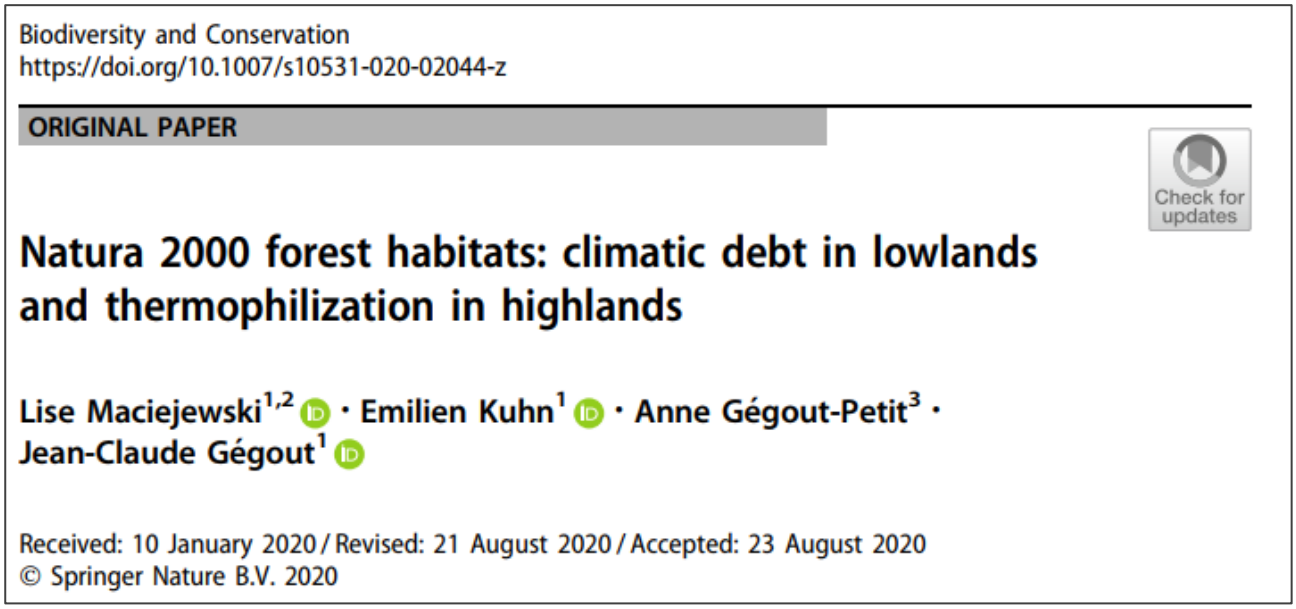
Chapitre 3

Dynamique récente des habitats forestiers

3. Dynamique récente des habitats forestiers

3.1. Natura 2000 forest habitats: climatic debt in lowlands and thermophilization in highlands (DOI: 10.1007/s10531-020-02044-z)

Publié dans *Biodiversity and Conservation*



Lise Maciejewski[1,2], Emilien Kuhn[1], Anne Gégout-Petit[3] and Jean-Claude Gégout[1]

[1] Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, 14 rue Girardet F-54000 Nancy, France.

[2] OFB, MNHN, CNRS, UMS 2006 PatriNat, CP 41, 36 rue Geoffroy-Saint-Hilaire F-75005 Paris, France.

[3] Université de Lorraine, CNRS, Inria, IECL, B.P. 70239, F-54506 Vandoeuvre-lès-Nancy Cedex, France

Funding information: The acquisition and the organization of historical floristic data were funded by the French Agency for Environment and Energy Management (ADEME), the National Forest Office (ONF) and the French National Research Agency (ANR) as part of the 'Investissement d'Avenir' program (ANR-11-LABX-0002-01, Lab of Excellence ARBRE). A part of this study was also funded through a grant to EK from the ADEME and the Regional Council of Lorraine.

Keywords: climate change; forest ecosystem; global warming; habitat of Community interest; Habitats Directive; public policies.

3.1.1. Abstract

Natura 2000 is a European network of sites dedicated to the conservation of vulnerable habitats. The definitions of Natura 2000 habitats are mainly based on plant communities. We investigated if the increase of the dominance of warm-adapted species observed in plant communities, described as thermophilization, had already led to measurable changes in Natura 2000 forest habitats.

We created 5,701 pairs of neighboring forest plots by gathering plots surveyed before 1987 and after 1997 to reflect historical and recent climatic conditions. A Natura 2000 habitat type was assigned to each vegetation plot using an automatic classification program. We calculated a temperature index that synthesized the temperature range of each habitat, and compared the habitat temperature indexes of the recent and historical plots of each pair.

We highlighted a significant overall shift of 4.8% ± 1.78 (CI 95%) of the pairs toward warmer habitats over the studied period. While the shift was not significant in lowlands, 11.1% ± 3.0 (CI 95%) of the pairs evolved toward warmer habitats in highlands.

The excess of pairs with a warmer habitat in the recent period was interpreted as thermophilization of Natura 2000 forest habitats. Therefore, global warming has been strong enough to induce actual changes at the coarse-grained habitat resolution specifically targeted by public policies. The absence of significant results in lowlands suggests the existence of unrealized potential habitat changes, which can be considered as a climatic debt. These results call for differential prioritization levels and implementations of public policies for nature conservation in lowlands and highlands.

3.1.2. Introduction

Nature conservation was initially developed for species preservation (Kiss 2005). Faced with the homogenization of ecosystems and landscapes due to human omnipresence, conservationists aimed for a more integrated vision of nature. Plant ecologists have developed and used the concept of habitat for a century, close to the notion of ecosystem but initially based on plant community (Yapp 1922). In Europe, legal frameworks and most of the efforts dedicated to biodiversity conservation are committed to habitat management and restoration. The European Directive 92/43/EEC (EC Council 2006) on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora (the Habitats Directive) sets the framework for the European Union's policies on nature conservation. The given definition of the term habitat is a "*terrestrial or aquatic area distinguished by geographic, abiotic and biotic features, whether entirely natural or semi-natural"* (art.1). The targeted habitats designated to be of Community interest (also named 'Natura 2000 habitat', 'habitat type' or 'habitat' hereafter) are rare, or in danger of disappearance, or display outstanding examples of typical characteristics of one of the biogeographical regions in Europe. Natura 2000 habitat types are classified and described in the EUR 28 Interpretation Manual (European Commission DG Environment 2013). Phytosociology principles have been used to describe plant communities at the European level for one century, this is why phytosociology was chosen as a basis to define the terrestrial Natura 2000 habitats (Guarino et al. 2018). The basic unit of the phytosociological classification is the association, defined by its characteristic combination of plant species (Braun & Furrer 1913).

Researchers, policymakers, and conservationists now widely agree that the Earth's climate is changing, with major impacts on biodiversity (Hannah et al. 2002; Araujo et al. 2011). Previous studies have shown that climate warming has led to an increase of the dominance of warm-adapted species in plant communities described as thermophilization (De Frenne et al. 2014), observed mainly in highlands (Bertrand et al. 2011; Gottfried et al. 2012). This thermophilization trend lags behind climate warming, particularly in lowlands (Bertrand et al. 2011; Savage & Vellend 2015; Bertrand et al. 2016; Alexander et al. 2018). Despite their potential usefulness for policymakers and Natura 2000 managers, published results dealing with the impact of climate warming on plant species and communities are often not expressed in the categories used by stakeholders, and translating them remains difficult (Jeanmougin et al. 2016).

A recent survey of the LIFE program Natur'adapt conducted among 497 nature conservation professionals in France and Europe showed that even if climate change is a priority issue for nine out of ten stakeholders, two thirds of nature professionals do not take climate change into account in their management practices (de Sadeleer & Coudurier 2019). This situation can be explained by the lack of biologically relevant metrics of climate risk for local-scale climate vulnerability assessments and adaptation planning, but also the lack of results or a lack of translations of the results on ecosystem types specifically targeted by public policies and at a resolution used in local management by practitioners (Ordonez & Williams 2013; de Sadeleer & Coudurier 2019).

In a protected area, the habitat typology accounted for by the Natura 2000 habitat classification system (European Commission DG Environment 2013) provides the means to identify, map, manage ecosystems (De Cáceres et al. 2015), and then restore them. Only few studies have investigated the future impacts of climate change on the Natura 2000 network, and they predict habitat range shifts (Araujo et al. 2011; Bittner et al.

2011; Barredo et al. 2016). But the current impacts of recent climate warming on Natura 2000 habitats have not been studied yet. Therefore, we investigated if the changes recently observed on plant communities linked with climate warming were sufficient to be already visible at a coarse-grained scale such as Natura 2000 habitats. Considering the previous studies (Bertrand et al. 2011; Gottfried et al. 2012; Savage & Vellend 2015; Bertrand et al. 2016; Alexander et al. 2018), we also studied whether differences could be found between lowlands and highlands. Detecting early changes in Natura 2000 habitat with climate warming and differences between biomes is of crucial importance for political choices and the subsequent management practices.

3.1.3. Methods

We studied Natura 2000 habitats in temperate and mountainous French forests excluding riparian and bog forests, and we investigated if the habitats under recent climatic conditions were characteristic of warmer temperature than the habitats under historical climatic conditions. We first characterized the temperature range of each habitat by creating a temperature index per habitat type that synthesized the range of temperature extracted for each plot where the habitat was found and considered as historically typical by experts. This temperature index enabled us to study the thermal responses of habitats. To this end, we used large databases of floristic plots to generate pairs of historical and recent neighboring plots. In order to disentangle temporal effects from potential spatial effects, we also paired two historical plots to highlight a potential effect of differences in plot location. Although pairing plots requires controlling the distance between the paired plots and their altitude, the huge advantage compared with permanent plot devices is that massive databases can be used and show slight trends over large areas. This was not feasible with the limited number of permanent plots available.

3.1.3.1. Floristic data

We extracted vegetation plots from three databases: Sophy, EcoPlant, and the national forest inventory (NFI) of France. A plot included a complete floristic inventory with the species cover and plot location variables. Sophy is a phytosociological database that gathers a compilation of complete floristic inventories carried out at the plot level from 1914 to 2000 (Brisse et al. 1995). EcoPlant is a phyto-ecological database with phytosociological inventories from 1922 to 2011 mainly focused on forest ecosystems (Gégout et al. 2005). In these two data sources, the plot size is the 400 m² standard size of a phytosociological inventory in a forested area (Braun-Blanquet et al. 1932). The database provided by the NFI of France (Hervé 2016) included floristic inventories of 700-m² plots inventoried between 1991 and 2014 and uniformly distributed across the forests of mainland France. We only kept plots with vegetation surveys conducted between April and October and whose coordinates were available with less than 1 km accuracy. A total of 116,760 floristic plots, including vascular plants and terricolous bryophytes, were extracted from these three databases (Kuhn & Gégout 2019).

3.1.3.2. Assignment of a Natura 2000 habitat type to each vegetation plot

An automatic classification program based on a program developed in 2012 by Gégout and Coudun to classify floristic inventories of the French temperate and mountainous forests was used to assign a phytosociological association to the vegetation. This automatic classification program used the complete floristic composition of the plot for assignment, and its results were similar to those of expert judgments (Gégout & Coudun 2012).

The list of phytosociological associations that defined each habitat available in Gégout et al. (2009) was used to assign a habitat type to each plot whenever relevant.

3.1.3.3. Production of a temperature index per Natura 2000 habitat type

We defined a temperature index from plots whose habitat was assigned and considered as typical in terms of vegetation composition by experts, i.e. where most of the expected species were encountered (Guinochet 1973). We created a temperature index (TI) per habitat type that synthesized the range of temperature extracted for each plot considered as historically typical. We used 3,379 plots to compute a TI for 15 frequent forest habitats in France. We calculated a TI for each habitat as the average value of the mean annual temperatures of the 1960-1990 period for each plot. Annual temperatures were extracted at a 30-second resolution for each plot with the Worldclim climate database version 1.4 (Hijmans et al. 2005). We avoided a possible disequilibrium between communities and climate linked to recent climate change by using plots and temperatures surveyed over the 1960-1990 period, before the warming period in France. We used at least 7 typical plots per habitat type to calculate a significant TI. The 15 studied Natura 2000 habitats were based on 80 phytosociological associations and covered the diversity of broadleaf and coniferous non hydromorphic Natura 2000 forest habitats of lowlands and mountainous areas of temperate France.

3.1.3.4. Pairing plots

3.1.3.4.1. Definition of the historical and recent periods

In France, recent climate warming is characterized by a relative stability of mean annual temperatures until the 1980s, a strong increase in temperature from the end of the 1980s until the end of the 1990s, followed by a period of relative stability (Kuhn & Gégout 2019). A close look at annual average temperatures allowed us to define the period before 1987 as historical, and the period after 1997 as a warmer recent period. There was no significant temperature trend in the last three decades of the historical period or during the recent period (linear regressions $p = 0.60$ and 0.75, respectively). The mean temperature warming between the historical period and the recent period as measured by the French meteorological network is 1.13°C (Kuhn & Gégout 2019), and this increase was not significantly different in lowlands as compared to highlands before 2008 (Bertrand et al. 2011).

3.1.3.4.2. The historical-recent dataset (HIS-REC dataset)

We created pairs of neighboring plots comprising one historical plot and one recent plot each (Fig. 3.1). We assumed that pairing historical and recent non-permanent plots spatially was an extreme case of resurveying historical plots with a large uncertainty on plot location. To limit uncertainty, we created pairs by iteratively selecting the geographically closest historical and recent plots among all pairing possibilities. The maximum allowed difference in elevation within each pair of plots was 200 m, and the maximum distance allowed between two plots within a pair was 5 km (Kuhn & Gégout 2019). We selected pairs of plots including Natura 2000 habitat types present in the temperate and mountainous areas of France (pairs of the Mediterranean area excluded). Thus, we created a historical-recent dataset (HIS-REC dataset) of 5,701 pairs of historical and recent plots (Tab. 3.1 and supporting information Appendix S3.1 for the list of the studied habitats). The average distance between plots within pairs was 1,477 m (SE 16). The altitudinal difference between the recent and historical plots was negative or positive; the average difference was 2.0 m (SE 0.9). By calculating the average value among pairs without taking the + or – symbol into account, this difference was 44.9 m (SE 0.7)

in absolute value. Once plots were paired, the average years of the historical and recent plots were 1974 and 2006, respectively. Data were also stratified according to the mean altitude of the pairs (from 2 to 2,389 m a.s.l.). Lowlands were defined as the areas below 500 m a.s.l., while highlands were defined as the areas at an altitude of 500 m a.s.l. or above.

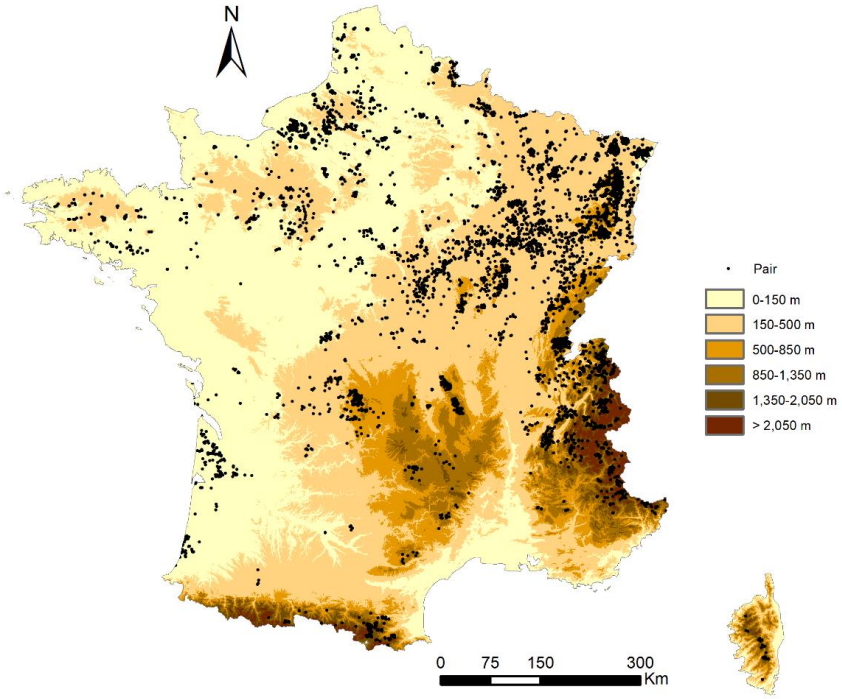


Figure 3.1: location of the pairs composed of one historical and one recent forest floristic plot (HIS-REC dataset). Dots correspond to the centroid of each pair (N=5,701).

3.1.3.4.3. The historical-historical dataset (HIS-HIS dataset)

To highlight a potential effect of differences in plot location, we used the previously described procedure to create 4,585 pairs of two historical plots (Tab. 3.1). The average distance between two plots was 586 m (SE 14). The average altitudinal difference between two plots was 0 m (SE 0.1) and 22.5 m (SE 0.6) in absolute value. The average difference between the two plot years was 2 years.

3.1.3.4.4. Light-controlled subset of the historical-recent dataset

Forest practices evolved over the last century (Pignard 2000), with a potential impact on the forest cover. The forest cover influences incident light, which affects floristic composition and could impact habitat assignment. Therefore, we created subsets of the historical-recent dataset to control the potential forest canopy cover differences between the two periods. Light indexes for each species listed in the French forest flora (Rameau et al. 1989; Rameau et al. 1993) were extracted and recoded from qualitative assessment to a quantitative index ranging from 1 (shade tolerant) to 7 (heliophilous), following Ellenberg & Leuschner (2010). Species absent from the French forest flora were considered as heliophilous species of open environments and were assigned an index of 8. Then, we calculated a bio-indicated light value for each vegetation plot as the average value of the light index of each species recorded in the floristic inventory. Next, we calculated the difference

in bio-indicated light within the pairs of historical and recent plots. The gradient of differences in bio-indicated light was divided into ten classes (five classes of negative differences and five of positive differences). An equal number of pairs was randomly selected in each positive class and its negative equivalent. It resulted in a zero-centered distribution of differences in bio-indicated light. This subsampling procedure resulted in the selection of 3,905 pairs of plots named "light-controlled subset of the historical-recent dataset" (Tab. 3.1). The average distance between two plots was 1,476 m (SE 20). The average altitudinal difference between two plots was -3.0 m (SE 1.1) and 45.3 m (SE 0.8) in absolute value. The average years of the historical and recent plots were 1974 and 2006, respectively.

Table 3.1: numbers of pairs of plots with a negative, null or positive temperature index difference (ΔTI_{pair}) within the pair in each dataset and subset and according to the mean altitude of the pairs (total dataset, lowland and highland subsets).

Datasets and subsets	Pairs of plots N	$\Delta TI_{pair} < 0$[a] n (% of N)	$\Delta TI_{pair} = 0$[b] n (% of N)	$\Delta TI_{pair} > 0$[c] n (% of N)
Historical-Recent dataset (HIS-REC dataset)				
Total (2-2,389 m)	5,701	1,204 (21.1)	3,021 (53.0)	1,476 (25.9)
Lowland subset (< 500 m)	3,624	787 (21.7)	2,009 (55.4)	828 (22.8)
Highland subset (>= 500 m)	2,077	417 (20.1)	1,012 (48.7)	648 (31.2)
Light-controlled subsets of the HIS-REC dataset				
Total (2-2,389 m)	3,905	847 (21,7)	2,072 (53.1)	986 (25.2)
Lowland subset (< 500 m)	2,512	580 (23.1)	1,400 (55.7)	532 (21.2)
Highland subset (>= 500 m)	1,393	267 (19.2)	672 (48.2)	454 (32.6)
Historical-Historical dataset (HIS-HIS dataset) [d]				
Total (2-2,389 m)	4,585	759 (16.6)	3,096 (67.5)	730 (15.9)
Lowland subset (< 500 m)	2,965	459 (15.5)	2,053 (69.2)	453 (15.3)
Highland subset (>= 500 m)	1,620	300 (18.5)	1,043 (64.4)	277 (17.1)

[a] $\Delta TI_{pair}<0$: pairs of plots with a negative difference between the recent and historical temperature indexes associated to the habitats of each plot, i.e. pairs that have "cooled down."

[b] $\Delta TI_{pair}=0$: pairs of plots with a null difference between the temperature indexes associated to the habitats of each plot.

[c] $\Delta TI_{pair}>0$: pairs of plots with a positive difference between the temperature indexes associated to the habitats of each plot, i.e. pairs that have "warmed up".

[d] For the HIS-HIS dataset, all the calculations were performed considering one of the two plots randomly chosen as the recent one ($\Delta TI_{pair}=TI_{recent} - TI_{hist}$ for the HIS-REC dataset and its light-controlled subsets; $\Delta TI_{pair} = TI_{hist_i} - TI_{hist_j}$ for the HIS-HIS dataset).

3.1.3.5. Comparison of the habitat temperature indexes between periods

We calculated the differences between the temperature indexes of the habitats assigned to the recent and historical plots ($\Delta TI_{pair}=TI_{recent} - TI_{hist,}$) for each pair of plots. The objective was to determine whether the habitat in the recent climatic conditions was characteristic of warmer, colder or equal temperature conditions than the habitat in the historical climatic conditions. If the habitat assigned to the two plots was identical, the difference between the temperature indexes was null ($\Delta TI_{pair}=0$). If the difference between the temperature indexes of the pair was negative ($\Delta TI_{pair}<0$), we hypothesized that the evolution of plant communities led to a habitat characteristic of colder conditions, the pair had "cooled down". If the difference between the temperature indexes of the pair was positive ($\Delta TI_{pair}>0$), we hypothesized that the evolution of plant communities led to a habitat characteristic of warmer temperatures, the pair had "warmed up". Then we

calculated the percentage of pairs with null, positive and negative ΔTI_{pair} for each dataset, and compared them. The proportion of pairs displaying the same habitat in the two plots was not excluded from the analyses.

From a theoretical viewpoint, in permanent plots undergoing no change in environmental conditions or in forestry practices, the habitats assigned to the two plots for each pair should be identical, with null values for ΔTI_{pair}. But pairing plots can lead to habitat differences partly due to differences in plot location. Thus, part of the ΔTI_{pair} could theoretically be null but also partly positive or negative. But with no environmental changes or in forestry practices, equal numbers of positive and negative ΔTI_{pair} were expected. We checked this assumption by investigating if there was an identical percentage of pairs that had warmed up and cooled down using the HIS-HIS dataset. We tested the hypothesis of an impact of recent warming on habitat by searching for a significant excess of "warmed up" pairs versus "cooled down" pairs using the HIS-REC dataset. We tested for a potential effect of canopy changes between periods using the light-controlled subset of the HIS-REC dataset.

We applied a McNemar's test (χ^2-test for paired data, df=1) to test the significant excess of the percentages of "warmed up" versus "cooled down" pairs (hereafter named "changing pairs"). The principle was to compare the observed percentage of "warmed up" and "cooled down" pairs to the theoretical percentage: an equal number of pairs warmed up and cooled down. Therefore theoretical frequencies assigned the changing pairs an equal probability of 0.5 to each modality. Then, we subtracted the percentage of "cooled down" pairs from the percentage of "warmed up" pairs: [(% of pairs $\Delta TI_{pair}>0$) – (% of pairs $\Delta TI_{pair}<0$)]. This result was considered as the excess of pairs of plots with a warmer habitat temperature index in the recent period. Using a χ^2-test, we calculated the associated 95% confidence interval considering that the plots had been paired. We used the same methodology for the light-controlled subset of the HIS-REC dataset. For the HIS-HIS dataset, the same analyses were run by calculating the temperature index differences between the two historical plots of each pair: $\Delta TI_{pair} = TI_{hist_i} - TI_{hist_j}$. The positions of the two plots i and j of the pair in the equation were selected randomly.

Then, using a χ^2-test, we checked for significant differences between the excess of pairs of plots with a warmer habitat temperature index in the recent period according to the dataset.

Finally, we also calculated the average value of all temperature indexes of the habitats present in the recent period, and the average value of all TIs of the habitats present in the historical period, and calculated the difference: $\Delta Mean(TI)_{dataset}=Mean(TI_{recent})–Mean(TI_{hist})$. Then, we performed a paired-sample Student's *t*-test to check for significant differences between the temperature indexes of the recent and historical periods. We used the same methodology for the light-controlled subset of the HIS-REC dataset and for the HIS-HIS dataset.

3.1.4. Results

For a slight majority of the pairs of the HIS-REC dataset, the historical and recent plots displayed the same habitats (53.0% of the pairs). Pairs displaying the same habitats within the two plots were more frequent in lowlands (55.4%) than in highlands (48.7%) (Tab. 3.1).

In the HIS-REC dataset, the percentage of "warmed up" pairs (25.9%) was higher than the percentage of "cooled down" pairs (21.1%) (Tab. 3.1): the pairs of "warmed up" plots ($\Delta TI_{pair}>0$) were in a significant excess of 4.8% ±1.78 (CI 95%) (Fig. 3.2). When we controlled the canopy cover conditions, the light-controlled subset

also evidenced a significant excess of 3.6% ±2.15 (CI 95%) (Fig. 3.2). These two excesses were not significantly different between them (Fig. 3.2). In contrast, the HIS-HIS dataset showed no significant excess of pairs of plots with a positive ΔTI_{pair} (Fig. 3.2).

The percentage of "warmed up" pairs in lowlands was not significantly different than the percentage of "cooled down" pairs in the HIS-REC dataset, in the light-controlled HIS-REC dataset, and in the HIS-HIS dataset (Tab. 3.1, Fig. 3.2). In contrast, in highlands we observed significant excesses of the pairs of plots with a warmer habitat in the recent period: 11.1% ±3.0 (CI 95%) in the HIS-REC dataset (Fig. 3.2), and 13.4% ±3.7 (CI 95%) in the light-controlled HIS-REC dataset (Fig. 3.2). The HIS-HIS dataset showed no significant excess of pairs of plots with a positive ΔTI_{pair} (Fig. 3.2).

Lastly, we observed the same pattern for the mean TI values of the habitats according to the periods: for the HIS-REC dataset and the light-controlled HIS-REC dataset, we observed a slight but significant increase in the average TI between the historical and recent periods in the total dataset. The difference was higher in highlands but not significant in lowlands (Tab. 3.2). We observed no significant difference between the mean TIs of the HIS-HIS dataset (Tab. 3.2).

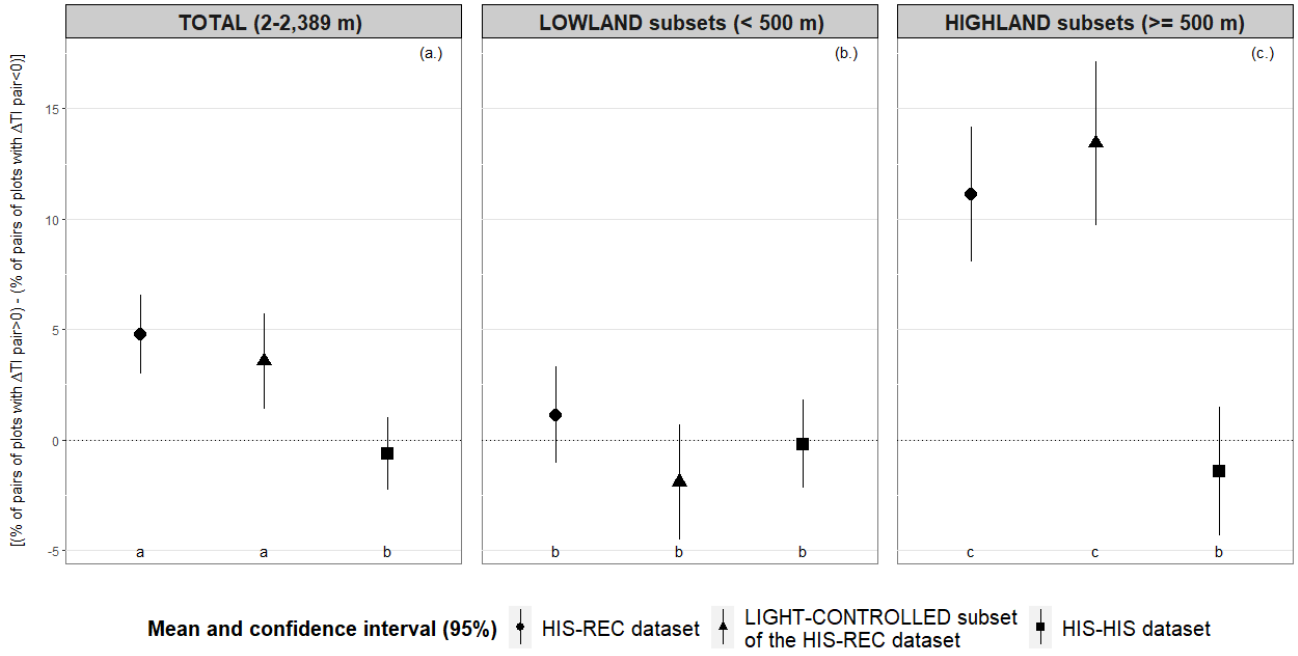


Fig. 3.2: differences between the percentages of pairs of plots with a positive ΔTI_{pair} ($\Delta TI_{pair}>0$) and a negative ΔTI_{pair} ($\Delta TI_{pair}<0$) for each total dataset on the left (a.), and then stratified according to the mean altitude of the pairs, with lowlands in the center (b.) and highlands on the right (c.). The 95% confidence intervals were calculated considering that the plots had been paired. The lowercase letters (a, b, c) at the bottom of the figure indicate significantly different values, i.e., two values displaying the same letter are not significantly different.

For the HIS-HIS dataset, all the tests were performed considering one of the two plots randomly chosen as the recent one ($\Delta TI_{pair}=TI_{recent} - TI_{hist}$ for the HIS-REC dataset and its light-controlled subsets; $\Delta TI_{pair} = TI_{hist_i} - TI_{hist_j}$ for the HIS-HIS dataset).

Table 3.2: paired-samples Student's *t*-test comparing the mean values of all temperature indexes of the recent period with those of the historical period according to the mean altitude of the pairs (total datasets, lowland and highland subsets).

Datasets and subsets	T-test		
	p-val[a]	Estimates[b]	CI 95%[c]
Historical-Recent dataset (HIS-REC dataset)			
Total (2-2,389 m)	***	0.06	0.03
Lowland subset (< 500 m)	ns	0.00	0.02
Highland subset (>= 500 m)	***	0.17	0.06
Light-controlled subsets of the HIS-REC dataset			
Total (2-2,389 m)	***	0.05	0.03
Lowland subset (< 500 m)	ns	-0.03	0.03
Highland subset (>= 500 m)	***	0.20	0.08
Historical-Historical dataset (HIS-HIS dataset) [d]			
Total (2-2,389 m)	ns	0.00	0.03
Lowland subset (< 500 m)	ns	0.01	0.02
Highland subset (>= 500 m)	ns	-0.03	0.06

[a] *p*-val = *p*-value (***: significant at 0.01%; ns: non-significant).
[b] Estimates = values of the differences between the mean value of all temperature indexes of the recent and historical periods.
[c] CI 95% = the associated 95% confidence interval of the mean.
[d] For the HIS-HIS dataset, all the tests were performed considering one of the two plots randomly chosen as the recent one ($\Delta TI_{pair}=TI_{recent} - TI_{hist}$ for the HIS-REC datasets and its light-controlled subsets. $\Delta TI_{pair} = TI_{hist_i} - TI_{hist_j}$ for the HIS-HIS datasets).

3.1.5. Discussion

This study highlights a significant shift toward warmer Natura 2000 forest habitats of temperate and mountainous forests in France between historical and recent periods over a large diversity of frequent forest habitats.

As permanent plots were not available in sufficient numbers, we paired historical and recent neighboring plots, following previous studies (Hijmans 2011; Kuhn & Gégout 2019). We used huge databases to investigate slight trends over a large area. Using the HIS-HIS datasets built with pairs of two historical plots, we checked for the absence of biases due to differences in plot location. Thus, the changes highlighted by the comparison between historical and recent plots were interpreted as a temporal trend. Changes in forestry practices and climatic changes over the last century could both have affected this temporal trend. The evolution of forestry practices (Pignard 2000) brought about changes in the canopy cover that influenced plant communities (Danneyrolles et al. 2019). We controlled the canopy cover conditions with the light-controlled subset of the HIS-REC dataset, ran the tests again and obtained similar results. Thus, we ensured that the evolution of the canopy cover had not influenced the results. Besides, a change in the rainfall regime could have influenced the changes in plant communities (Harrison et al. 2015). But the decade-scale variation in rainfall remained the same before and after 1987 (Lenoir et al. 2008), so that it cannot have directly influenced the changes we observed. Therefore, recent climate warming and perhaps other indirect climatic factors linked with temperature such as seasonality were the likely drivers of the observed increase in the dominance of habitats characteristic of warmer conditions. In agreement with the existing definition of plant communities of De

Frenne et al. (2014), the excess of pairs with a warmer habitat temperature index in the recent period was interpreted as thermophilization of Natura 2000 forest habitats induced by recent climate warming.

These results are congruent with previous studies regarding the changes induced by recent climate warming on plant communities in various temperate and mountainous ecosystems (De Frenne et al. 2013; Savage & Vellend 2015). This study complements previous community level results at the habitat level. It is the first evidence that global warming is strong enough to induce changes at the coarse-grained resolution of Natura 2000 habitat types specifically targeted by public policies and used in local management. This coarse-grained resolution is the likely reason why the average and highland increases of the habitat TI were of a lesser extent than the thermophilization highlighted at the community level which can exceed 0.5°C in mountains (Bertrand et al. 2011).

We studied lowlands and highlands separately, and found a substantial shift toward warmer Natura 2000 forest habitats in highlands. In contrast, we observed no significant change in lowlands. However, the measured temperature increase exceeded one degree in lowlands and highlands across the French territory in the recent decades (Bertrand et al. 2011; Kuhn & Gégout 2019). Consequently, we can guess that unrealized potential habitat changes are under way in lowlands, and they can be considered as a climatic debt (Bertrand et al. 2011).

Public policies for habitat conservation are currently implemented in the same way across the whole French territory. But this study shows that climate warming has differential impacts on habitats in lowlands and highlands. These differences call for differential prioritization levels and implementations of conservation strategies in lowlands and highlands. In lowlands where a climatic debt is being developed, several studies suggest that the current inertia of plants and plant communities is due to a high level of anthropogenic habitat fragmentation (Bertrand et al. 2011; Wessely et al. 2017). Therefore, we advise to allow species and habitats to track their climatic envelope over time by facilitating dispersal to newly suitable areas. To do so, many studies call for improving the connectivity of Natura 2000 networks, even if the advice is mostly generic and devoid of practical instruments and criteria (van Teeffelen et al. 2015). The priority for mountain areas is to check that the existing network of sites represents the current diversity of natural habitats, but also to keep on updating this network to ensure that the future natural habitat diversity will also be accurately represented. Moreover, implementing management measures aimed at maintaining dynamics rather than a given structure and composition in each site can bring flexibility to managers (van Teeffelen et al. 2015). In that sense, setting conservation targets at regional scales rather than local scales can allow them to welcome the emergence of new habitats or the loss of previously existing ones.

Although conservation organizations and government agencies are developing “adaptation strategies” to facilitate the adjustment of human society and ecological systems to altered climate regimes (Mawdsley et al. 2009), the impact of climate change is still poorly and hardly taken into account by local managers in their daily planning (de Sadeleer & Coudurier 2019). For example, forest managers still have reservations about the current usefulness of available scientific knowledge for their own areas and circumstances (de Koning et al. 2014). This study could help to take a step toward better including the climate change effects into local management because it is based on Natura 2000 habitats directly used by decision-makers and local managers and highlights regionalized impacts.

3.1.6. Acknowledgments

We thank the providers of the NFI, Sophy and EcoPlant databases, as well as the people who collected floristic data. We also thank I. Seynave, V. Perez and D. Dallery who managed databases, C. Piedallu who provided climatic data, and J. Touroult for proofreading.

3.1.7. Supplementary information

Appendix S3.1: list of the studied Natura 2000 habitat types (* indicates priority habitat types), and number of plots in the HIS-REC dataset assigned to each of the Natura 2000 habitats.

Natura 2000 code	*Natura 2000 habitat types*	Number of plots assigned
9110	*Luzulo-Fagetum* beech forests	653
9120	Atlantic acidophilous beech forests with *Ilex* and sometimes also *Taxus* in the shrub layer (*Quercinion robori-petraeae* or *Ilici-Fagenion*)	2,006
9130	*Asperulo-Fagetum* beech forests	5,308
9140	Medio-European subalpine beech woods with *Acer* and *Rumex arifolius*	245
9150	Medio-European limestone beech forests of the *Cephalanthero-Fagion*	708
9160	Sub-Atlantic and medio-European oak or oak-hornbeam forests of the *Carpinion betuli*	696
9170	*Galio-Carpinetum* oak-hornbeam forests	2
9180*	*Tilio-Acerion* forests of slopes, screes and ravines	164
9190	Old acidophilous oak woods with *Quercus robur* on sandy plains	15
9230	Galicio-Portuguese oak woods with *Quercus robur and Quercus pyrenaica*	382
9340	*Quercus ilex* and *Quercus rotundifolia* forests	1
9410	Acidophilous *Picea* forests of the montane to alpine levels (*Vaccinio-Piceetea*)	592
9420	Alpine *Larix decidua* and/or *Pinus cembra* forests	299
9430*	Subalpine and montane *Pinus uncinata* forests (* if on gypsum or limestone)	227
9540	Mediterranean pine forests with endemic Mesogean pines	104

3.1.8. References

Alexander JM, Chalmandrier L, Lenoir J, et al (2018) Lags in the response of mountain plant communities to climate change. Glob Change Biol 24:563–579. https://doi.org/10.1111/gcb.13976

Araujo MB, Alagador D, Cabeza M, et al (2011) Climate change threatens European conservation areas. Ecol Lett 14:484–492. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01610.x

Barredo JI, Caudullo G, Dosio A (2016) Mediterranean habitat loss under future climate conditions: Assessing impacts on the Natura 2000 protected area network. Appl Geogr 75:83–92. https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2016.08.003

Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, et al (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature 479:517–520. https://doi.org/10.1038/nature10548

Bertrand R, Riofrio-Dillon G, Lenoir J, et al (2016) Ecological constraints increase the climatic debt in forests. Nat Commun 7:12643. https://doi.org/10.1038/ncomms12643

Bittner T, Jaeschke A, Reineking B, Beierkuhnlein C (2011) Comparing modelling approaches at two levels of biological organisation – Climate change impacts on selected Natura 2000 habitats. J Veg Sci 22:699–710. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01266.x

Braun J, Furrer E (1913) Remarques sur l'étude des groupements de plantes. Bulletin de la Société languedocienne de Géographie 36:20–41

Braun-Blanquet J, Fuller GD, Conard HS (1932) Plant sociology: the study of plant communities. New York and London, McGraw-Hill book company, inc.

Brisse H, de Ruffray P, Grandjouan G, Hoff M (1995) European vegetation survey. La banque de données phytosociologiques " SOPHY ". Ann di Bot 53:191–223

Danneyrolles V, Dupuis S, Fortin G, et al (2019) Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. Nat Commun 10:1265. https://doi.org/10.1038/s41467-019-09265-z

De Cáceres M, Chytrý M, Agrillo E, et al (2015) A comparative framework for broad-scale plot-based vegetation classification. Appl Veg Sci.18:543–560. https://doi.org/10.1111/avsc.12179

De Frenne P, Rodriguez-Sanchez F, Bernhardt-Roemermann M, et al (2014) Reply to Harwood et al.: Thermophilization estimation is robust to the scale of species distribution data. Proc Natl Acad Sci U S A 111:E1166–E1166. https://doi.org/10.1073/pnas.1401414111

De Frenne P, Rodriguez-Sanchez F, Coomes DA, et al (2013) Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. Proc Natl Acad Sci U S A 110:18561–18565. https://doi.org/10.1073/pnas.1311190110

de Koning J, Winkel G, Sotirov M, et al (2014) Natura 2000 and climate change-Polarisation, uncertainty, and pragmatism in discourses on forest conservation and management in Europe. Environ Sci Policy 39:129–138. https://doi.org/10.1016/j.envsci.2013.08.010

de Sadeleer O, Coudurier (2019) Intégration du changement climatique dans la gestion des espaces naturels protégés. Initiatives existantes et attentes des gestionnaires européens. Life Natur'Adapt (LIFE17 CCA/FR/000089)

EC Council (2006) Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora.

Ellenberg H, Leuschner C (2010) Zeigerwerte der Pflanzen Mitteleuropas. In: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen, UTB GmbH

European Commission DG Environment (2013) Interpretation manual of European Union habitats. EUR 28

Gégout J-C, Coudun C (2012) The right relevé in the right vegetation unit: a new typicality index to reproduce expert judgement with an automatic classification programme. J Veg Sci 23:24–32. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01337.x

Gégout J-C, Coudun C, Bailly G, Jabiol B (2005) EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. J Veg Sci 16:257–260. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02363.x

Gégout J-C, Rameau J-C, Renaux B, et al (2009) Les habitats forestiers de la France tempérée ; typologie et caractérisation phytoécologique, AgroParisTech-ENGREF. Nancy

Gottfried M, Pauli H, Futschik A, et al (2012) Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. Nature Clim Change 2:111–115. https://doi.org/10.1038/nclimate1329

Guarino R, Willner W, Pignatti S, et al (2018) Spatio-temporal variations in the application of the Braun-Blanquet approach in Europe. Phytocoenologia 48:239–250. https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0181

Guinochet M (1973) Phytosociologie, Paris Masson & Cie

Hannah L, Midgley GF, Lovejoy T, et al (2002) Conservation of Biodiversity in a Changing Climate. Conserv Biol 16:264–268. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00465.x

Harrison SP, Gornish ES, Copeland S (2015) Climate-driven diversity loss in a grassland community. Proc Natl Acad Sci U S A 112:8672–8677. https://doi.org/10.1073/pnas.1502074112

Hervé J-C (2016) France. In: National Forest Inventories - Assessment of wood availability. Springer International Publishing, pp 385–404

Hijmans RJ (2011) Comment on "Changes in Climatic Water Balance Drive Downhill Shifts in Plant Species' Optimum Elevations". Science 334:177–177. https://doi.org/10.1126/science.1203791

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, et al (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. Int J Climatol 25:1965–1978

Jeanmougin M, Dehais C, Meinard Y (2016) Mismatch between Habitat Science and Habitat Directive: Lessons from the French (Counter) Example. CONSERVATION LETTERS 10:634–644. https://doi.org/10.1111/conl.12330

Kiss A (2005) Du régional à l'universel : la généralisation des préoccupations environnementales. Revue internationale et strategique N°60:85–92

Kuhn E, Gégout J-C (2019) Highlighting declines of cold-demanding plant species in lowlands under climate warming. Ecography 42:36–44. https://doi.org/10.1111/ecog.03469

Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, et al (2008) A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. Science 320:1768–1771. https://doi.org/10.1126/science.1156831

Mawdsley JR, O'malley R, Ojima DS (2009) A Review of Climate-Change Adaptation Strategies for Wildlife Management and Biodiversity Conservation. Conserv Biol 23:1080–1089. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01264.x

Ordonez A, Williams JW (2013) Projected climate reshuffling based on multivariate climate-availability, climate-analog, and climate-velocity analyses: implications for community disaggregation. Clim Change 119:659–675. https://doi.org/10.1007/s10584-013-0752-1

Pignard G (2000) Evolution récente des forêts françaises : surface, volume sur pied, productivité. Revue Forestiere Francaise LII:27–36

Rameau J-C, Mansion D, Dumé G (1989) Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 1 : Plaines et collines, Institut pour le Développement Forestier, Direction de l'espace rural et de la forêt.

Rameau J-C, Mansion D, Dumé G (1993) Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 2 : Montagnes, Institut pour le Développement Forestier, Direction de l'espace rural et de la forêt.

Savage J, Vellend M (2015) Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. Ecography 38:546–555. https://doi.org/10.1111/ecog.01131

van Teeffelen A, Meller L, van Minnen J, et al (2015) How climate proof is the European Union's biodiversity policy? Reg Envir Chang 15:997–1010. https://doi.org/10.1007/s10113-014-0647-3

Wessely J, Hülber K, Gattringer A, et al (2017) Habitat-based conservation strategies cannot compensate for climate-change-induced range loss. Nat Clim Change 7:823–827. https://doi.org/10.1038/nclimate3414

Yapp RH (1922) The Concept of Habitat. J Ecol 10:1–17. https://doi.org/10.2307/2255427

3.2. Added value of the Natura 2000 network to increased very large tree density

À soumettre à *Biological Conservation*

Lise Maciejewski[1,2], Yoan Paillet[3], Isabelle Witté[2], and Jean-Claude Gégout[1]

[1] Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, 14 rue Girardet F-54000 Nancy, France.

[2] OFB, MNHN, CNRS, UMS 2006 PatriNat, CP 41, 36 rue Geoffroy-Saint-Hilaire F-75005 Paris, France.

[3] Univ. Grenoble Alpes, INRAE, Lessem, 2 rue de la Papeterie, BP76, 38402 Saint Martin d'Hères, France

Keywords: public policies; Habitats Directive; conservation planning; conservation status; old growth forest attribute

3.2.1. Abstract

The evolution of the conservation status of natural habitats inside and outside the Natura 2000 network has hardly ever been compared, notably because of a lack of information outside the network. Yet, it could be a key element to assess its effectiveness. To determine the way this conservation status has evolved since the network was set up we studied whether the density of very large trees had evolved differently inside and outside the Natura 2000 network in French mountainous and temperate forests over more than a decade.

We selected 23,868 plots from the French national forest inventory, statistically and ecologically balanced inside and outside the Natura 2000 network, and modelled the density of very large trees. Then, we compared the estimated means inside *versus* outside the Natura 2000 network, and before the network was implemented *versus* the "current" period.

The densities of very large trees were similar inside and outside the Natura 2000 network when it was set up, hence similar original conservation statuses. Yet, we showed a significantly faster increase of the very large tree density inside the Natura 2000 network than outside it, in the same site and forest stand conditions, within thirteen years on average.

The present work shows for the first time an actual and measurable added value of the Natura 2000 network to the improvement of the conservation status of forest habitats at a national level. Silvicultural actions are led and wood is harvested in the forests of the Natura 2000 sites. Therefore, our results highlight the efficiency of the Natura 2000 network in improving an old-growth forest attribute inside managed forests.

3.2.2. Introduction

The extent to which protected areas fulfill their role for the conservation of biodiversity depends on how successfully they meet two objectives. The first one is representativeness, a long-established goal referring to the need for protected areas to represent or sample the full variety of biodiversity (Margules & Pressey 2000) and their ecological conditions (McKenna et al. 2014). The second one is persistence: protected areas should promote the long-term survival of the biodiversity they host (Margules & Pressey 2000). Therefore, the effectiveness of protected areas regarding the conservation status of protected biodiversity should be assessed and monitored. Numerous studies have evaluated the extent to which protected areas fulfill their biodiversity protection role (usually called 'gap analysis') by assessing the representativeness of networks (McKenna et al. 2014) measured using geospatial approaches (Araújo et al. 2007; Iojă et al. 2010; Abellan & Sanchez-Fernandez 2015; Mueller et al. 2020). But very few studies have focused on ecological gap analysis (but see Müller et al. 2018; Jantke et al. 2019) or conservation status (McKenna et al. 2014), while some scientists argue that the focus of protected-area target development should shift from quantity (surface of the protected areas) to quality (Barnes et al. 2018). Therefore, public decision-makers need to know whether the evolution of the ecosystem functions and conservation status are improved by the creation of protected areas, especially when these areas are still subject to human activities. Furthermore, few and mainly recent studies have addressed habitat types (but see Rosati et al. 2008; Müller et al. 2018; Sperandii et al. 2020) while many have addressed taxa(Araújo et al. 2007; Kerbiriou et al. 2018; Pellissier et al. 2020). In addition, most studies have been performed in a single protected area (Orlikowska et al., 2016, about the Natura 2000 network). These authors suggested that more studies should encompass larger spatial scales.

The assessment of the conservation status of forest habitats often relies on structural elements such as very large trees (VLTs). Although their definition varies with the ecosystem, tree species, and environmental conditions (Lindenmayer & Laurance 2017), one rule generally applies: the more very large trees, the better the forest conservation status (Cantarello & Newton 2008; Carnino & Touroult 2010; Commission scientifique et groupe forêts de Réserves naturelles de France 2013; Maciejewski 2016). Large old trees are keystone structures (sensu Tews et al. 2004) since they have a disproportionate contribution relatively to their small size for a wide range of ecological processes. Individual large old trees can be a significant contributor to the total amount of stored carbon even when representing a small proportion of the number of trunks (Slik et al. 2013). They can also be important reproductively dominant trees (Wenk & Falster 2015). They show a higher incidence and diversity of tree-related microhabitats than smaller trees do (Regnery et al. 2013; Paillet et al. 2017; Paillet et al. 2019), and these microhabitats provide specific microclimate conditions and substrates to a wide range of specialised species or species assemblages (Regnery, Couvet, et al. 2013; Larrieu et al. 2018; Paillet et al. 2018). Lastly, VLTs intuitively appear to be a good proxy of the presence of mature stands and old-growth forests (Bauhus et al. 2009), which are generally used as references for assessing the conservation status of forest habitats. However, very large trees are threatened by human activities worldwide and need special protection measures (Lindenmayer 2017).

The Natura 2000 network covers one fifth of the European Union's land area: it is the largest coordinated network of protected areas in the world and aims at maintaining or restoring the natural habitats and species of Community interest at a favourable conservation status (Art. 2, EC Council 2006). Nevertheless, the conservation status and ecosystem functions inside and outside the network have scarcely been compared

(but see Sperandii et al. 2020), notably because of a lack of information outside the network (Olsen et al. 2013; McKenna et al. 2014). We studied a large and wide diversity of Natura 2000 sites distributed across the French mountainous and temperate forests to assess whether the designation of the Natura 2000 sites and the associated management actions had improved the conservation status of forest habitats. To do so, we studied whether the density of very large trees has evolved differently inside and outside the network since its implementation.

3.2.3. Methods

We used the data collected annually and uniformly in the French forests by the national forest inventory (NFI) to compare the forests inside and outside the Natura 2000 network. We selected a sample of plots statistically and ecologically balanced inside *versus* outside the network, and modelled the density of very large trees. Then, we investigated whether the very large tree density had increased faster inside than outside the Natura 2000 network by comparing the estimated means inside *versus* outside the Natura 2000 network, and before the implementation of the network *versus* the "current" period, inspired from the design of a before-after-control-impact approach.

3.2.3.1. Data of the French national forest inventory (NFI)

The French national forest inventory (NFI) has been collecting data annually since the 1960's to assess French forest resources and production. In 1985, ground vegetation inventories completed the stand structure description. These data have been systematically collected all over France since 1992. Before 2004 (former method), about one-tenth of the territory was inventoried each year, so that a full description of the territory was reached after 10 years. In 2004, the French NFI changed its methodology (new method): a sample of approximately 6,700 plots now covers the entire French territory each year (Hervé 2016). Plots are selected randomly within a 1-km² grid. Forest structure and environmental variables are described using four concentric circular plots (Hervé 2016): (i) 25-m radius plots: cover of each tree species; (ii) 15-m radius plots: floristic survey (vascular plants and terricolous bryophytes covers) and diameter at breast height (DBH) of trees larger than 37.5 cm; (iii) 9-m radius plots: DBH of trees larger than 22.5 cm; (iv) 6-m radius plots: DBH of trees larger than 7.5 cm. Plot size differs according to the DBH of the trees, therefore each tree is weighted by the NFI to calculate structural variables such as tree density *per* hectare.

3.2.3.2. The Natura 2000 network: definitions of the locations, time periods and study sites

3.2.3.2.1. Location: inside versus outside the Natura 2000 network

The European Directive 92/43/EEC (EC Council 2006) assigns the following common objective to European Union countries: "*to ensure the maintenance or restoration, at favourable conservation status, of the natural habitats and species of wild fauna and flora of Community interest*" (Art. 2, EC Council 2006). To reach such a goal at the national and European levels, each European country must designate sites where the appropriate management plans specifically designed for the sites and the targeted habitats are established at the local scale (EC Council 2006). The Natura 2000 network includes (i) special protection areas (SPAs) for the conservation of wild bird species listed in Annex I of the Bird Directive, and (ii) special areas of conservation (SACs) for the conservation of habitat types and species listed in Annexes I and II of the Habitats Directive. There are 1,776 Natura 2000 sites in France, including 1,374 SACs and 402 SPAs (MTES 2020). We assumed

that management actions dedicated to Natura 2000 habitat conservation only took place in SACs, so we only considered SACs. NFI plots located within SACs were considered to be inside the Natura 2000 network, and the others considered to be outside.

3.2.3.2.2. Time periods: before the implementation of the Natura 2000 network versus the "current" period

When the European Union countries designated the Natura 2000 network, they submitted their proposals to the European Commission in the form of proposed sites of Community Interest (pSCI). After approval by the Commission, the pSCI are registered as sites of Community interest (SCI) for the European Union and included in the Natura 2000 network. The Natura 2000 database (INPN, 2017) provides the year of pSCI submission to the European Commission for 1,369 sites. The average year of dispatch is 2001.3 (SE 2.9). Therefore, the 1998-2004 period can be considered as the main time period of implementation of the Natura 2000 network in France, and was considered as such ('the before period' hereafter), while the 2005-2015 period was considered as the current period of Natura 2000 implementation ('the "current" period' hereafter). We hypothesized similar management practices inside and outside the Natura 2000 network during the "before period", and more conservation-oriented management practices inside than outside the Natura 2000 network during the "current" period.

3.2.3.2.3. Site selection

We extracted 108,472 plots inventoried between January 1985 and October 2004 and collected using the former method, and 71,386 plots inventoried between November 2004 and October 2015 and collected using the new method, located in the temperate and mountainous forests of France. We selected the Natura 2000 sites that included at least 10 NFI plots in the "before" period, and at least 10 in the "current" period. For each site, we selected the closest outside plots in a 50-kilometre radius around the site until we got the same number of plots outside the network as inside it. The outside plots could be assigned only to one site. For some sites, it was not possible to exactly balance the number of plots between inside and outside the network. In this case, we only kept the sites with at least 10 plots outside the network for each time period. As a consequence, we selected 155 Natura 2000 sites, which represented 11% of the SACs of the French Natura 2000 network (29% of the surface area). Fifteen percent of the data were assigned to the biggest Natura 2000 site of France (FR2402001 called "Sologne"). The second site with the highest number of plots was FR1100795 "Massif de Fontainebleau", which represented 3.8 % of the plots. The next ones represented 2.7% and 1.6 % of the plots. In order to limit the outlier weight of the "Sologne" site in the analyses, we randomly selected the same number of inside plots in this site as in the "Massif de Fontainebleau" site. Finally, we obtained 23,868 plots inside and outside the Natura 2000 network assigned to the 155 studied Natura 2000 sites (Tab. 3.3 and Fig. 3.3).

Table 3.3: number of plots *per* time period and location.

	Inside plots	Outside plots	Total
"Before" period	7,680	7,431	15,111
"Current" period	4,412	4,345	8,757
Total	12,092	11,776	23,868

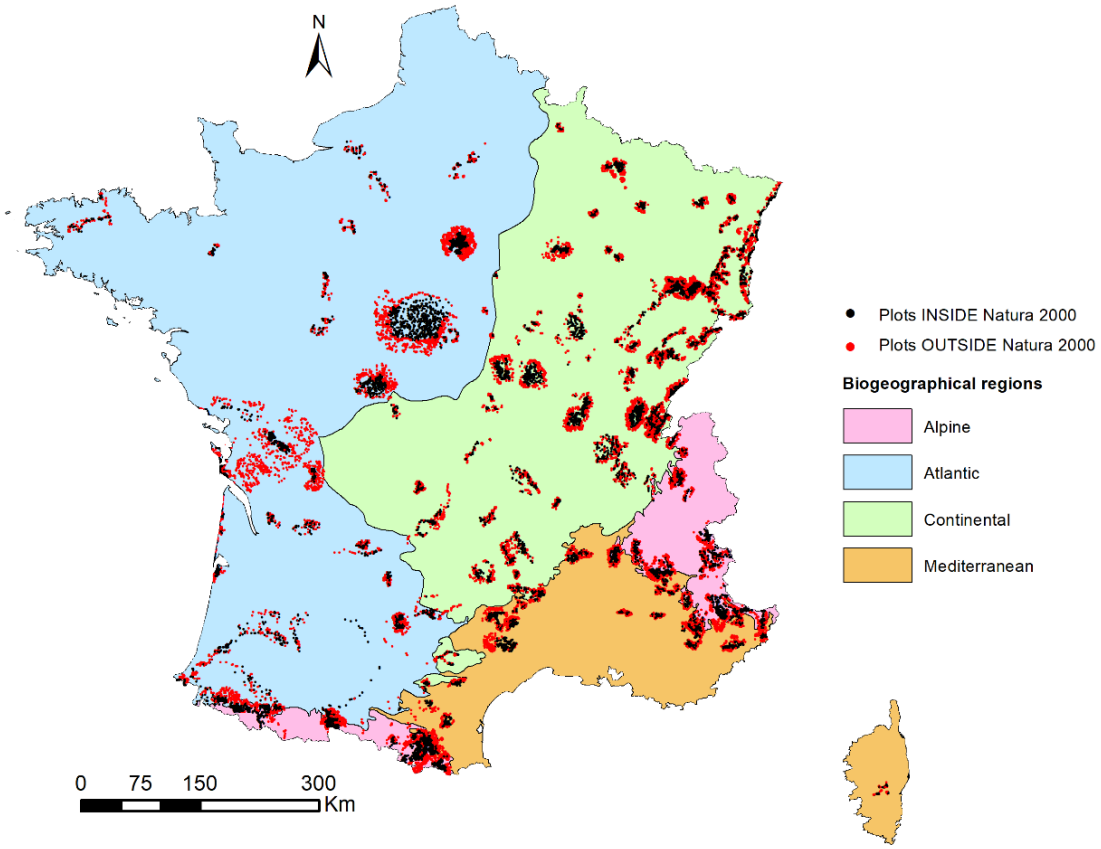


Figure 3.3: map of the 23,868 plots inside and outside the 155 Natura 2000 sites.

The average designation year of the plots *per* site was 1996.1 (SE 3.5) for the "before" period, and 2009.4 (SE 0.7) for the "current" period. The average difference between the "before" and "current" periods was 13.3 years.

3.2.3.3. Variables

We calculated forest stand parameters and soil and climate parameters to check whether initial conditions were similar inside and outside the Natura 2000 sites, and to study the evolution of very large trees after the creation of the Natura 2000 network.

3.2.3.3.1. Forest stand parameters

3.2.3.3.1.1. Tree density and basal area

We calculated the tree density *per* hectare for each plot using the number of trees recorded on the plots and their weights. We calculated the basal area *per* hectare for each plot using the DBH and the weight of each tree.

3.2.3.3.1.2. Density of very large trees

To define the diameter thresholds of very large trees, we followed the definitions used by the French national biodiversity observatory (ONB, 2020a) but reduced diameter thresholds by 5 cm to record potential and future

VLTs and increase the numbers of trees within populations. The diameter thresholds were adapted to the Raunkiær plant life-form to define VLTs among old and big trees of ligneous species with small maximal size (Tab. 3.4). VLTs were found in 3,159 plots of the final database (13.2 % of the plots) and 86.4% of them were living trees. We then calculated the number of VLTs in each plot, and VLT density as the number of VLTs per hectare using the weight of each tree.

Table 3.4: diameter at breast height (DBH) thresholds for the definition of very large trees (VLTs) according to the Raunkiær plant life-form and the large forest ecoregions defined by the NFI.

Raunkiær plant life-form	DBH thresholds for the definition of VLTs in all the large forest ecoregions (except the Mediterranean one)	DBH thresholds for the definition of VLTs in the Mediterranean large forest ecoregion
Megaphanerophytes	65.0 cm	55.0 cm
Mesophanerophytes	40.0 cm	27.5 cm
Microphanerophytes	22.5 cm	17.5 cm

3.2.3.3.2. Climate and soil parameters

For each plot, we extracted the mean annual temperature calculated over the 1985-2015 period, and the mean of the sum of annual precipitations at 1-km spatial resolution over the same period. We used the DIGITALIS database, version 2 of the SILVA Laboratory (Université de Lorraine-AgroParisTech-INRAE) (see Piedallu et al. 2019 for a brief introduction).

We used the plant species indicator values defined by the EcoPlant phytoecological database (Gégout et al. 2005, Pinto et al., 2019) to estimate soil acidity (pH) and nitrogen availability (C:N ratio) in the plots. The pH and C:N ratio were estimated for each plot by calculating the mean indicator values of the floristic species present in the plot. Mean values were not weighted by species cover because this does not significantly improve the bioindication performance (Hill & Carey 1997; Pinto et al. 2016).

3.2.3.4. Final site selection and balance of the dataset

For each time period and location, we calculated the average value of several parameters *per* site: soil parameters (C:N ratio, pH), forest stand parameters (basal area *per* hectare, tree density *per* hectare) and climate parameters (mean annual temperature, mean annual precipitations over the 1985-2015 period). We ran paired-samples Student's *t*-tests to check for significant differences between "inside" and "outside" samples for each time period.

No significant difference between "inside" and "outside" samples emerged as to the average values of soil and forest stand parameters *per* site (Tab. 3.5). However, climate parameter differences were statistically significant, with slightly higher temperatures and lower precipitations outside than inside Natura 2000 sites. These differences only represented 2 -3 % of the average value *per* site (Tab. 3.5), so their ecological consequences were considered negligible. We assumed that the site conditions and the forest stands were similar inside and outside Natura 2000 sites, so that the samples were ecologically balanced.

Table 3.5: paired-samples Student's *t*-test comparing the average values *per* site of plots located inside and outside Natura 2000 sites (n=155) as regards soil parameters (C:N ratio, pH), forest stand parameters (basal area *per* hectare, tree density *per* hectare) and climate parameters (mean annual temperature, mean annual precipitations for the 1985-2015 period), according to the time period.

Parameters	Time period	Estimates[a] (*SE*)		*p*-val[b]
		Inside Natura 2000	*Outside Natura 2000*	
Soil parameters				
C:N ratio	"Before" period	17.0 *(5.2)*	16.8 *(5.0)*	ns
	"Current" period	16.4 *(4.2)*	16.4 *(4.2)*	ns
pH	"Before" period	6.0 *(1.0)*	6.0 *(1.0)*	ns
	"Current" period	6.1 *(0.9)*	6.1 *(0.9)*	ns
Forest stand parameters				
basal area *per* hectare ($m^2.ha^{-1}$)	"Before" period	22.4 *(5.2)*	21.6 *(5.0)*	ns
	"Current" period	23.3 *(6.1)*	23.0 *(6.1)*	ns
tree density *per* hectare (ha^{-1})	"Before" period	705 *(204)*	717 *(196)*	ns
	"Current" period	700 *(210)*	711 *(213)*	ns
Climate parameters				
mean annual temperature ($°C.yr^{-1}$)	"Before" period	10.1 *(2.2)*	10.3 *(1.9)*	**
	"Current" period	10.1 *(2.2)*	10.3 *(2.0)*	**
mean annual precipitations ($mm.yr^{-1}$)	"Before" period	1,119 *(397)*	1,083 *(324)*	***
	"Current" period	1,117 *(388)*	1,088 *(327)*	***

[a] Estimates = mean values of the average values *per* site
[b] *p*-val = *p*-value (***p<0.001; **p<0.01; ns: non-significant).

3.2.3.5. Statistical analyses

The objective of the analyses was to compute the mean densities of very large trees inside and outside the Natura 2000 network before its implementation *versus* the "current" period to (i) study the dynamic of VLTs, and (ii) track potential initial differences between inside and outside Natura 2000 plots.

We modelled VLT density as a response variable. The location of the plot (inside or outside the Natura 2000 network), and the time period of data collection ("before" or "current") were the key variables of the statistical analyses. We used a generalised linear mixed model (glmmTMB library, Mollie et al., 2017) with a Poisson error distribution and log link for count data. The weights of the trees used to calculate VLT density were not integers, therefore we rounded them to comply with the Poisson error distribution. The dataset was potentially zero-inflated (87% of zeros). Such zeros could be attributed to two phenomena: structural zeros for the absence of VLT because the site was not suitable, and zeros issued from the study design or observer error (Zuur et al. 2009). In fact, NFI plots are relatively small fixed-area plots where detection of rare elements such as VLTs is limited. Since we used a DBH threshold according to the Raunkiær plant life-form, we assumed that structural zeros were minimised, we used a hurdle model (Zuur et al. 2009), also called zero-truncated model or two-part model. Firstly, the data were considered as zeros *versus* non-zeros and a binomial model was used to model the probability of presence of plots harbouring VLT.s Secondly, the non-zero observations were modelled with

a truncated Poisson model (Zuur et al. 2009). Accordingly, using a hurdle model, we modelled the probability of presence of plots harbouring VLTs in a first step, and then the number of VLTs in the plots where VLTs were found in a second step, using the same conditional formula. We used time period and location as explanatory variables and included the second-order interaction in the model. We used tree density *per* hectare and C:N ratio as covariables, assuming that forest stage and fertility could impact the number of VLTs. Plot identity nested within site and the main tree species were used as random variables. Then, we tested the differences between the estimated means of the binomial and the Poisson model with *post-hoc* multi-comparison Tukey tests for a fixed mean tree density (723 trees/ha) and C:N ratio (16.4). Therefore, we compared the estimated means of the probability of presence of plots harbouring VLTs, and of the number of VLTs in the plots where VLTs were found inside *vs.* outside the Natura 2000 network, and in the "before" period *vs.* the "current" period. We processed all the analyses with the R software v. 3.5.3 (R Core Team, 2019).

3.2.4. Results

3.2.4.1. Site and forest stand conditions

3.2.4.1.1. Distribution and ecological conditions

The Natura 2000 sites were fairly evenly distributed across the four terrestrial biogeographical regions of mainland France, as used to report the results of the conservation efforts to the European commission: the Atlantic, Continental, Alpine biogeographical regions, and part of the Mediterranean one (Fig. 3.3). The lowest altitude of the plots was 0 m, and the highest was 2,480 m for "inside" plots, and 2,533 m for "outside" plots (Appendix S3.2).

The pH ranged from 3.0 to 8.5, and the C:N ratio from 10.0 to 40.0. The lowest mean annual temperature was 2.7 °C.yr^{-1} in the "inside" plots, and 1.8 °C.yr^{-1} in the "outside" plots, and the highest mean annual temperature was 14.6 °C.yr^{-1} for both. The mean annual precipitations ranged from 501 mm.yr^{-1} in the "inside" plots and 497 mm.yr^{-1} in the "outside" plots to more than 2,000 mm.yr^{-1} in both (Appendix S3.2).

3.2.4.1.2. Forest stands

The average forest cover was 56% (SE 23), and ranged from 5 % to 99%. Considering "inside" plots only, 6 sites had more than 95% of their plots mainly covered by a coniferous species, while 24 sites had more than 95% of their plots mainly covered by a broadleaved species. The sites had two thirds of their "inside" and "outside" plots mainly covered by a broadleaved species on average (Appendix S3.2).

Each plot harboured 1 to 10 different tree species, and the mean number *per* site was 2.4 (SE 0.6) for both "inside" and "outside" plots (Appendix S3.2).

3.2.4.1.3. Very large trees species

Considering the ten most represented species among VLTs, nine were the same in inside and outside plots, with quite similar frequencies according to the location. The most represented tree species among VLTs were timber woods (Fig. 3.4). Furthermore, 88.3% of VLTs were megaphanerophytes, 10.8% were mesophanerophytes, and less than 1% were microphanerophytes.

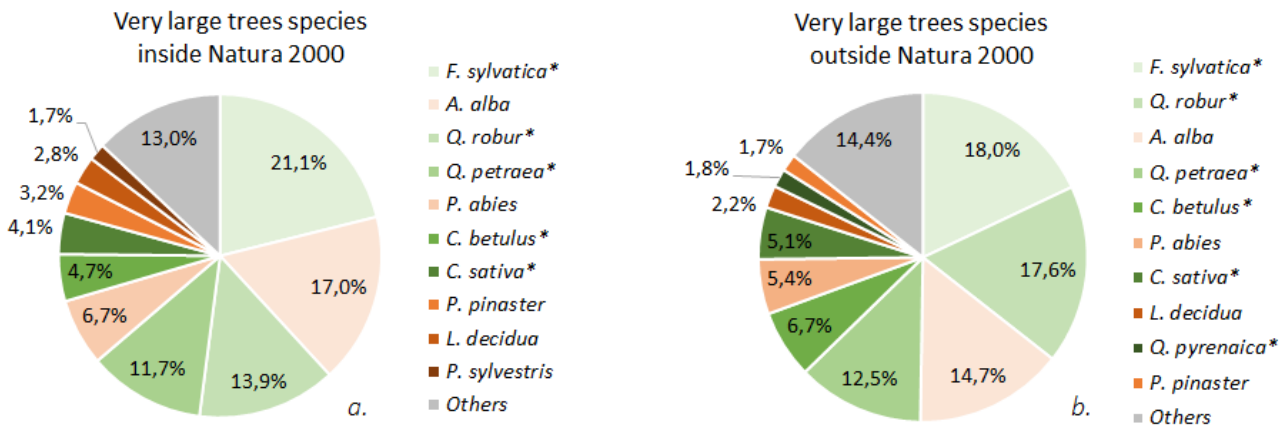


Figure 3.4: frequencies of the tree species represented among very large trees (VLTs) inside (a) and outside (b) the Natura 2000 network. Broadleaved species are in a green shade, with an asterisk following their names. Coniferous species are in an orange shade.

3.2.4.2. Effect of fertility and tree density on VLT density

The probability of presence of plots harbouring VLTs and the number of VLTs in the plots where VLT were detected (called "VLT plots" hereafter) significantly increased when tree density decreased and nitrogen availability increased (i.e., the C:N ratio decreased, Appendix S3.3, Appendix S3.4). Decreased tree density is indeed correlated with increased mean stand diameter (R^2=27%).

3.2.4.3. VLT presence in the sites before the implementation of the Natura 2000 network

Post-hoc multi-comparison Tukey tests showed no significant difference in the probabilities of presence of plots harbouring VLTs inside and outside the Natura 2000 network before the network was set up, and no significant difference between the numbers of VLTs in VLT plots either (Fig. 3.5).

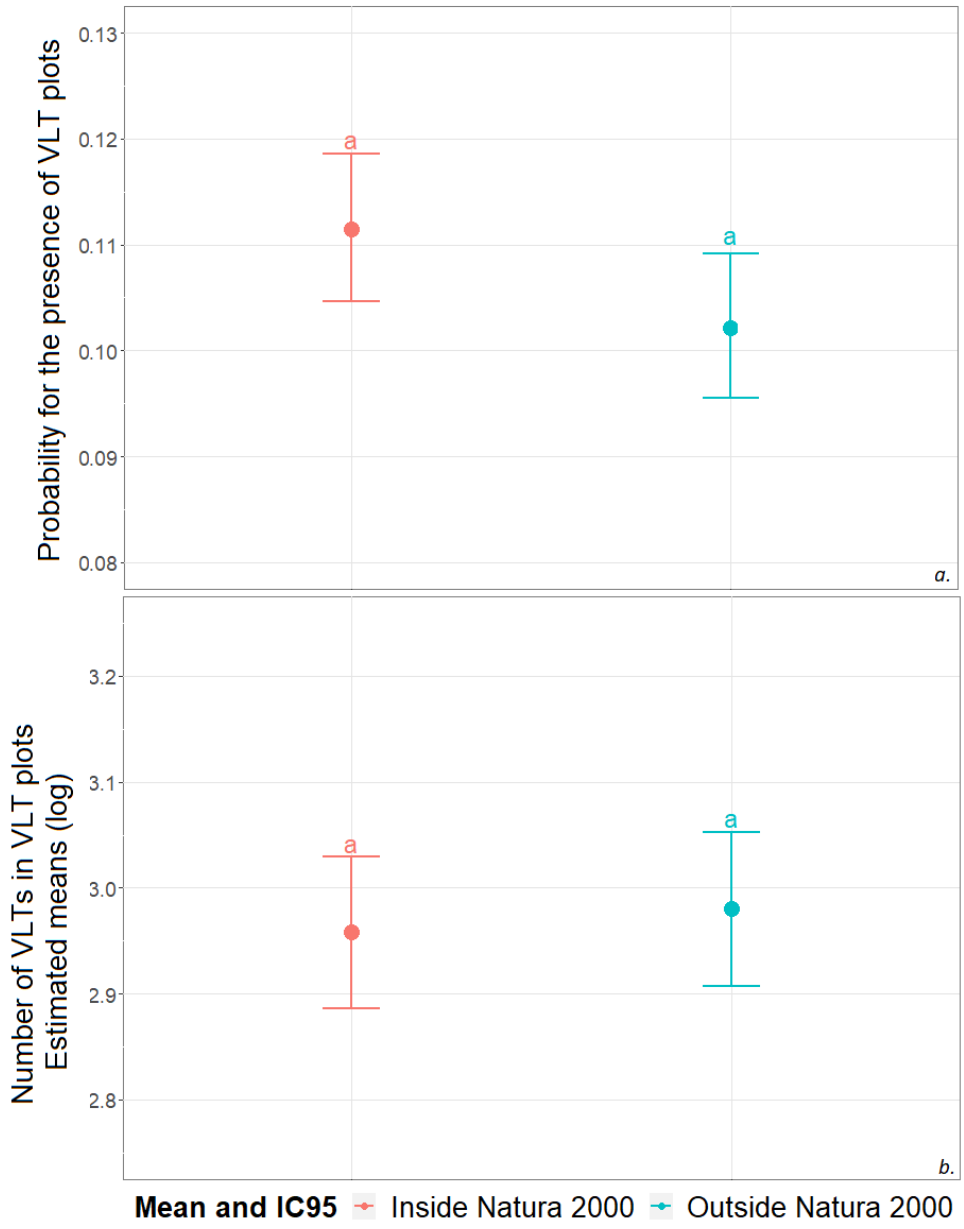


Figure 3.5: mean estimates and 95% confidence intervals of the probability of presence of plots harbouring very large trees (VLT) (a.), and estimated means (log) and 95% confidence intervals of the numbers of very large trees in the plots where they were observed (b.), inside and outside the Natura 2000 network before its implementation, and for a fixed mean tree density (723 trees/ha) and C:N ratio (16.4). The same lowercase letter above the figure indicates non significantly different values according to the *post-hoc* multi-comparison Tukey tests.

3.2.4.4. Evolution of VLT density inside and outside the Natura 2000 network

The probability of presence of plots harbouring VLTs significantly increased by + 0.03 (+30.3%) inside the Natura 2000 network, and significantly increased by + 0.04 (+38.8%) outside. There was no significant difference between these increases.

The numbers of VLTs in VLT plots significantly increased by + 0.08 (estimated means in log, +2.6%) inside Natura 2000 sites, and non-significantly increased by +0.03 (estimated means in log, +1.1%) outside the Natura 2000

network. Therefore, the number of VLTs in VLT plots inside the Natura 2000 network increased 2.4 times as much as outside, and the difference between the extents of the increase was significant (Fig. 3.6).

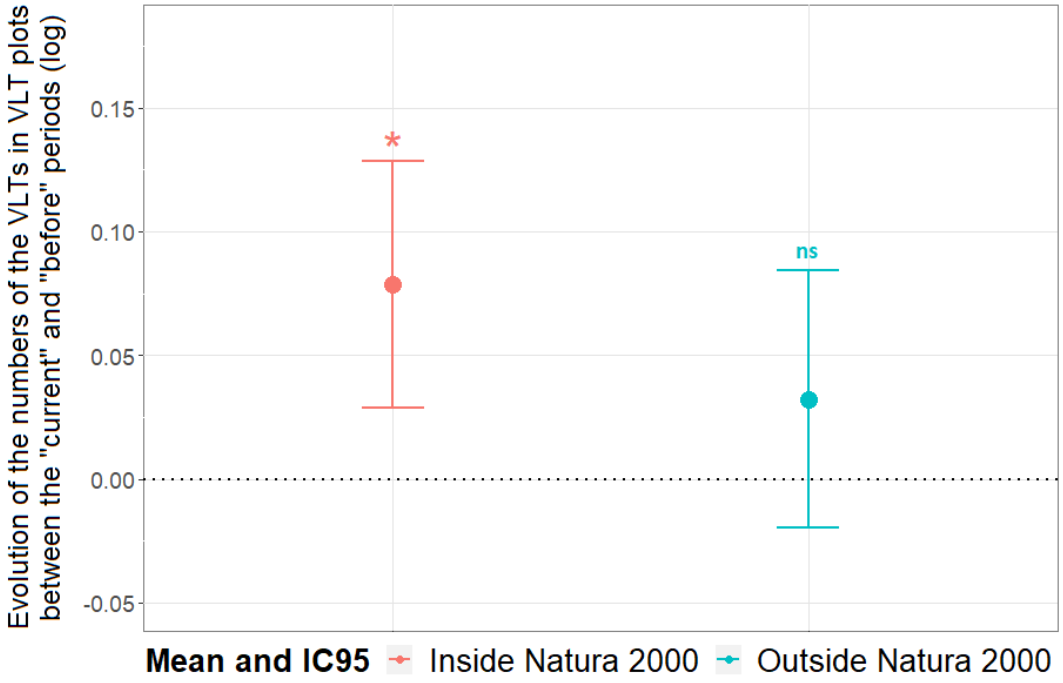


Figure 3.6: differences between the "current" and "before" periods in the estimated means (log) of the number of very large trees (VLT) in the plots where VLTs were observed, inside the network (left) and outside it (right), and 95% confidence intervals of the differences, for a fixed mean tree density (723 trees/ha) and C:N ratio (16.4). An asterisk (*) means a significant difference between the "before"/"current" estimated means, based on a *post-hoc* Tukey test; "ns" means a non-significant difference between the "before"/"current" estimated means.

3.2.5. Discussion

Comparing the evolution of the conservation status inside and outside the Natura 2000 network is a key element for assessing its effectiveness (McKenna et al. 2014). However, such a comparison has rarely been done, mostly because comparable data inside and outside the network is lacking (Olsen et al. 2013; McKenna et al. 2014). Very large – and most of the time old – trees support biodiversity and are considered as a proxy for old-growth conditions and forest conservation status (e.g. Cantarello & Newton 2008; Bauhus et al. 2009). Based on a nationwide comparison between forest plots located inside the Natura 2000 network and in their surrounding counterparts, we showed a significant and faster increase of the very large tree density inside the network than outside it.

3.2.5.1. Efficiency of the Natura 2000 network

3.2.5.1.1. A faster increase of very large tree density inside the Natura 2000 network

The main strength of our study lies in the study design that ensured a comparison of the evolution of VLTs inside and outside the Natura 2000 network. We relied on a before-after-control-impact study design to create four samples of statistically and ecologically balanced plots. While a lot of studies on VLTs concern areas covering a dozen hectares or so (see Vandekerkhove et al. 2018), we used a large number of plots to study VLT density not only inside the Natura 2000 network but also outside it, and compared their dynamics over time.

The plots were fairly evenly distributed across the four biogeographical regions of mainland France, and covered a wide range of soil, climate and forest stand conditions. Therefore, the samples covered a wide diversity of the temperate and mountainous forests of Western Europe and the most common and most exploited broadleaf and coniferous species in this area. As expected, VLT density was higher in fertile conditions and in mature forest stands. No significant difference in the probabilities of presence of plots harbouring VLTs and the numbers of VLTs in these same VLT plots was evidenced between inside and outside Natura 2000 sites before the implementation of the network. Thus, we assumed that the conservation status regarding the VLT densities were equivalent in forests inside and outside the Natura 2000 network when the network was set up. The probability of presence of plots harbouring VLTs significantly increased inside and outside the Natura 2000 network, and to the same extent. Therefore, Natura 2000 did not particularly influence the evolution of the probability of presence of plots harbouring VLTs. However, the numbers of VLTs in VLT plots increased 2.4 times as much inside the Natura 2000 network as outside, and significantly increased inside the Natura 2000 network but not outside. Therefore, the Natura 2000 network is already proving efficient a little more than one decade after its implementation only, with a significant and positive influence on the evolution of VLTs.

This study highlights what we could call a "Natura 2000 effect" in the temperate and mountainous French forests, more focused on the increase of the number of VLTs in VLT plots than on the recruitment of new plots harbouring VLTs. To the best of our knowledge, this is the first time that an actual and measurable positive added value of the Natura 2000 network on the conservation status of forest habitats has been shown at a national level. Moreover, the most represented tree species among VLTs are considered as favourable for several threatened taxonomical groups (e.g. Lassauce et al. 2013). This highlights a positive collateral effect for other biodiversity components.

3.2.5.1.2. Potential accountable conservation efforts

Starting with the same VLT density levels, in the absence of any apparent fertility bias, and with an equivalent increase in the probability of presence of plots harbouring VLTs, a faster increase in the number of VLTs in VLT plots inside the Natura 2000 network may mean that more VLTs were harvested outside the Natura 2000 network than inside it. The "Natura 2000 effect" could have been unintentional, meaning that the mere presence of a Natura 2000 perimeter could have unconsciously influenced the management practices of owners. But since the effects were significant over a 13-year period, we assume that they must be purposive. Therefore, the "Natura 2000 effect" could be attributed to active management actions dedicated to forest conservation. In 2006, France adopted a national forest action plan mentioning explicitly that mature and senescent forest stands should be preserved (Rouveyrol 2009). This statement paved the way for two management decisions commonly implemented in French forests: (i) the creation of perimeters of extended rotation stands, and (ii) the conservation of very large individual trees (dead or living) of interest for biodiversity in forest stands. Those two management actions were almost entirely implemented on plots where old and large trees were already standing, they were not intended to recruit new plots harbouring VLTs. This is coherent with the increasing trend regarding VLTs inside and outside the Natura 2000 network. Besides, these measures can be funded inside French Natura 2000 sites through incentives called Natura 2000 contracts. This may explain why there was a faster increase of VLT density inside the Natura 2000 network than outside it, and also why Natura 2000 helped to increase the number of VLTs where they were present rather than create new VLT plots.

3.2.5.2. VLT dynamics

Large old trees are keystone structures (*sensu* Tews et al. 2004), and their role in several ecological processes has been extensively studied (e.g. Slik et al. 2013; Lindenmayer & Laurance 2017). The evolution of the number of VLTs has also been studied, but particularly in strict and small forest reserves. For example, a mitigated situation was evidenced in Central Europe at a local scale, where mean VLT density decreased (it decreased in some reserves and increased in others) (Vandekerkhove et al. 2018). Several reports have also focused on the evolution of VLT density in Western Europe at a national scale during approximately the last decade: in France (ONB, 2020a), Germany (Kroiher & Bolte 2015; Riedel et al. 2017; Vandekerkhove et al. 2018), and Switzerland (Brändli et al. 2010; Vandekerkhove et al. 2018). They all pointed out a global increase, but did not seek an influence of the network of protected areas within their territory. In France, a recent study has compared VLT densities inside French forest reserves and outside them in adjacent managed forests: VLT density was twice as high inside than outside (Paillet et al. 2015). However, the potential different evolutions of forest reserves *versus* their "outside" counterparts have not been studied, so that we do not know whether these results are linked to a "designation effect", to the time elapsed since the latest harvesting campaign, or both.

We did not study the exact VLT density inside the entire French Natura 2000 network to compare it with other networks or territories. Nevertheless, we can conclude that our results are consistent with the current nationwide dynamics of VLTs in France and in other neighbouring countries. In addition, we disentangled the "designation effect" and compared the density dynamics – not the sole density levels –, and emphasized the added value of a network of protected areas by highlighting the effectiveness of the management actions dedicated to forest conservation within its sites.

3.2.5.3. Progress of an old-growth forest attribute in managed forests

The increase of the abundance of very large trees over time since the latest harvesting campaign has already been studied (e.g. Paillet et al. 2015). Forest managers can shorten the forest cycle by harvesting timber, therefore it is logical to apply passive restoration methods (i.e., stop harvesting) favouring natural forest dynamics to ultimately promote old-growth forest attributes. The recovery of such attributes once timber harvesting has been stopped is little documented (but see Paillet et al. 2015; Vandekerkhove et al. 2018; Demeter et al. 2020). The main aim of Natura 2000 is "*to promote the maintenance of biodiversity, taking into account the economic, social, cultural and regional requirements*" (EC Council 2006), so silvicultural actions are led and wood is harvested inside the forests of the Natura 2000 network. This study shows that actually increasing an old-growth forest attribute in managed forests is possible through silvicultural choices, as previously recommended (Keeton 2006; Bauhus et al. 2009).

3.2.6. Acknowledgements

We thank the providers of the NFI database, as well as the people who collected floristic data. We also thank I. Seynave and D. Dallery who managed databases, C. Piedallu who provided climatic data, and B. Marçais, P. Montpied and P. Santenoise for their help with statistics.

3.2.7. Supplementary information

3.2.7.1. Appendix S3.2

Appendix S3.2: average proportions, standard errors, minimums and maximums of broadleaved plots *per* site, and minimums and maximums *per* plot, and means *per* site and standard errors of: soil parameters (C:N ratio, pH), climate parameters (mean annual temperature, mean annual precipitations over the 1985-2015 period), altitude, and the number of different tree species.

Parameters	Location	Minimum	Mean *per* site (*SE*)	Maximum
Soil parameters				
C:N ratio	Inside	10.0	16.8 (*4.7*)	40.0
	Outside	10.0	16.6 (*4.5*)	40.0
pH	Inside	3.0	6.0 (*0.9*)	8.5
	Outside	3.0	6.0 (*0.9*)	8.5
Forest stand parameters				
Proportion of broadleaved plots *per* site (%)	Inside	0.0	62.6 (*30.7*)	100.0
	Outside	0.0	61.6 (*27.9*)	100.0
Number of different tree species *per* plot	Inside	1.0	2.4 (*0.6*)	10.0
	Outside	1.0	2.4 (*0.6*)	10.0
Climate parameters				
Mean annual temperature (°C.yr^{-1})	Inside	2.7	10.1 (*2.2*)	14.6
	Outside	1.8	10.3 (*1.9*)	14.6
Mean annual precipitations (mm.yr^{-1})	Inside	501	1,118 (*393*)	3,386
	Outside	497	1,086 (*325*)	3,449
Altitude (m)	Inside	0	665 (*521*)	2,480
	Outside	0	625 (*466*)	2,533

3.2.7.2. Appendix S3.3

Appendix S3.3: scaled estimates of the number of very large trees (excluding zero count) from a generalised linear mixed model with a Poisson error distribution and plot identity nested within sites and principal tree species as random variables, called the zero-truncated model.

Parameters	Estimates	SE[a]	*p*-val[b]	
Intercept	3.146	0.053	<0.001	***
Location (outside N2000)	0.022	0.024	0.363	ns
Time period (“current” period)	0.0787	0.025	0.002	**
Tree density *per* hectare	-0.0001	0.00002	<0.001	***
C:N ratio	-0.006	0.002	0.007	**
Location (outside N2000):Time period (“current” period)	-0.046	0.036	0.197	ns

[a] SE = standard error of the estimated mean
[b] *p*-val = *p*-value (***p<0.001; **p<0.01; ns: non-significant).

3.2.7.3. Appendix S3.4

Appendix S3.4: scaled estimates for the probability of absence of very large trees from a generalised linear mixed model with a Poisson error distribution and plot identity nested within sites and principal tree species as random variables, called the conditional model.

Parameters	Estimates	SE[a]	*p*-val[b]	
Intercept	0.782	0.070	<0.001	***
Location (outside N2000)	0.096	0.051	0.062	ns
Time period (“current” period)	-0.304	0.055	<0.001	***
Tree density *per* hectare	0.0009	0.00004	<0.001	***
C:N ratio	0.038	0.004	<0.001	***
Location (outside N2000):Time period (“current” period)	-0.070	0.079	0.376	ns

[a] SE = standard error of the estimated mean
[b] *p*-val = *p*-value (***p<0.001; ns: non-significant).

3.2.8. References

Abellan, P., Sanchez-Fernandez, D., 2015. A gap analysis comparing the effectiveness of Natura 2000 and national protected area networks in representing European amphibians and reptiles. Biodivers. Conserv. 24, 1377–1390. https://doi.org/10.1007/s10531-015-0862-3

Araújo, M.B., Lobo, J.M., Moreno, J.C., 2007. The Effectiveness of Iberian Protected Areas in Conserving Terrestrial Biodiversity. Conservation Biology 21, 1423–1432. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00827.x

Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. Forest Ecology and Management, Old forests, new management: the conservation and use of old-growth forests in the 21st century 258, 525–537. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.053

Brändli, U.-B., Abegg, M., Duc, P., Ginzler, C., 2010. Biologische Vielfalt, in: Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse Der Dritten Erhebung 2004-2006. pp. 187–228.

Cantarello, E., Newton, A.C., 2008. Identifying cost-effective indicators to assess the conservation status of forested habitats in Natura 2000 sites. Forest Ecology and Management 256, 815–826. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.031

Carnino, N., Touroult, J., 2010. Évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers à l'échelle d'un site Natura 2000 du concept vers un outil pour le gestionnaire. Revue forestière française LXII.

Commission scientifique et groupe forêts de Réserves naturelles de France, 2013. Évaluation de l'état de conservation (habitats forestiers et écocomplexes alluviaux) (Cahier RNF No. 2). RNF.

Demeter, L., Bede-Fazekas, A., Molnar, Z., Csicsek, G., Ortmann-Ajkai, A., Varga, A., Molnar, A., Horvath, F., 2020. The legacy of management approaches and abandonment on old-growth attributes in hardwood floodplain forests in the Pannonian Ecoregion. Eur. J. For. Res. 139, 595–610. https://doi.org/10.1007/s10342-020-01272-w

EC Council, 2006. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora.

Hervé, J.-C., 2016. France, in: National Forest Inventories - Assessment of Wood Availability. Springer International Publishing, pp. 385–404.

Hill, M.O., Carey, P.D., 1997. Prediction of yield in the Rothamsted Park Grass Experiment by Ellenberg indicator values. J. Veg. Sci. 8, 579–586. https://doi.org/10.2307/3237210

Inventaire national du patrimoine naturel (INPN), 2017. Synthèse de données pour Natura 2000. Available at https://inpn.mnhn.fr/site/natura2000/stats [last visit 10/19/2017].

Iojă, C.I., Pătroescu, M., Rozylowicz, L., Popescu, V.D., Verghelet, M., Zotta, M.I., Felciuc, M., 2010. The efficacy of Romania's protected areas network in conserving biodiversity. Biological Conservation 143, 2468–2476. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.013

Jantke, K., Kuempel, C.D., McGowan, J., Chauvenet, A.L.M., Possingham, H.P., 2019. Metrics for evaluating representation target achievement in protected area networks. Diversity and Distributions 25, 170–175. https://doi.org/10.1111/ddi.12853

Keeton, W.S., 2006. Managing for late-successional/old-growth characteristics in northern hardwood-conifer forests. For. Ecol. Manage. 235, 129–142. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.08.005

Kerbiriou, C., Azam, C., Touroult, J., Marmet, J., Julien, J.-F., Pellissier, V., 2018. Common bats are more abundant within Natura 2000 areas. Biological Conservation 217, 66–74. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.029

Kroiher, F., Bolte, A., 2015. Naturschutz und Biodiversität im Spiegel der BWI 2012. (No. 21). AFZDerWald 2015.

Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Bütler, R., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Michel, A.K., Regnery, B., Vandekerkhove, K., 2018. Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. Ecological Indicators 84, 194–207. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051

Lindenmayer, D.B., 2017. Conserving large old trees as small natural features. Biol. Conserv. 211, 51–59. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.012

Lindenmayer, D.B., Laurance, W.F., 2017. The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. Biological Reviews 92, 1434–1458. https://doi.org/10.1111/brv.12290

Maciejewski, L., 2016. État de conservation des habitats forestiers d'intérêt communautaire, Evaluation à l'échelle du site Natura 2000, Version 2. (Rapport MNHN-SPN No. 2016–75). Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

Margules, C.R., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. Nature 405, 243. https://doi.org/10.1038/35012251

McKenna, D., Naumann, S., McFarland, K., Graf, A., Evans, D., 2014. Literature Review, the ecological effectiveness of the Natura 2000 Network. (No. ETC/BD report to the EEA). ETC/BD.

Ministère de la transition écologique et solidaire (MTES), 2020. Réseau européen Natura 2000. Available at https://www.ecologie.gouv.fr/reseau-europeen-natura-2000-1 [last visit 11/27/2020]

Mollie E. Brooks, Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Maechler and Benjamin M. Bolker, 2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. The R Journal, 9(2), 378-400.

Mueller, A., Schneider, U.A., Jantke, K., 2020. Evaluating and expanding the European Union's protected-area network toward potential post-2020 coverage targets. Conserv. Biol. 34, 654–665. https://doi.org/10.1111/cobi.13479

Müller, A., Schneider, U.A., Jantke, K., 2018. Is large good enough? Evaluating and improving representation of ecoregions and habitat types in the European Union's protected area network Natura 2000. Biological Conservation 227, 292–300. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.024

Observatoire national de la biodiversité (ONB), 2020a. Très gros arbres et bois morts en forêt. Available at http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/fr/indicateurs/tres-gros-arbres-et-bois-mort-en-foret [last visit 08/27/2020].

Observatoire national de la biodiversité (ONB), 2020b. Îlots de vieux bois dans les forêts publiques. Available at http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/fr/indicateurs/ilots-de-vieux-bois-dans-les-forets-publiques [last visit 08/27/2020].

Olsen, E., Johnson, D., Goñi, R., Ribeiro, M., Rabaut, M., Macpherson, E., Pelletier, D., Fonseca, L., Katsanevakis, S., Zaharia, T., 2013. Achieving Ecologically Coherent MPA Networks in Europe: Science Needs and Priorities. (No. Marine Board Position Paper 18), Larkin, KE and McDonough N (Eds.). European Marine Board, Ostend, Belgium.

Orlikowska, E.H., Roberge, J.-M., Blicharska, M., Mikusiński, G., 2016. Gaps in ecological research on the world's largest internationally coordinated network of protected areas: A review of Natura 2000. Biological Conservation 200, 216–227. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.015

Paillet, Y., Archaux, F., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., Gosselin, F., Guilbert, E., 2017. Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. For. Ecol. Manage. 389, 176–186. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.12.014

Paillet, Y., Archaux, F., du Puy, S., Bouget, C., Boulanger, V., Debaive, N., Gilg, O., Gosselin, F., Guilbert, E., 2018. The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. J. Appl. Ecol. 55, 2147–2159. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13181

Paillet, Y., Debaive, N., Archaux, F., Cateau, E., Gilg, O., Guilbert, E., 2019. Nothing else matters? Tree diameter and living status have more effects than biogeoclimatic context on microhabitat number and occurrence: An analysis in French forest reserves. PLoS One 14, e0216500. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216500

Paillet, Y., Pernot, C., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., Gosselin, F., 2015. Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. For. Ecol. Manage. 346, 51–64. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.037

Pellissier, V., Schmucki, R., Pe'er, G., Aunins, A., Brereton, T.M., Brotons, L., Carnicer, J., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., Del Moral, J.C., Escandell, V., Evans, D., Foppen, R., Harpke, A., Heliola, J., Herrando, S., Kuussaari, M., Kuhn, E., Lehikoinen, A., Lindstrom, A., Moshoj, C.M., Musche, M., Noble, D., Oliver, T.H., Reif, J., Richard, D., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Teufelbauer, N., Touroult, J., Trautmann, S., van Strien, A.J., van Swaay, C. a. M., van Turnhout, C., Vermouzek, Z., Vorisek, P., Jiguet, F., Julliard, R., 2020. Effects of Natura 2000 on nontarget bird and butterfly species based on citizen science data. Conserv. Biol. 34, 666–676. https://doi.org/10.1111/cobi.13434

Piedallu, C., Chéret, V., Denux, J.P., Perez, V., Azcona, J.S., Seynave, I., Gégout, J.C., 2019. Soil and climate differently impact NDVI patterns according to the season and the stand type. Science of The Total Environment 651, 2874–2885. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.052

Pinto, P.E., Dupouey, J.-L., Hervé, J.-C., Legay, M., Wurpillot, S., Montpied, P., Gégout, J.-C., 2016. Optimizing the bioindication of forest soil acidity, nitrogen and mineral nutrition using plant species. Ecological Indicators 71, 359–367. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.047

R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.-F., Kerbiriou, C., 2013a. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. Ecological Indicators 34, 221–230. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.05.003

Regnery, B., Paillet, Y., Couvet, D., Kerbiriou, C., 2013b. Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? Forest Ecology and Management 295, 118–125. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.009

Riedel, T., Hennig, P., Kroiher, F., Polley, H., Schmitz, F., Schwitzgebel, F., 2017. Die dritte Bundeswaldinventur (2012). Inventur- und Auswertemet hoden.

Rosati, L., Marignani, M., Blasi, C., 2008. A gap analysis comparing Natura 2000 vs National Protected Area network with potential natural vegetation. Community Ecol. 9, 147–154. https://doi.org/10.1556/ComEc.9.2008.2.3

Rouveyrol, P., 2009. Caractérisation d'un ïlot idéal de vieux arbres en forêt de montagne - Etat des connaissances et synthèse pour la réalisation d'un guide de gestion (Mémoire de fin d'études). AgroParisTech, Nancy.

Slik, J.W.F., Paoli, G., McGuire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., Blanc, L., Bongers, F., Boundja, P., Clark, C., Collins, M., Dauby, G., Ding, Y., Doucet, J.-L., Eler, E., Ferreira, L., Forshed, O., Fredriksson, G., Gillet, J.-F., Harris, D., Leal, M., Laumonier, Y., Malhi, Y., Mansor, A., Martin, E., Miyamoto, K., Araujo-Murakami, A., Nagamasu, H., Nilus, R., Nurtjahya, E., Oliveira, Á., Onrizal, O., Parada-Gutierrez, A., Permana, A., Poorter, L., Poulsen, J., Ramirez-Angulo, H., Reitsma, J., Rovero, F., Rozak, A., Sheil, D., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Spironelo, W., Steege, H. ter, Stevart, T., Navarro-Aguilar, G.E., Sunderland, T., Suzuki, E., Tang, J., Theilade, I., Heijden, G. van der, Valkenburg, J. van, Do, T.V., Vilanova, E., Vos, V., Wich, S., Wöll, H., Yoneda, T., Zang, R., Zhang, M.-G., Zweifel, N., 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. Global Ecology and Biogeography 22, 1261–1271. https://doi.org/10.1111/geb.12092

Sperandii, M.G., Bartak, V., Acosta, A.T.R., 2020. Effectiveness of the Natura 2000 network in conserving Mediterranean coastal dune habitats. Biol. Conserv. 248, 108689. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108689

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. Journal of Biogeography 31, 79–92. https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x

Vandekerkhove, K., Vanhellemont, M., Vrska, T., Meyer, P., Tabaku, V., Thomaes, A., Leyman, A., De Keersmaeker, L., Verheyen, K., 2018. Very large trees in a lowland old-growth beech (Fagus sylvatica L.) forest: Density, size, growth and spatial patterns in comparison to reference sites in Europe. For. Ecol. Manage. 417, 1–17. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.033

Wenk, E.H., Falster, D.S., 2015. Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. Ecology and Evolution 5, 5521–5538. https://doi.org/10.1002/ece3.1802

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Zero-Truncated and Zero-Inflated Models for Count Data, in: Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (Eds.), Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R, Statistics for Biology and Health. Springer, New York, NY, pp. 261–293. https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6_11

Chapitre 4

Discussion

4. DISCUSSION

Les objectifs de cette thèse étaient d'évaluer les domaines de validité des moyens de reconnaissance des habitats forestiers, et de comprendre leur dynamique récente et les facteurs qui l'influencent. Les connaissances acquises nous permettent de fournir des éléments pour la mise en place d'une surveillance des habitats forestiers et pour adapter les politiques publiques et les actions de gestion afin d'en améliorer l'efficacité.

4.1. Reconnaitre les unités de végétation

L'objectif du chapitre 2 était d'améliorer la standardisation de la reconnaissance des habitats. Après avoir discuté les avantages et les limites de l'utilisation d'un indice de similitude, nous évoquons d'abord le niveau d'information floristique minimal nécessaire à la reconnaissance des unités de végétation, et nous comparons ensuite les méthodes manuelles et automatiques de reconnaissance des habitats pour évaluer l'efficacité des programmes automatiques de classement face à un panel d'expert.

4.1.1. Discussion autour de la méthode : l'indice de similitude

Pour évaluer l'efficacité des programmes automatiques de classement, il faut les comparer à une référence. Or, les premiers résultats cités dans la bibliographie indiquant une forte hétérogénéité de classement entre experts (Stevens et al. 2004; Hearn et al. 2011; Couvreur et al. 2015; Ullerud et al. 2018; Eriksen et al. 2019), nous avons décidé de solliciter un panel d'experts dont l'ensemble des déterminations deviendrait la référence. Dans un premier temps, nous avons comparé ces déterminations entre elles, pour ensuite pouvoir comparer de nouvelles déterminations à ces références, à l'aide d'un indice de similitude variant de 0 à1, inspiré d'un indice de Sørensen (Sørensen 1948). Il permet de mettre en évidence la capacité de chacun des experts à être en accord avec les autres, l'hypothèse étant que plus les avis convergent, plus ils se rapprochent de la détermination la plus probable, la convention à suivre. Néanmoins les limites d'un tel indice sont :

(i) Les indices de similitude de chaque expert sont interdépendants. L'indice de similitude d'un expert ne peut atteindre 1 si tous les autres experts ne sont pas d'accord entre eux, car on ne peut simultanément être d'accord avec deux propositions différentes. C'est pourquoi nous avons mis en évidence la barre haute en calculant l'indice de similitude maximum atteignable par chaque expert (Appendix S2.2).

(ii) Il doit associer un nombre important d'experts de référence, et représenter la diversité des pratiques (que nous avons déjà présenté comme étant variées) car sinon, de nouvelles déterminations proposées par un bon expert mais dont la pratique diverge des experts de référence, pourraient avoir un indice de similitude faible. Or nous avons sollicité cinq structures et 44 personnes différentes au total, ce qui est beaucoup plus que les précédentes études comparant des déterminations d'unités de végétation ou des cartographies qui sollicitent entre trois et sept personnes, onze au maximum (Hearn et al. 2011; Couvreur et al. 2015; Ullerud et al. 2018; Eriksen et al. 2019). De plus, les indices de similitude entre les experts sont proches, et en analysant les indices de similitude deux à deux, on ne remarque pas plus de convergences entre deux experts qu'avec les autres. Le panel est donc diversifié, non redondant, et avec un niveau de compétences similaires.

Il est intéressant de noter que l'inclusion d'un expert novice (grâce à une simulation de 1000 tirages aléatoires) dans le panel modifie les scores obtenus de façon prévisible. En effet lors du recalcul des indices de similitudes des cinq experts en incluant un novice (Appendix S2.3), les indices des experts présentent une baisse de 20%,

ce qui est lié au fait que l'on ajoute 20% de comparaisons aléatoires en plus. Au lieu d'être comparé à 100 % à d'autres experts, chaque expert est comparé à quatre vrais experts et un « expert aléatoire » soit 80 % d'expertise et 20 % d'unités de végétation sélectionnées aléatoirement qui conduisent à des similitudes (presque) nulles. Mais, même dans ce cas, les indices de similitude des « vrais » experts restent positionnés dans le même ordre (du meilleur au moins bon), et c'est bien la position relative des indices les uns par rapport aux autres qui nous intéresse ensuite lors de l'évaluation de l'efficacité des programmes automatiques de classement.

Dans un deuxième temps, nous avons comparé les déterminations proposées par des programmes automatiques de classement, non pas à un seul jugement d'expert, mais bien à l'ensemble des déterminations proposées par les experts. Cela est original et inédit puisque pour l'instant les programmes ont été uniquement validé en les comparant à un seul jugement d'expert (e.g. Černá & Chytrý 2005; van Tongeren et al. 2008; Gégout & Coudun 2012). Cette démarche renforce fortement la robustesse de l'étude de l'efficacité des programmes automatiques de classement, et donne également la possibilité aux programmes automatiques d'avoir un meilleur indice de similitude que ceux des experts en étant plus consensuels que chacun d'entre eux.

Enfin, nous avons étudié le niveau minimal d'information sur la composition floristique nécessaire à la détermination d'une unité de végétation. Pour ce faire nous avons étudié le nombre d'espèces nécessaires pour obtenir un indice de similitude équivalent à celui obtenu avec les relevés complets, et non le nombre d'espèces nécessaires pour obtenir les mêmes déterminations qu'avec des relevés complets. Encore une fois la référence était donc un panel d'expert. L'avantage de cette technique était de donner la possibilité qu'un nombre limité d'espèces fournisse un ensemble de déterminations plus consensuelles, donc avec un indice de similitude plus élevé, que les relevés complets.

4.1.2. Les principaux résultats et leur limites

4.1.2.1. Le niveau minimal d'information floristique nécessaire pour la reconnaissance des unités de végétation

4.1.2.1.1. Le nombre d'espèces et le temps passé sur le terrain

Pour la détermination d'une association ou d'une alliance, 21 espèces par placette étaient suffisantes afin d'obtenir des niveaux d'indices de similitude identiques à ceux atteints avec les relevés complets. Si on considère qu'une baisse de l'indice de similitude de 10 % est acceptable, dix espèces sont nécessaires pour déterminer une association et sept pour une alliance. Entre 70 et 90% des espèces seulement sont vues par tous les observateurs lors de la réalisation d'un relevé floristique (Archaux et al. 2006; Vittoz & Guisan 2007; Vittoz et al. 2010; Morrison 2016), aucun relevé ne peut donc être considéré comme exhaustif. Dans notre étude, même si on enlevait encore 30% des espèces relevées, il resterait en moyenne 24 espèces par relevé (SE 11), ce qui reste supérieur au nombre d'espèces minimum nécessaires. Donc l'identification des unités de végétation est robuste vis-à-vis de potentielles lacunes dans le relevé floristique (espèces non observées alors que présentes). Ces résultats sont cohérents avec les rares études portant sur l'utilisation de relevés floristiques incomplets pour des évaluations. En effet, entre 20 et 25 espèces étaient nécessaires pour obtenir une prédiction d'une partie des caractéristiques stationnelles par les plantes en forêt (Pinto et al. 2016), et

60% des espèces étaient suffisantes pour évaluer la valeur de conservation d'un espace en lien avec sa flore (Spyreas 2016).

De plus, les indices de similitude avec des relevés incomplets ne dépassent que très rarement l'indice de similitude calculé avec les relevés complets. Lorsqu'on qu'on a atteint 21 espèces, de nouvelles espèces en plus n'ajoutent pas d'information, mais ne brouillent pas le message non plus. Théoriquement la richesse spécifique du relevé augmente avec la taille de la placette, donc à partir du moment où le nombre minimal d'espèces est atteint, la variabilité de la taille de placette n'est pas un problème pour la détermination de l'unité de végétation.

Dans les cinq premières minutes du relevé, les espèces observées permettaient d'atteindre 90% de l'indice de similitude calculé avec un relevé complet. Ce qui est parfaitement cohérent avec le fait qu'un nombre limité d'espèces seulement est nécessaire pour identifier une unité de végétation. Cela justifie donc une pratique de terrain déjà courante qui consiste à n'observer qu'une partie des espèces pour l'identification des unités de végétation.

Enfin, nous avons estimé *a posteriori* les espèces qui restent visibles en hiver. Elles permettaient assez correctement d'identifier une unité de végétation, avec quand même une baisse de l'indice de similitude, même si très légère au niveau alliance. Cette légère baisse est due à la diminution de la richesse spécifique du relevé, mais également aux types d'espèces qui restent visibles. Rappelons que les espèces sélectionnées comme visibles en hiver sont les phanérophytes, les chaméphytes, les lianes ligneuses, les mousses, et les espèces sempervirentes ou dont les feuilles sont encore visibles en hiver. Ces espèces, en particulier les espèces arborées, peuvent être présentes dans plusieurs unités de végétation à la fois, donc elles permettent assez mal de discriminer les unités entre elles.

4.1.2.1.2. Dans quels types de projets peut-on utiliser des relevés incomplets ?

La possibilité d'utiliser ou de réutiliser des relevés spécifiques incomplets a déjà été étudiée avec des conclusions différentes selon les contextes. En particulier, les indices de diversité spécifique sont impactés par le sous-échantillonnage : il a été montré que les indices relatifs (comme la diversité beta) sont plus robustes que les indices absolus (Azovsky 2018), et qu'il existe un arbitrage à faire entre la robustesse au sous-échantillonnage, et la sensibilité aux espèces rares (Beck et al. 2013). Mais la possible utilisation de relevés incomplets a été montrée dans différentes études, notamment pour la prédiction de la distribution de certaines espèces (Braunisch & Suchant 2010) ou l'étude rétrospective de l'évolution de la distribution de populations d'espèces (Bruelheide et al. 2020). Enfin, plusieurs projets ont montré une vraie robustesse à l'utilisation de relevés incomplets, notamment pour la bioindication des conditions stationnelles par les plantes (Pinto et al. 2016), ou encore pour mesurer la valeur de conservation d'un espace d'un point de vue floristique (Spyreas 2016). Ainsi notre étude complète la liste des utilisations possibles de relevés incomplets pour la reconnaissance des unités de végétation.

4.1.2.1.3. Dans quels types de projets ne peut-on pas utiliser des relevés incomplets ?

Dans certains cas, il est important de récolter l'information la plus complète possible, notamment pour des suivis de biodiversité par exemple, ou pour la définition de nouvelles unités de végétation lors de la mise en place de classification de végétation. En effet, dans ce cas très précis, pour atteindre une exhaustivité plus

importante, plusieurs auteurs ont même recommandé de réaliser des relevés qu'ils qualifient de « complets » lorsqu'ils sont réalisés à l'aide de plusieurs relevés floristiques faits au même endroit à plusieurs moments de l'année (Dierschke 1994; Moravec et al. 1994).

4.1.2.1.4. Quels types de milieux sont concernés ?

Nous avons utilisé un très grand nombre de relevés bien répartis sur le territoire français métropolitain, ce qui nous a permis d'inclure une large diversité d'unités de végétation des forêts tempérées et montagnardes. La description des habitats d'intérêt communautaire étant basée sur la classification phytosociologique (ils correspondent peu ou prou au niveau alliance pour les habitats forestiers), nous envisageons que nos résultats concernant l'utilisation d'un nombre limité d'espèces et d'un temps limité passé sur le terrain pour l'identification des unités de végétation, puissent s'appliquer aux habitats forestiers d'intérêt communautaire tempérés et montagnards (Photo 4.1). De plus, la méthode phytosociologique est appliquée de la même manière, quel que soit le milieu. C'est pourquoi nous envisageons que ces résultats soient aussi applicables pour toutes les unités de végétation et habitats dont la description se base principalement sur la présence des espèces, notamment les milieux ouverts. Cependant, le jeu de données n'a pas été construit pour nous permettre de vérifier, unité par unité, le nombre d'espèces minimales nécessaires à leur détermination. C'est pourquoi ces résultats correspondent à une évaluation moyenne, et peuvent potentiellement varier d'une unité à l'autre. De plus, les relevés ayant été réalisés de mai à octobre, la question des espèces vernales et des unités associées n'a pu être traitée.



Photo 4.1 : hêtraies-de l'*Asperulo-Fagetum* (UE 9130), © P. Rouveyrol

La reconnaissance des unités de végétation forestières tempérées et montagnardes étant possible en hiver, nous pensons que ce résultat s'applique aussi aux habitats forestiers d'intérêt communautaire. Cependant, il est très probable que ces résultats ne soient pas extrapolables à d'autres milieux, notamment les prairies. En effet, elles contiennent en général une majorité d'espèces hémicryptophytes qui ne sont pas reconnaissables en hiver, et donc doivent être étudiées pendant la saison de végétation, si possible quand les espèces sont en fleurs car la détermination à l'état végétatif est complexe.

4.1.2.2. Comparaison des méthodes de reconnaissance et leur efficacité

4.1.2.2.1. Divergence entre les experts

Sauf travaux récents concernant en particulier la typologie EUNIS (Davies et al. 2004; Gayet et al. 2018), les principales typologies européennes et françaises décrivent les unités de végétation mais ne donnent pas de règles claires et explicites ou d'outils permettant d'attribuer un nouveau relevé de végétation à une unité de

végétation. Néanmoins, les utilisateurs des typologies pratiquent le rattachement de nouveaux relevés aux unités de végétation décrites : ils sont donc libres de faire comme ils le souhaitent et une confiance très forte leur est accordée. La part du subjectif dans le processus de reconnaissance des unités de végétation est donc forte, c'est pourquoi il est important de connaitre la variabilité entre plusieurs experts chargés d'identifier des unités de végétation. Une seule comparaison de détermination d'unités de végétation impliquant cinq experts a été menée en 2015 sur un total de 24 placettes réparties sur deux sites Natura 2000 en Belgique. Les experts avaient le choix entre quatre types de prairie, et donnaient en moyenne trois fois sur quatre la même identification que celle proposée en référence (Couvreur et al. 2015). La convergence des experts vers une référence est donc relativement bonne dans cet exemple. D'autres études ont été menées mais concernent des comparaisons de cartographies de végétation à une échelle locale. Entre trois et onze experts ont été sollicités pour cartographier des petits sites faisant entre quelques dizaines et quelques centaines d'hectares en Norvège et au Royaume-Uni, comprenant principalement des milieux ouverts (secs, humides ou saumâtres). Les typologies utilisées comprenaient entre 277 et 286 unités de végétation cartographiables, néanmoins à une échelle très locale, le contexte biogéographique limite beaucoup le nombre d'unités qu'il est possible de rencontrer. Ces études concluent toutes que les experts sont en moyenne d'accord entre eux moins d'une fois sur deux au niveau le plus bas de la classification (Hearn et al. 2011; Ullerud et al. 2018; Eriksen et al. 2019).

Dans notre premier article, les experts étaient d'accord en moyenne une fois sur deux pour des déterminations à l'alliance, et une fois sur quatre au niveau de l'association. Cette variabilité entre les experts est plus forte que celle montrée dans la seule étude de comparaison de détermination d'unités de végétation (Couvreur et al. 2015), mais elle s'explique par le nombre d'unités possibles qui était plus de 50 fois plus faible dans cette étude que dans la nôtre. Par contre, le niveau de variabilité entre experts au niveau de l'alliance est à peu près équivalent à celui des études de comparaison de cartographies (Hearn et al. 2011; Ullerud et al. 2018; Eriksen et al. 2019). La convergence était encore plus faible lorsque l'on descend au niveau de l'association dans notre étude, mais le niveau le plus bas des typologies utilisées dans ces études n'est pas toujours aussi précis que le niveau association. De plus, même si les études de comparaison de cartographies portent sur plusieurs types d'écosystèmes, elles ont été menées à une échelle très locale ce qui limite beaucoup la portée générale des résultats. En utilisant 273 relevés floristiques forestiers répartis sur tout le territoire métropolitain français, montagnard et tempéré, donc incluant une forte diversité d'unités de végétation forestières, nous avons confirmé pour la première fois à l'échelle nationale un manque de convergence important entre les experts lors de l'identification d'unités de végétation, en particulier au niveau le plus fin de la classification phytosociologique.

Ces divergences importantes entre experts peuvent s'expliquer à différents niveaux lors du processus d'identification d'une unité de végétation, depuis le relevé floristique jusqu'aux problèmes de définition mêmes des unités de végétation :

(i) Premièrement, des différences entre experts dans la liste d'espèces observées sur le terrain (e.g. Archaux et al. 2006) peuvent impacter l'identification des unités de végétation. Dans notre étude les experts ont tous reçu les mêmes relevés réalisés par les agents de l'IGN. Cette caractéristique méthodologique annule la possibilité de différence de classement liée à ce niveau de variabilité.

(ii) Deuxièmement, les placettes ont été positionnées aléatoirement sur la carte avant la réalisation de la phase de terrain, alors que généralement l'observateur cherche à se placer dans une zone où les conditions écologiques et floristiques sont homogènes (Braun-Blanquet et al. 1932). Les experts ont effectivement tendance à ne pas être d'accord sur les relevés de transition. Seulement, d'après l'expérience des agents de terrain de l'inventaire forestier national en charge de réaliser les relevés, seulement 5% des relevés en moyenne tombent sur deux associations ou plus (IFN 2018, *comm. pers*.). Ainsi le caractère transitionnel du relevé a pu déstabiliser les experts, mais seulement pour une petite minorité des relevés.

(iii) Troisièmement, nous pensons que la principale source de divergence réside dans les lacunes de connaissance, les incohérences ou les chevauchements (Willner 2011) dans les unités décrites dans la classification phytosociologique. Cela avait déjà été identifié comme la cause principale des divergences entre experts dans des études précédentes (Cherrill & McClean 1999; Hearn et al. 2011; Ullerud et al. 2018). En effet, dans notre étude les experts avaient tendance à être plus d'accord sur les unités de végétation très précises (comme le *Rhododendro ferruginei-Vaccinion myrtilli*) ou bien très fréquentes, sans pouvoir démêler si pour ces dernières cela s'explique par le fait que ces unités sont très répandues ou seulement mieux définies.

Le constat de l'absence quasi généralisée de règles permettant d'attribuer un nouveau relevé de végétation à une unité de végétation déjà définie, ainsi que nos résultats, confortent un besoin important d'unification et de clarification des typologies, ainsi que de formalisation des règles conduisant à rattacher un relevé à un type déjà identifié. Le travail en cours en France dans le cadre de la constitution de la deuxième version du Prodrome des végétations de France (PVF 2, Bioret et al. 2014) devrait permettre, en particulier grâce au partage et à la mise en base des relevés, d'unifier et de formaliser la classification phytosociologique, afin de pouvoir également formaliser des règles claires et fournir des outils pour l'attribution de nouveaux relevés à des unités de végétation.

4.1.2.2.2. Les programmes de classement sont efficaces

De manière générale, les trois programmes automatiques de classement utilisés dans cette thèse montrent des indices de similitude équivalents ou légèrement en-dessous de ceux des experts. Le programme Phi dépasse quatre experts sur cinq pour l'identification des alliances, et les trois programmes dépassent la moyenne des experts pour l'identification des classes. Ainsi, les programmes automatiques sont d'autant plus capables de reproduire un jugement d'expert que le niveau hiérarchique est élevé et que le nombre d'unités diminue. Donc, même quand les programmes automatiques sont moins performants que les experts à l'échelle de l'association, les associations qu'ils proposent sont certainement proches écologiquement et appartiennent à un niveau supérieur aux même unités que celles proposées par les experts. Les experts sont donc plus à mêmes d'identifier les cas particuliers, mais pour les identifications à un niveau typologique plus grossier, les programmes automatiques sont tout aussi efficaces. Cette capacité des experts de partir à la recherche des cas particuliers peut également en partie expliquer le fait que les programmes soient plus à même de trouver le meilleur consensus à un niveau typologique élevé.

Ces résultats doivent pouvoir s'appliquer également à toutes les unités de végétation dont la description se base sur un ensemble de relevés floristiques. C'est le cas pour une majeure partie des types d'écosystèmes, dont les milieux prairiaux. De plus, la classification phytosociologique ayant servi de base pour la description

des habitats d'intérêt communautaire, nos résultats sont également valables pour l'identification de ces habitats.

4.1.3. Implications pour les programmes de conservation de la nature

4.1.3.1. Optimisation du travail de terrain

Nous proposons que lorsqu'une phase de terrain est uniquement dédiée à l'identification des unités de végétation (et donc potentiellement aussi des habitats d'intérêt communautaire), par exemple pour la mise en place d'une cartographie (Photo 4.2), un observateur sur le terrain peut se contenter de relever ou d'observer un nombre limité d'espèces (une vingtaine en moyenne) pour identifier une unité de végétation. Ce nombre peut baisser encore plus pour les cas où une augmentation du niveau d'imprécision de 10% par rapport à ce que font les experts avec des relevés complets est acceptable : en moyenne dix et sept espèces sont nécessaires pour identifier une association ou une alliance respectivement. Cependant, pour pouvoir estimer à l'avance le coût de la réalisation d'une cartographie par exemple, il est préférable de calibrer le temps passé par identification, plutôt que le nombre d'espèces à relever. Ainsi on pourra préciser le temps maximal à passer sur le terrain par placette selon le niveau d'imprécision choisi : 25 minutes, ou 5 minutes pour les cas où une augmentation du niveau d'imprécision de 10% par rapport à ce que font les experts avec des relevés complets est acceptable. Enfin, il est envisageable de réaliser une cartographie des unités de végétations forestières en hiver, en particulier au niveau de l'alliance, ce qui peut permettre de dégager du temps pour d'autres études pendant la saison de végétation. Il serait cependant important de préciser quelles unités se prêtent mal à une reconnaissance hivernale.



Photo 4.2 : cartographie des habitats en forêt de Val Suzon (21), © F. Lebourgeois

4.1.3.2. Session d'intercalibration entre experts

La tendance actuelle à l'unification et à la formalisation des typologies, notamment dans le cadre du PVF2, pourra permettre une nette amélioration de la convergence entre les experts lors de l'identification des unités de végétation. Nous proposons également des séances d'intercalibration entre experts, à l'échelle locale, régionale ou nationale, afin d'améliorer la cohérence des déterminations d'unités réalisées et donc la comparabilité des expertises.

4.1.3.3. Conseils sur l'utilisation des outils de reconnaissance des unités de végétation

Nous avons conforté l'efficacité des programmes automatiques de classement à rattacher un très grand nombre de relevés à une unité de végétation de manière rapide et standardisée. Ainsi, ils peuvent permettre la création de séries temporelles de données sur les habitats, qui sont cruellement manquantes à l'heure

actuelle, en (i) attribuant une donnée habitat aux dizaines de milliers de relevés floristiques existants mais non rattachés à un habitat (comme par exemple les relevés de l'inventaire forestier national), ou en (ii) standardisant la donnée habitat lors de la fusion de base de données comprenant des relevés rattachés à un habitat mais réalisés avec des protocoles différents ou non renseignés. Cependant, les relevés devront toujours être réalisés sur le terrain par des experts, et cela prend du temps. A contrario, à la fin de la réalisation du relevé, l'identification de l'unité de végétation par l'auteur du relevé encore sur site peut prendre seulement quelques instants. Ainsi, dans le cadre d'études locales où de nouvelles observations sont réalisées, un programme automatique de classement n'est pas indispensable. Il pourra néanmoins permettre de lever des doutes s'il y en a en apportant un autre avis, mais également participer à la formation de nouveaux experts. Il s'agit donc de méthodes complémentaires, les programmes étant utiles sur de grands territoires et sur le temps long, et la méthode manuelle à une échelle plus locale, et pour la recherche d'unités de végétation rares.

4.1.4. Perspectives de recherche

Nous avons testé la robustesse de l'identification des unités de végétation vis-à-vis de relevés avec des espèces manquantes, mais nous n'avons pas testé sa robustesse à l'identification erronée d'espèces. Pour cela, il serait possible d'évaluer l'impact sur l'indice de similitude de l'ajout de nouvelles espèces, ce qui permettrait de balayer les deux types d'erreur principale lors de la réalisation de relevés floristiques. Il serait également intéressant de regarder l'impact sur l'indice de similitude de la suppression d'espèces par groupe comme les ligneux ou les vernales (pour celles encore visibles en mai dans nos relevés) pour estimer leur pertinence vis-à-vis de l'identification des unités de végétation. Cela nous permettrait d'orienter les agents de terrain dans le choix des espèces à relever en priorité sur le terrain.

De plus, depuis une vingtaine d'années, une vaste gamme de méthodes automatiques supervisées de classement ont été développées et sont encore en cours de développement. Il serait intéressant d'estimer également leur efficacité vis-à-vis de nos structures expertes de référence. Enfin, réaliser une comparaison de différentes méthodes et outils de classement (manuel et automatiques) sur un jeu de données représentatif de toute la variabilité au sein des unités de végétation en incluant les prairies permettrait de comprendre l'influence de la qualité de leur définition sur la variabilité entre les experts et entre les méthodes. Cela permettrait également de pouvoir mieux cerner le domaine de validité de chaque méthode et ainsi leurs complémentarités. Cette étude pourrait être faite à partir des dizaines de milliers de relevés qui seront concaténés dans les bases de données en cours de constitution pour la réalisation du PVF 2, ou, pour les unités forestières, grâce aux données récentes de l'inventaire forestier national qui depuis 2016 identifie sur tout le territoire une unité de végétation lors de la récolte de données sur chaque placette visitée à l'aide de clés de détermination.

4.2. Dynamique récente des habitats forestiers

La première partie de cette thèse (chapitre 2) a permis de conforter l'efficacité des programmes automatiques de classement pour attribuer une donnée habitat standardisée. Nous avons montré la robustesse de l'identification d'une unité de végétation vis-à-vis d'un relevé floristique avec des espèces manquantes, sur une placette de taille variable, ainsi que vis-à-vis d'un relevé réalisé en forêt en hiver. Ces constats nous ont donc permis de confirmer la possibilité d'utilisation de ces outils sur des bases de données variées afin de

pouvoir étudier dans le chapitre 3 la dynamique récente des habitats forestiers, au regard du réchauffement climatique (conséquence indirecte des activités humaines) et de la création du réseau Natura 2000 (directement liée à une volonté humaine de conservation de la biodiversité).

4.2.1. Impacts du réchauffement climatique sur les habitats forestiers

Après avoir discuté les avantages et les limites de la création de couples de relevés par appariement géographique, nous étudions les effets du réchauffement climatique récent à l'échelle des types d'habitats d'intérêt communautaire, puis nous faisons des propositions d'adaptations des programmes de conservation de la nature.

4.2.1.1. Discussion autour de la méthode : la création de couples par appariement géographique

Nous souhaitions étudier l'impact du réchauffement climatique récent sur les habitats d'intérêt communautaire sur le territoire français métropolitain. Il n'existe pas de réseau de placettes permanentes à cette échelle incluant des relevés réalisés avant l'augmentation rapide des températures dans les années 1980 (Kuhn & Gégout 2019). C'est pourquoi nous avons extrait des relevés de trois bases de données différentes (Brisse et al. 1995; Gégout et al. 2005; Hervé 2016). Les relevés réalisés avant 1987 ont été qualifiés d'« historiques », et ceux réalisés après 1997 ont été qualifiés de « récents » car correspondant aux conditions climatiques historiques et récentes respectivement. Nous avons ensuite créé des couples par appariement géographique en associant les relevés historiques aux plus proches relevés récents. Nous avons ainsi créé 5701 couples de relevés (base de données « historique-récent »), la distance moyenne séparant deux relevés d'un couple étant de 1477m (SE 16).

Même si Chytrý et al. (2014) ont démontré que l'utilisation de données venant de placettes non permanentes pour l'étude de l'impact du changement climatique sur la composition des communautés floristiques pouvait conduire à des différences par rapport à des résultats issus de placettes permanentes, ils ont montré que les résultats obtenus avec des placettes appariées étaient meilleurs que sans appariement. Lorsque les placettes ne sont pas permanentes mais localisées avec précision, une meilleure alternative serait de revenir sur ces placettes. Mais même dans ce cas il existe une incertitude sur la localisation des placettes, qui cependant ne biaise pas les évolutions de richesse spécifique, ni les changements de composition, ni la fréquence des espèces elles-mêmes (Kopecký & Macek 2015). C'est pourquoi la réalisation de couples de relevés par appariement géographique est un cas extrême de retour sur placettes (Kuhn 2016; Kuhn & Gégout 2019). L'appariement peut néanmoins amener à observer des changements dus à la différence de position géographique des placettes. C'est pourquoi en utilisant la même procédure d'appariement géographique nous avons aussi créé un ensemble de couples avec des placettes appartenant à la même période historique (base de données « historique-historique »), qui s'apparente à un jeu de données témoin (Kuhn 2016). Les analyses ne montrent aucun changement significatif avec la base de données « historique-historique », ainsi nous avons pu attribuer les changements mis en évidence avec la base de données « historique-récent » à une évolution temporelle. Cette méthode permet donc de pouvoir étudier un signal encore assez faible, sur un très grand territoire, et sur une large diversité de conditions écologiques. Cependant, le fait que les placettes ne soient pas réalisées au même endroit empêche la comparaison directe des deux placettes du couple, seuls les résultats moyens obtenus à l'aide d'un ensemble de couples ont un sens. Ainsi nous ne pouvons encore

disposer de résultats par habitat. Dans un objectif de conservation, il serait pourtant particulièrement intéressant de connaitre la trajectoire de chaque habitat en lien avec le réchauffement climatique : quels sont les habitats les plus sensibles, ceux qui changent le plus rapidement, vers quel autre habitat ?

4.2.1.2. Les principaux résultats et leurs limites : thermophilisation en montagne et dette climatique en plaine

Nous avons mis en évidence un changement significatif de plusieurs milliers de couples de relevés floristiques vers des habitats d'intérêt communautaire caractéristiques de conditions plus chaudes entre la période historique (avant 1987) et récente (depuis 1997) sur une grande diversité d'habitats forestiers de la France métropolitaine tempérée et montagnarde. En accord avec la définition déjà publiée pour les communautés végétales (De Frenne et al. 2013), ceci constitue une thermophilisation globale des habitats forestiers d'intérêt communautaire. Puis, en étudiant séparément la plaine (Photo 4.3) et la montagne (Photo 4.4), nous avons mis en évidence des changements marqués en montagne et une absence de changements en plaine, où une dette climatique se développe. Il s'agit d'une évolution temporelle des habitats forestiers, dont les causes peuvent être multiples :



Photo 4.3 : forêts de plaine (Auberive), © Y. Paillet

(i) Les pratiques de sylviculture ont évolué au cours du temps (Pignard 2000), et les éclaircies et l'exploitation forestière en provoquant des ouvertures peuvent augmenter l'influence des gradients environnementaux sur la composition des forêts (Danneyrolles et al. 2019), voire accélérer la thermophilisation (Stevens et al. 2015; Brice et al. 2019; Dietz et al. 2020). C'est pourquoi nous avons évalué le niveau de lumière au sol par bioindication avec la flore sur chaque placette grâce aux flores forestières françaises (Rameau et al. 1989; Rameau et al. 1993; Rameau et al. 2008), puis calculé la différence entre les deux valeurs pour chaque couple. Nous avons ensuite créé une sous-sélection de couples pour lesquels la différence moyenne dans la lumière bioindiquée était centrée sur 0. Dans cette sous-sélection, il y a donc autant de couples dont la lumière au sol augmente que de couples pour lesquels la lumière diminue. Les résultats, qui restent les mêmes en utilisant ce jeu de données, montrent que les changements de couvert entre les



Photo 4.4 : forêts de montagne (Vercors), © Y. Paillet

deux périodes ne constituent pas la cause principale de la thermophilisation observée.

(ii) Par ailleurs, la forêt française continue d'évoluer depuis le 19e siècle. Une déprise agricole est en cours (McDonald et al. 2000) avec pour conséquence une augmentation de la surface forestière (Denardou et al. 2017), et donc une potentielle augmentation de la fréquence des stades forestiers jeunes sur ces nouvelles surfaces. Or chaque habitat étudié comprend au sein de sa propre définition tous les stades du cycle sylvigénétique, des stades jeunes aux stades matures. De plus, il n'existe pas à notre connaissance de relation dynamique (naturelle ou due à la sylviculture) entre les habitats étudiés, qui amènerait un habitat d'intérêt communautaire à évoluer vers un autre. Ainsi la potentielle augmentation de la fréquence des stades forestiers jeunes n'a apparemment pas influencé l'évolution de la fréquence des habitats, dans un sens ou dans l'autre.



Photo 4.5 : couvert dense en forêt d'Anost (71), © Y. Paillet

(iii) D'un autre côté, il a été montré qu'entre 1975 et 2010, l'expansion en stock de la forêt française métropolitaine a été trois fois plus rapide que celle des surfaces, ce qui met en évidence l'intensité de la densification des forêts (Denardou et al. 2017). Or le couvert forestier peut tamponner les effets du réchauffement climatique, avec un effet d'autant plus fort que la forêt est dense (De Frenne et al. 2019; Zellweger et al. 2020) (Photo 4.5). Nous avons montré qu'à taux de couvert constant les résultats restent les mêmes, donc la densification forestière n'a apparemment pas influencé nos résultats.

(iv) Un changement dans le régime des précipitations peut induire des sécheresses qui pourraient causer une thermophilisation des habitats forestiers. Mais les variations décennales de précipitations sont stables avant et après 1987 au niveau national (Lenoir et al. 2008), donc cela n'a pas pu directement influencer l'évolution observée. Mais des différences locales, non visibles à l'échelle nationale car équilibrées sur le territoire, pourraient avoir influencé nos résultats régionalement. Le bilan hydrique est un indicateur pertinent de la contrainte hydrique et a été calculé sur les périodes 1961-1985 et 1986-2010 : il a augmenté dans la partie sud de la France, et a diminué ou au moins n'a pas augmenté dans une large moitié nord de la France (Kuhn 2016). Ainsi la contrainte hydrique a augmenté et diminué dans des zones où l'on a observé une thermophilisation des habitats forestiers, mais elle a aussi diminué et augmenté dans des zones où l'on n'observe pas de changements. Ces évolutions régionales n'ont eu que peu d'influence sur nos résultats.

(v) Les dépôts azotés pouvaient avoir un effet indirect sur la thermophilisation apparente des communautés. C'est pourquoi nous avons bioindiqué un ratio carbone sur azote (C/N) grâce à la base de données EcoPlant (Gégout et al. 2005), pour chacune des placettes utilisées pour calculer les indices de température de chaque habitat. Ensuite, nous avons calculé la moyenne de ces C/N bioindiqués pour chaque habitat d'intérêt communautaire. Nous avons réalisé un test de corrélation de Spearman entre les indices de température et les moyennes de C/N par habitat, qui montre qu'il n'y a pas de corrélation significative entre les deux valeurs (p-val = 0.54, R^2=0.03). Ainsi, une diminution de la moyenne des C/N biodindiqués n'induisant pas une augmentation de l'indice de température, l'évolution des dépôts azotés (Riofrio Dillon 2013) n'est pas la cause de la thermophilisation des habitats forestiers observée.

(vi) Enfin, la présence des grands ongulés peut également avoir un impact important sur les communautés de plantes et donc peut avoir potentiellement un impact sur les types d'habitat. En effet, les interactions entre les ongulés et le sous-bois peuvent être de différentes natures : consommation, piétinement, frottis et écorçage qui peuvent avoir un impact sur la mortalité des arbres, fertilisation du sol par leurs déjections ou encore dissémination des graines (Wardle et al. 2001; Pellerin et al. 2010; Pellerin et al. 2016). Les tableaux de chasse donnent une information sur l'abondance des ongulés, donc sur la potentielle pression exercée sur la végétation. Si l'on regarde l'évolution de ces tableaux de chasse sur les deux espèces d'ongulés herbivores les plus présentes en Europe que sont le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) et le cerf élaphe (*Cervus elaphus* L.) (Verheyden et al. 2006) grâce aux suivis réalisés dans le réseau Ongulés sauvages (OFB, 2021), on peut observer que l'abondance de ces deux espèces a fortement augmenté depuis les années 80. Cependant ces évolutions n'ont pas été différentes entre la plaine et la montagne, elles n'ont donc eu que peu d'influence sur nos résultats.

Par conséquent, le réchauffement climatique est le facteur prépondérant expliquant la thermophilisation globale des habitats forestiers d'intérêt communautaire dans les forêts tempérées et montagnardes du territoire français métropolitain. À notre connaissance, ce changement d'habitat occasionné par le réchauffement climatique n'avait pas encore été mis en évidence à l'échelle internationale. Les résultats de cette étude sont cohérents avec les études précédentes qui montraient une thermophilisation à l'échelle des communautés végétales (Bertrand et al. 2011; Gottfried et al. 2012; De Frenne et al. 2013). Elle vient donc compléter les résultats déjà connus mais à une échelle supérieure, avec un grain plus grossier, que constitue les habitats d'intérêt communautaire, et va donc dans le sens d'une meilleure appréhension des effets du changement climatique par les gestionnaires, même si ces résultats doivent être accompagnés par le développement d'outils à leur intention.

Cependant, il n'était pas évident de prime abord que les résultats visibles à l'échelle des espèces et des communautés soient déjà visibles à l'échelle des habitats. En effet, la variabilité intrinsèque au sein de chaque habitat et le flou qui peut exister autour de leurs limites d'existence font que la thermophilisation des communautés doit être forte avant de pouvoir provoquer un changement d'habitat. Les augmentations de température mesurées entre la période récente et la période historique mises en évidence en plaine et en montagne sont du même ordre, elles dépassent 1°C (Bertrand et al. 2011). Néanmoins les augmentations de températures bioindiquées par les communautés de plantes sur 44 ans sont moindres, +0.54°C en montagne et quasi-nulle en plaine avec +0.02°C, ce qui avait été attribué à un retard de réponse biotique plus accentué en plaine qu'en montagne (Bertrand et al. 2011). Nous avons également mis en évidence un retard quasi complet de réponse biotique thermique en plaine. Néanmoins, en montagne l'augmentation des moyennes des indices de températures des habitats sur 32 ans est de +0.17°C , ce qui est largement inférieur à celle bioindiquée par les communautés de plantes sur un territoire d'étude comparable (Bertrand et al. 2011). Nous avons travaillé sur une période plus courte qui peut expliquer en partie cette différence. Cette différence est aussi liée au changement d'échelle lors du rattachement des relevés floristiques à un type d'habitat d'intérêt communautaire qui tamponne en partie les changements.

En montagne, 11% des relevés historiques évoluent vers des habitats plus chauds. Or sur les 13 habitats forestiers étudiés et présents, 11 d'entre eux représentent moins de 11% des relevés. Nous avons déjà précisé

que nous ne pouvions fournir des conclusions par habitat, cependant théoriquement le phénomène de thermophilisation observée est donc assez fort pour potentiellement provoquer des changements à l'échelle de tout un habitat. De plus, les rares études réalisant des projections sur les changements d'aires de répartition d'habitats d'intérêt communautaire en lien avec les futurs impacts des changements climatiques ont mis en évidence des pertes minimales de surface de 11% (Barredo et al. 2016) et 22% (Bittner et al. 2011). Nous ne pouvons pas faire de lien simple entre le pourcentage de relevés qui évoluent et des pertes de surface, néanmoins nous pouvons conclure que les changements prédits par ces études sont déjà en cours.

4.2.1.3. Implications pour les programmes de conservation de la nature

Une action contribue à l'adaptation au changement climatique dès lors qu'elle permet de limiter ses impacts négatifs. En termes de conservation de la nature, il existe deux possibilités d'adaptation : soit on cherche à ce que la situation ne change pas et on limite au maximum les extinctions et les effondrements (résistance); soit on accompagne les changements, donc les mouvements, et on cherche à faire évoluer la situation pour qu'elle corresponde à la nouvelle réalité (accompagnement). Les objectifs en termes de conservation de la nature sont en général peu clairs par rapport à ces deux stratégies possibles. Le problème est qu'ils peuvent parfois amener à des conflits au niveau local, les propositions d'efforts de conservation à mener pouvant mutuellement s'exclure.

Résister au changement climatique : Il a été montré que le couvert forestier peut tamponner les effets du réchauffement climatique d'autant plus fortement que la forêt est dense (De Frenne et al. 2019; Zellweger et al. 2020). Ainsi, dans un objectif de résistance au changement climatique, pour faciliter la pérennité des habitats caractéristiques de conditions froides, nous proposons l'application d'une sylviculture douce avec des taux de prélèvement faible et un traitement irrégulier dans les sites Natura 2000, afin de conserver un taux de couvert élevé et continu dans l'espace et le temps. Sachant qu'au regard de nos résultats des changements ont déjà eu lieu en montagne, cette approche doit être mise en place sur les zones sommitales pour conserver le plus longtemps possible les communautés caractéristiques de conditions les plus froides avant leur disparition si les conditions qui leur correspondent ne sont plus présentes. En plaine, elle pourra également être priorisée sur les vallons froids et les zones exposées nord.

Accompagner le changement climatique : Pour encourager ou faciliter la thermophilisation des habitats forestiers, nous pouvons par contre proposer une sylviculture plutôt active car les éclaircies et l'exploitation forestière (Photo 4.6) peuvent augmenter l'influence des gradients environnementaux en provoquant des ouvertures (Danneyrolles et al. 2019), voire carrément accélérer la thermophilisation (Stevens et al. 2015; Brice et al. 2019; Dietz et al. 2020) si l'objectif est d'augmenter le synchronisme des communautés avec les conditions climatiques. Il est également important de préserver et améliorer la connectivité au sein des sites Natura 2000 et entre eux, en particulier en plaine où pour l'instant on n'observe aucun changement. En montagne, où les changements sont en cours, il est nécessaire de vérifier que le réseau Natura 2000 couvre de manière effective la diversité des habitats d'intérêt communautaire, mais aussi de vérifier qu'à l'avenir il continue de le faire tout aussi efficacement. Il est également possible de regrouper des sites pour couvrir un gradient altitudinal important pour favoriser la « migration » des habitats. Enfin, les échelles auxquelles sont établis les objectifs de conservation doivent être plus adaptées à ce contexte changeant, en mettant plutôt l'accent sur les dynamiques que sur les aspects de composition : par exemple, mettre en place les objectifs à une échelle régionale plutôt que locale pourrait permettre aux gestionnaires d'accueillir plus facilement de nouvelles espèces et communautés (van Teeffelen et al. 2015).



Photo 4.6 : coupe de sapin (*Abies alba*) dans les Vosges, © F. Lebourgeois

Dans le troisième article issu de ces travaux de thèse, nous avons fait des propositions concernant l'accompagnement au changement climatique avec une priorisation orientée vers l'amélioration de la connectivité du réseau en plaine, et vers la complétude du réseau à l'avenir en montagne. Une autre solution serait de proposer de la résistance en plaine via la protection d'habitats caractéristiques de conditions froides et de l'accompagnement en montagne avec la facilitation de la migration d'habitats caractéristiques de conditions chaudes. Dans ce cas, même si les deux stratégies s'opposent en termes d'objectifs, elles ne seraient pas en conflit sur le terrain. Trois limites doivent toutefois être évoquées : (i) la résistance au changement climatique est une option qui par construction ne peut pas durer indéfiniment, même s'il a par exemple été montré que certaines espèces forestières sont encore en décalage avec les conditions du milieu suite à la recolonisation postglaciaire (Svenning et al. 2008) ; (ii) l'option d'une sylviculture plus active pour faciliter la thermophilisation des habitats, même si elle peut répondre à des demandes sociétales en termes de développement durable (plus de production de bois), peut également rentrer en conflit avec d'autres objectifs de conservation des habitats forestiers, par exemple le maintien de stades matures et de caractéristiques de vieilles forêts ; (iii) enfin, l'option de favoriser les changements aura forcément des conséquences inattendues, comme potentiellement une régression des habitats d'intérêt communautaire au profit d'habitats naturels plus banals.

4.2.1.4. Perspectives de recherche

Deux points cruciaux n'ont pas pu être traités lors de cette étude. Le premier concerne l'étude de la dynamique des habitats forestiers habitat par habitat. En effet, la sensibilité de chaque habitat au réchauffement climatique est susceptible d'être différente. Les politiques publiques et les actions de gestion ont besoin d'être ciblées et adaptées à chaque type d'habitat afin d'être plus efficaces et d'améliorer ainsi l'efficience des moyens déployés. Le deuxième réside dans le fait que nous avons utilisé la même typologie d'habitat associée à la même méthode de classification des habitats pour les relevés historiques et les relevés récents. Or les espèces se déplacent, mais pas toutes à la même vitesse, c'est pourquoi certains auteurs ont déjà discuté de la possibilité que de nouvelles communautés apparaissent (Keith et al. 2009; Ordonez et al. 2016), ce que nous n'avons pas étudié ici. Mais l'apparition probable de ces nouvelles communautés pose problème dans un cadre juridique défini comme celui de la DHFF. Ces deux constats font qu'il est important de poursuivre les recherches afin de disposer d'informations fiables sur le devenir de chaque habitat, qu'ils évoluent vers de nouvelles communautés non préalablement décrites, ou vers des habitats déjà existants mais caractéristiques de conditions plus chaudes. Pour ce faire, on pourrait partir de la composition historique des habitats et faire des simulations de changement de flore en lien avec le comportement des espèces et l'ampleur du réchauffement climatique récent.

4.2.2. Efficacité du réseau Natura 2000

La mise en place du réseau Natura 2000 en France s'est terminée dans les années 2000. Son objectif est de maintenir ou restaurer dans un bon état de conservation les habitats et les espèces qui ont justifié la désignation des sites, les activités anthropiques n'étant pas exclues. Après avoir discuté les avantages et les limites de la méthode utilisée, nous étudions l'efficacité du réseau Natura 2000 sur l'état de conservation des habitats forestiers au travers de l'étude de la dynamique des très gros bois (TGB).

4.2.2.1. Discussions autour de la méthode : l'échantillonnage et le choix des très gros bois

La principale force de cette étude est l'échantillonnage, pour lequel nous nous sommes inspirés des études « expérimentale-témoin avant-après », appelé en anglais « before-after-control-impact ». En effet, grâce aux données de l'inventaire forestier national dont les placettes sont aléatoirement réparties sur le territoire forestier français, nous avons créé quatre échantillons représentant : l'intérieur du réseau Natura 2000 avant sa mise en place, l'extérieur du réseau en allant chercher les placettes à l'extérieur les plus proches, et des échantillons représentant l'intérieur et l'extérieur du réseau dans la période actuelle donc après la création du réseau Natura 2000. Nous avons vérifié que les paramètres climatiques, de sols et dendrométriques étaient équilibrés entre les échantillons à l'intérieur et l'extérieur du réseau. C'est ainsi que l'échantillonnage se rapproche d'une conception « before-after-control-impact » car il est équilibré statistiquement et écologiquement, tout en bénéficiant d'un très grand nombre de placettes. De façon à obtenir des résultats à portée générale, nous avons mis en place cette approche pour 155 sites Natura 2000 (qui couvrent presque un tiers de la surface du réseau désigné au titre de la DHFF) en utilisant plusieurs dizaines de milliers de placettes qui couvrent une grande diversité de stations et de peuplements, sur les régions biogéographiques atlantique, continentale, alpine et méditerranéenne. Il n'existe pas de réseau de placettes permanentes capables de couvrir une telle surface et diversité. De plus, ces placettes étant positionnées aléatoirement chaque année, elles permettent également une représentation des stades dynamiques présents dans les sites,

a contrario d'un réseau de placettes permanentes où la forêt vieillit inévitablement (jusqu'à exploitation ou déclin de la phase mature). Enfin, en couvrant un tel territoire sur des forêts exploitées, la variété des actions sylvicoles et de conservation mises en place sur la forêt française est représentée, alors que la majorité des études sur les très gros bois (TGB) sont réalisées sur de petites surfaces qui couvrent jusqu'à une douzaine d'hectares (voir Vandekerkhove et al. 2018 pour des exemples) avec un retour sur placette, sur des forêts non exploitées.



Photo 4.7 : très gros bois de hêtre (*Fagus sylvatica*) dans la réserve biologique intégrale « Plateau de Combe Noire » (21), © Y. Paillet

Dans cette étude, nous avons choisi la densité de très gros bois (TGB) (Photo 4.7) comme variable d'intérêt car il s'agit d'un indicateur communément utilisé dans le cadre de l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers (Cantarello & Newton 2008; Carnino & Touroult 2010; Commission scientifique et groupe forêts de Réserves naturelles de France 2013; Maciejewski 2016). L'hypothèse de travail est qu'une augmentation des TGB constitue une amélioration de l'état de conservation des habitats forestiers. En effet, les TGB sont des éléments essentiels pour la conservation de la biodiversité (Moning & Müller 2009; Lindenmayer 2017) : ils influencent la distribution spatiale et temporelle et l'abondance de certaines espèces (Punchi-Manage et al. 2015; Stahlheber et al. 2015), jusqu'à représenter quasiment le seul habitat pour certaines (Le Roux et al. 2015). Ils présentent également une plus grande diversité de dendro-microhabitats que les arbres plus petits (Regnery, Paillet, et al. 2013; Paillet et al. 2017; Paillet et al. 2019), ces dendro-microhabitats fournissent des conditions microclimatiques et des substrats spécifiques pour un large nombre d'espèces ou de communautés d'espèces spécialisées (Regnery, Paillet, et al. 2013; Larrieu et al. 2018; Paillet et al. 2018). De plus, les caractéristiques de vieilles forêts (« old-growth forests » en anglais) servent en partie comme référence lors de l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers et les très gros arbres (voir par exemple Bauhus et al. 2009) en sont une des caractéristiques les plus voyantes et marquantes. Ainsi, les TGB sont des éléments structurants essentiels, ou « structures-clés » (au sens de Tews et al. 2004) dans les écosystèmes forestiers, en particulier au regard de leur importance disproportionnée dans les processus écologiques par rapport à leur relative faible densité. C'est pourquoi, même s'il est encore difficile d'établir des valeurs de référence quant au nombre de TGB à atteindre pour une bonne conservation des habitats forestiers, les acteurs de la conservation de la nature s'accordent sur le fait qu'une augmentation de TGB constitue une amélioration de l'état de conservation des habitats forestiers, ce qui en fait un bon critère d'étude de l'efficacité d'un réseau d'espaces protégés comme Natura 2000.

4.2.2.2. Les principaux résultats et leurs limites

4.2.2.2.1. Augmentation plus rapide des TGB à l'intérieur du réseau Natura 2000

Nous avons montré une absence de différences dans la probabilité de présence des placettes avec TGB et dans la quantité de TGB sur les placettes où ils sont présents entre l'intérieur et l'extérieur du réseau Natura 2000

avant sa mise en place. Ainsi, les forêts à l'intérieur du réseau Natura 2000 n'étaient pas dans un meilleur état de conservation initial que les forêts à l'extérieur (au regard de la densité des TGB). Puis, la probabilité de présence des placettes avec TGB a augmenté à l'intérieur et à l'extérieur du réseau depuis sa mise en place, avec une amplitude comparable. Donc le réseau Natura 2000 n'a pas influencé l'évolution de la probabilité de présence des placettes avec TGB, la dynamique de recrutement des placettes avec TGB est similaire partout. Cependant, la quantité de TGB là où ils sont présents a augmenté 2,4 fois plus à l'intérieur qu'à l'extérieur du réseau. Ainsi, le réseau Natura 2000 a probablement eu un impact significatif et positif sur l'évolution des TGB, donc sur l'état de conservation des habitats forestiers en seulement une dizaine d'années après sa mise en place.

Notre étude met donc en évidence un « effet Natura 2000 » sur l'augmentation des TGB dans les forêts tempérées et montagnardes du territoire métropolitain. Ces résultats sont cohérents avec la tendance à l'augmentation des TGB sur tout le territoire français (ONB, 2020a) et dans des pays limitrophes (Brändli et al. 2010; Kroiher & Bolte 2015; Riedel et al. 2017; Vandekerkhove et al. 2018). Cependant, ces analyses n'avaient pas pour objectif d'étudier l'influence des espaces protégés sur ce paramètre. Une étude française a mis en évidence que la densité des TGB dans les réserves forestières françaises étaient deux fois supérieure à la densité trouvée dans des forêts exploitées avoisinantes (Paillet et al. 2015). Mais les évolutions différentes de la quantité de TGB à l'intérieur et à l'extérieur des réserves n'ont pas été étudiées. Ainsi, il est impossible de savoir si ces résultats sont liés à des différences initiales (donc un « effet désignation »), ou au temps depuis la dernière exploitation, ou les deux. Dans cette étude, nous n'avons pas calculé la densité exacte de TGB à l'intérieur du réseau Natura 2000 français pour la comparer avec d'autres réseaux, ou d'autres territoires. Mais nous avons comparé dans un premier temps la densité des TGB à l'intérieur et à l'extérieur du réseau pour pouvoir dans un deuxième temps réaliser, à notre connaissance, l'une des premières études mettant en évidence un effet mesuré et positif du réseau Natura 2000 sur l'état de conservation des habitats forestiers à l'échelle nationale.

4.2.2.2.2. Hypothèses sur les causes des évolutions observées

En l'absence apparente de biais lié à la fertilité, l'évolution différente entre les deux territoires s'explique par la dynamique naturelle de vieillissement des peuplements avec moins de prélèvements par les gestionnaires à l'intérieur du réseau qu'à l'extérieur. L'effet Natura 2000 étant significatif en seulement 13 ans en moyenne, nous pensons qu'il est dû à des actions de gestion dédiées. En 2006 la France a adopté un plan national d'action pour la forêt mentionnant explicitement que les peuplements matures et sénescents devaient être préservés (Rouveyrol 2009). Ce constat a été à l'initiative de deux mesures de gestion désormais communément appliquées dans les forêts françaises : la mise en place d'îlots de vieux bois, dans lesquels on repousse l'âge d'exploitabilité des arbres (îlots de vieillissement) ou on décide de les laisser mourir sur pied (îlots de senescence), et le fait de maintenir dans les peuplements les « arbres à conserver pour la biodiversité » (ou « arbre-biodiversité ») qui concernent les arbres morts, sénescents, vieillissants, très gros, et à cavité. La mise en place de ces mesures de gestion explique l'augmentation des TGB en forêt, elles ont été créées pour inciter à laisser des peuplements et des arbres isolés sénescents là où ils étaient présents en empêchant ou en retardant leur coupe, mais pas forcément pour inciter à en créer de nouveaux. Par ailleurs, la création d'îlots de vieux bois peut être financée à l'intérieur des sites Natura 2000 avec des paiements incitatifs, les contrats forestiers Natura 2000. La mise en place de ces mesures de gestion en site Natura 2000 explique nos résultats,

avec un effet Natura 2000 concentré sur l'augmentation de la quantité de TGB là où ils sont présents, et moins sur le recrutement de nouvelles placettes avec des TGB.

Cependant, le nombre de contrats forestiers Natura 2000 qui a été mis en place en France concernent 14 % des sites sur la période 2007-2013, ce qui est quatre fois moins que pour les mesures agro-environnementales (Rouveyrol & Leroy 2020). Nous avons donc cherché d'autres explications à la présence de plus d'îlots de vieux bois en site Natura 2000 qu'à l'extérieur. Nous savons que l'office national des forêts (ONF) s'est donné comme objectif depuis 2009 d'atteindre 3% des forêts domaniales en îlots de vieux bois. En 2018, 1,8% de la surface des forêts publiques (domaniales et forêts des collectivités) étaient concernées (ONB, 2020b). Or, un biais assez important dans notre étude était que nous n'avons pas pu prendre en compte la propriété dans le modèle, faute de données fiables sur la période avant la création du réseau Natura 2000. Mais pour les données après Natura 2000, plus de la moitié des placettes à l'intérieur du réseau était en forêts publiques (Photo 4.8), alors qu'en dehors le ratio s'inverse. La forêt publique en France représente uniquement 25% de la surface forestière (IGN 2019), donc la forêt publique est largement surreprésentée dans le réseau Natura 2000. Il a déjà été montré dans d'autres contextes que le type de propriété pouvait influencer d'autres attributs de vieilles forêts comme la densité ou la diversité des arbres porteurs de micro-habitats (Johann & Schaich 2016). L'ONF a pu privilégier l'installation d'îlots de vieux bois en site Natura 2000. C'est pourquoi il est possible que les efforts de gestion mis en place dans les forêts publiques aient participé à l'effet Natura 2000 observé, en plus des incitations financières liées aux contrats Natura 2000. D'autres analyses seront nécessaires pour confirmer l'impact du type de propriété sur l'évolution des TGB en France.

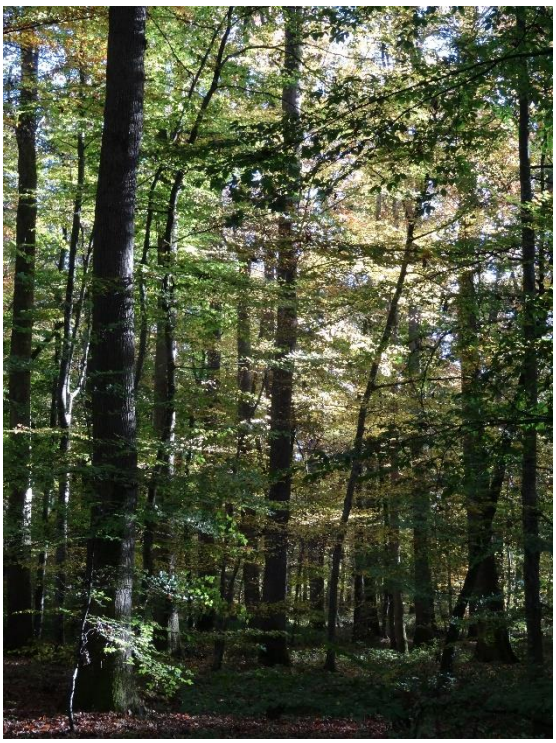


Photo 4.8 : forêt domaniale dans le site Natura 2000 « Forêt de Tronçais », © P. Rouveyrol

4.2.2.3. Implications pour les programmes de conservation de la nature

Il existe différentes approches complémentaires pour la conservation ou la restauration de caractéristiques de vieilles forêts, qui participent au bon état de conservation des habitats forestiers, qu'on peut classer en trois catégories :

(i) la mise en réserve : laisser la forêt en libre évolution en arrêtant les travaux et l'exploitation ;

(ii) la rétention dans la gestion forestière : une approche de la gestion forestière qui se base sur la préservation ou la sauvegarde de structures ou d'organismes, comme par exemple les très gros arbres ou le bois mort, au moment de l'exploitation, pour maintenir une continuité et une diversité de composition et de structure dans l'espace et le temps (Gustafsson et al. 2012). La mise en place d'îlots de vieux bois et les arbres-biodiversité sont typiquement des mesures de rétention ;

(iii) et la restauration voire la création de caractéristiques de vieilles forêts (Bauhus et al. 2009).

En effet, l'exploitation forestière raccourcit le cycle sylvigénétique, c'est pourquoi cesser toute exploitation est une option pour restaurer – de manière passive – une dynamique forestière naturelle en vue de retrouver des caractéristiques de vieilles forêts. Il existe seulement quelques études documentant le rétablissement de caractéristiques de vieilles forêts après l'arrêt de l'exploitation (par exemple Paillet et al. 2015; Vandekerkhove et al. 2018; Demeter et al. 2020). Seulement en France, des périmètres de protection stricte et forte de la biodiversité tels que les réserves biologiques ou les cœurs de parc nationaux représentent moins de 1,5% de la surface métropolitaine française (INPN 2020), et les forêts en libre évolution représente 3% de la surface forestière (Thompson et al., *in prep*), donc 1% du territoire environ. Il est important de pouvoir connecter ces territoires, en effet il est désormais reconnu que pour maintenir une biodiversité associée à la complexité structurelle et fonctionnelle des stades matures, on ne peut compter uniquement sur les réserves naturelles et biologiques contenant des vieilles forêts (Bauhus et al. 2009). Il faut donc compléter le réseau de forêts en libre évolution avec des forêts exploitées où une partie des caractéristiques des vieilles forêts sont favorisées (Bauhus et al. 2009), en pratiquant notamment la rétention dans la gestion forestière. Plusieurs études ont en effet pu montrer que la plupart des espèces typiques de vieilles forêts sont inféodées à des structures spécifiques de ces vieilles forêts, et pas uniquement aux vieilles forêts en tant que telles (Siitonen & Martikainen 1994; Gibbons & Lindenmayer 1996; Lonsdale et al. 2008). Nous avons montré que l'amélioration d'une caractéristique de vieilles forêts est bien possible en forêt exploitée, en montrant l'efficacité sur la densité des TGB des préconisations de la rétention dans la gestion forestière au travers de choix sylvicoles et d'aménagement, en cohérence avec ce qui avait déjà été préconisé auparavant (Keeton 2006; Bauhus et al. 2009) ou plus récemment (Plas et al. 2018).

Ces constats sont très encourageants pour la conservation de la nature. Mais il existe encore une marge de progression. En effet, comme déjà évoqué, on observe un nombre assez faible de contrats forestiers en site Natura 2000 au regard du nombre de mesures agro-environnementales qui représentent 87% des moyens financiers engagés sur le programme Natura 2000 sur la période 2007-2020 (Rouveyrol & Leroy 2020). Cette faible attractivité des contrats forestiers peut en partie s'expliquer par la mauvaise calibration des paiements à l'heure actuelle, une solution étant de mieux ajuster les paiements aux pertes de revenus sylvicoles (Hily et al. 2015). Néanmoins, une partie des préconisations de rétention dans la gestion est potentiellement peu impactante financièrement, en particulier des mesures qui concernent les arbres individuellement telles que la conservation des arbres-biodiversité, moins engageantes pour le propriétaire que la mise en place d'îlots de vieux bois. Le temps long associé aux contrats (30 ans pour les îlots) peut limiter leur attractivité, mais il peut aussi s'agir d'un défaut de formation des animateurs, et de communication auprès des propriétaires. En effet, ces mesures sont simples et applicables dans les futaies régulières et irrégulières, mais aussi pour des niveaux d'exploitation variables (Bauhus et al. 2009). Dans certains cas, ce système permet même de maintenir une richesse spécifique similaire à celle d'une forêt primaire (Mori & Kitagawa 2014), mais également l'approche de rétention permet une conservation plus efficace de la biodiversité par rapport à des techniques de jardinage (Mori & Kitagawa 2014). Cela peut être liée au fait que l'un des principes de la rétention dans la gestion forestière est de de changer de paradigme pour se concentrer sur les arbres et les éléments à garder après l'exploitation, plutôt que de se concentrer sur les arbres et éléments à exploiter lors du martelage (Gustafsson et al. 2012; Mori & Kitagawa 2014). En pratique, la question des seuils et de la quantité d'éléments à conserver dans le cadre de la rétention dans la gestion forestière, qui est fondamentale pour les animateurs

de sites comme pour les propriétaires, n'est pas encore tranchée et doit être adaptés aux conditions locales (Gustafsson et al. 2012). À dire d'experts, certains auteurs suggèrent un ordre de grandeur entre 5 et 10 % en volume, ou en surface, d'arbres et d'éléments à conserver (Gustafsson et al. 2012). Dans les faits pour l'instant ces niveaux varient entre 1 et 3% du volume exploité en Finlande, à 30% dans certains états de la Tasmanie et jusqu'à 40% dans certains territoires de l'ouest de l'Amérique du Nord (Gustafsson et al. 2012). Un consortium de recherche travaille actuellement sur l'efficacité de la rétention dans la gestion forestière dans le contexte des forêts de production d'Europe centrale et sera amené à proposer des valeurs de référence et des préconisations de gestion, dans le cadre du projet ConFoBi (2016-2024) (Storch et al. 2020).

4.3. Synthèse des principaux apports pour les programmes de protection de la nature

4.3.1. À l'échelle locale

L'inventaire des habitats naturels, qui prend majoritairement la forme d'une cartographie des habitats, est un préalable indispensable à la désignation d'un espace protégé, mais également à la mise en place d'actions de gestion et de suivi. Nous avons confirmé la pertinence d'une pratique déjà courante en cartographie des habitats, mais nous y ajoutons également des ordres de grandeur : l'observation d'un nombre restreint d'espèces floristiques (maximum 21 espèces), et donc un temps limité passé par placette (maximum 25 minutes) sont suffisants pour la reconnaissance des unités de végétation, *a fortiori* des habitats d'intérêt communautaire. De plus, nous montrons que la réalisation d'une cartographie des habitats forestiers est possible en hiver. Ces éléments peuvent servir de base scientifique pour la réalisation de cahiers de charges pour la cartographie des sites. En proposant également différents ordres de grandeur sur le nombre d'espèces et le temps passé selon le niveau choisi d'incertitude sur la reconnaissance des habitats, nous apportons des éléments pour éclairer le choix du rapport coût/efficacité par les gestionnaires lors du montage des projets, dans un contexte où les moyens alloués à la conservation de la biodiversité sont souvent limités.

Une majorité de professionnels de la conservation de la nature ne prend pas en compte le changement climatique dans la gestion de leurs espaces protégés, notamment par manque de connaissance de ses impacts sur la biodiversité et des mesures d'adaptation à mettre en place (de Sadeleer & Coudurier 2019). Depuis une dizaine d'années, une thermophilisation à l'échelle des communautés végétales avait été mise en évidence (Bertrand et al. 2011), mais ce sont bien les habitats naturels et non des communautés qui sont reconnus et inventoriés par les gestionnaires au sein des sites et pour lesquels des moyens sont déployés. Nous confirmons donc à l'échelle des habitats forestiers d'intérêt communautaire une absence de changement lié au réchauffement climatique en plaine et une thermophilisation déjà marquée en montagne. Ainsi, même sans avoir évalué réellement les impacts du réchauffement climatique dans son site, un gestionnaire peut avoir une idée de la tendance actuelle d'évolution des habitats en plaine et en montagne, et ainsi d'ores et déjà agir et orienter ses pratiques de gestion pour s'adapter au changement climatique : une sylviculture douce dans un objectif de résistance au changement climatique, ou une sylviculture plus intensive pour accompagner le réchauffement climatique en favorisant la thermophilisation des habitats.

Enfin, nous avons montré que l'amélioration de l'état de conservation des habitats forestiers et d'une caractéristique de vieilles forêts comme les TGB, est possible dans des forêts exploitées en un peu plus de dix ans. Les mesures responsables de cette amélioration (mise en place d'îlot de vieux bois et conservation des arbres-biodiversité) peuvent être financées dans les sites Natura 2000 via la mise en place de contrats, qui

offrent des subventions ou des moyens matériels au propriétaire en échange de ces efforts. Or, peu de contrats ont pour l'instant été mis en place. Il est important de faire connaitre ces bons résultats de Natura 2000 et l'efficacité de ces mesures de gestion, qui pourront inciter d'autres propriétaires et encourager les animateurs de site Natura 2000 à pratiquer la rétention dans la gestion forestière.

4.3.2. À l'échelle nationale

4.3.2.1. L'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers d'intérêt communautaire

Tous les six ans, afin de suivre l'atteinte des objectifs de la DHFF, chaque État membre doit évaluer l'état de conservation des habitats et espèces d'intérêt communautaire présents sur son territoire et envoyer un rapport à la Commission européenne (Art.17, EC Council 2006). Pour le prochain rapportage en 2024, la thermophilisation des habitats forestiers en montagne implique que les données dont l'altitude dépasse 500m devront être très récentes, car sinon elles pourraient ne plus correspondre à la situation actuelle en montagne. Nous pourrons également affiner notre évaluation des tendances passées et des perspectives futures des habitats forestiers grâce à ces résultats. Nous pourrons également transmettre à la Commission Européenne des informations précises sur l'efficacité du réseau Natura 2000 français : l'état de conservation des habitats forestiers tempérés et montagnards s'est amélioré du point de vue des TGB au sein du réseau Natura 2000 grâce à des actions de conservation dédiées.

4.3.2.2. La surveillance des habitats forestiers d'intérêt communautaire

En Europe, les États membres doivent mettre en place une surveillance de l'état de conservation des habitats et des espèces présents sur l'intégralité de leur territoire (Art.11, EC Council 2006). Du côté français, le Plan biodiversité a initié un programme qui doit consolider et structurer un réseau de suivi pérenne de la biodiversité terrestre. Dans ce contexte et au regard des travaux issus de cette thèse, nous discutons dans les deux prochains paragraphes de l'utilisation des données de l'inventaire national pour la surveillance des habitats forestiers, puis de la pertinence des outils de reconnaissance des habitats à l'échelle nationale selon les besoins.

4.3.2.2.1. Les données de l'inventaire forestier national pour la surveillance des habitats forestiers

Le programme de suivi temporel des habitats forestiers a été lancé en 2011 par l'inventaire forestier national (IGN). Initialement réalisé sur une zone pilote, le dispositif est opérationnel sur tout le territoire métropolitain depuis 2016. Il prévoit que l'équipe chargée du lever de terrain procède à un diagnostic synthétique du type d'habitat directement sur chaque point d'inventaire à l'aide de clés de détermination basées sur des critères écologiques et floristiques, élaborées par un expert phytosociologue et fournies aux agents par grande région écologique (Benest & Derrière 2018). Par rapport aux pratiques phytosociologiques habituelles, l'utilisation de clés de détermination sur le terrain par les agents de l'IGN présente pour avantage de cadrer l'exercice de détermination, et diminue le biais observateur entre opérateurs. Le premier article a mis en évidence un niveau de compétence des agents de l'IGN similaire à celui des autres structures expertes sollicitées pour l'exercice. Le haut niveau d'expertise atteint par l'IGN contribue à valider les milliers de déterminations d'habitats réalisées chaque année par l'organisme sur l'ensemble du territoire français. Il a pu être reproché

à l'IGN de réaliser des déterminations d'habitats forestiers toute l'année, donc même en hiver. Le deuxième article a mis en évidence que dans le cas des milieux forestiers, une détermination des unités de végétation reste possible en hiver. Nous pouvons conclure que les déterminations d'habitat réalisé par l'IGN sont globalement pertinentes toute l'année.

Depuis sa création l'IGN extrapole des surfaces à partir des placettes de terrain en leur attribuant un poids statistique pour corriger les différences de densités d'échantillonnage à travers le territoire. Ainsi, selon le nombre de placettes qui tombent en forêt de feuillus ou de résineux (et le poids statistique des placettes), la surface de la forêt française en feuillus et en résineux est calculée. Ce travail peut être réalisé par habitat et fournir ainsi tous les ans pour chacun une estimation de sa surface moyenne et de l'erreur associée à cette moyenne, ce qui n'existe pas de manière systématique à notre connaissance dans d'autres pays européens, et qui constitue une véritable avancée par rapport aux évaluations de l'évolution des surfaces réalisées à dire d'expert jusqu'à lors. Cependant l'échantillonnage statistique adopté par l'IGN fait que l'erreur associée au calcul de la surface des habitats rares sera de fait très importante, ce qui rend difficile leur suivi dans le temps. De plus, la conformation spatiale de chaque habitat peut être différente : par exemple surfacique pour des hêtraies en plaine (ex : UE 9130 « Hêtraie de l'*Asperulo-Fagetum* ») ou linéaire pour des forêts alluviales (ex : UE 91F0 « Forêts mixtes à *Quercus robur*, *Ulmus laevis*, *Ulmus minor*, *Fraxinus excelsior* ou *Fraxinus angustifolia*, riveraines des grands fleuves -*Ulmenion minoris »)*. Ainsi, on peut envisager qu'un point qui tombe en forêt alluviale pourrait ne pas représenter la même surface qu'un point qui tombe en hêtraie en plaine. Une réflexion sur la prise en compte de cet aspect dans les calculs de surface couverte par habitat devrait être menée.

4.3.2.2.2. Complémentarité des méthodes de reconnaissance des unités de végétation

Nous avons comparé le nombre d'associations différentes déterminées par les experts et le programme automatique de classement Phi pour classer les 273 relevés étudiés : entre 47 et 61 pour les experts, dont 56 pour l'IGN, et 32 pour le programme Phi. Ainsi, les experts identifient plus d'associations différentes que le programme Phi. Sur l'ensemble, 71 associations ont été trouvées au moins une fois par un expert et jamais par le programme Phi, dont 50 d'entre elles peuvent être rattachées à un habitat d'intérêt communautaire. Ainsi, nous pensons que les experts sont plus à même de déceler des unités de végétation rares ou menacées que la version actuelle du programme automatique.

Un programme automatique de classement est limité par la qualité des informations qui ont permis sa création, donc il est moins performant pour les associations pour lesquelles nous manquons encore de données. Néanmoins, il permet de standardiser le rattachement à une unité de végétation : (i) lors de la fusion de différentes bases de données phytosociologiques par exemple, voire (ii) la création d'une donnée habitat initialement inexistante, sur des bases de données de relevés floristiques non rattachés à un habitat. C'est notamment le cas pour les dizaines de milliers de relevés floristiques de l'IGN réalisés avant 2016. Ainsi, un programme permet une standardisation complète dans le temps et dans l'espace de la donnée habitat. C'est pourquoi nous pensons que les deux méthodes, automatiques et manuelles, sont pertinentes, mais leurs avantages et leurs inconvénients nous amènent à proposer de les utiliser dans des contextes différents. En plus des conseils sur l'utilisation des outils automatiques de classement complémentaires aux méthodes manuelles déclinés dans le paragraphe 4.1.3.3., nous proposons que dans le cadre d'une surveillance courante

des habitats forestiers qui nous intéresse ici, les déterminations réalisées sur le terrain sont à privilégier, notamment car elles permettent de mieux déceler les habitats rares. Dans ce cadre, une comparaison entre les résultats des différentes méthodes pourra quand même être menée, les incohérences entre les deux méthodes pouvant être des marqueurs de lacunes de connaissances. Par contre, dans un cadre de recherche, où les besoins de standardisation de la donnée sont plus élevés, ou que des déterminations *a posteriori* sont nécessaires, un programme automatique de classement peut être utilisé.

4.3.2.3. La connectivité des espaces protégés

Les actions de gestion dans le réseau Natura 2000 français ont permis l'amélioration de l'état de conservation des forêts tempérées et montagnardes en son sein via l'augmentation plus rapide de la densité de TGB à l'intérieur du réseau. On peut dégager deux idées fortes de ce résultat :

(i) l'efficacité d'une politique publique de protection de la nature qui propose l'application d'une gestion multifonctionnelle des espaces, ce qui incite à poursuivre ce modèle au cours des prochaines décennies. Cette approche est donc complémentaire de la mise en réserve, et peut être appliquée sur des territoires beaucoup plus vastes.

(ii) un bon état de conservation des écosystèmes est nécessaire au bon fonctionnement des continuités écologiques – comme affiché dans l'annexe du document-cadre intitulé « *Orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques* » (Anonyme 2014) –. La fonctionnalité des continuités écologiques est elle-même une des clés pour l'adaptation au changement climatique dans le cadre des solutions d'accompagnement. Les bons résultats du réseau Natura 2000 sont donc un facteur favorable pour la biodiversité dans un contexte climatique changeant.

Cependant, afin que le réseau Natura 2000 (Photo 4.9) tienne pleinement ses rôles de relais vis-à-vis des forêts en libre évolution et d'accompagnement au changement climatique, il est indispensable de prévoir de vérifier et d'améliorer sa connectivité effective avec les autres réseaux d'espaces protégés.

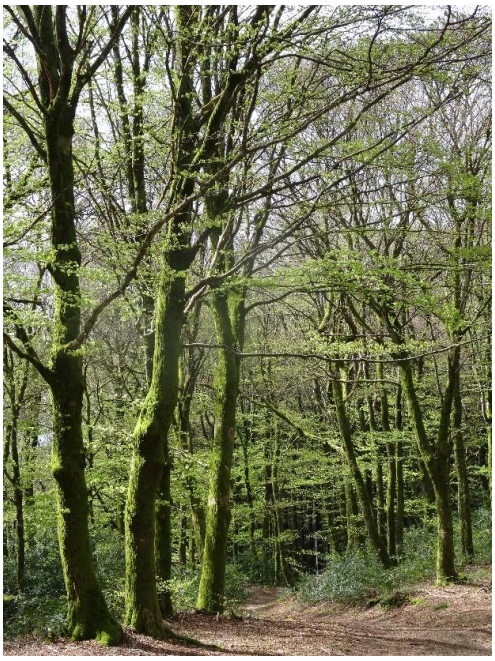


Photo 4.9 : site Natura 2000 « Massif forestier du Mont Beuvray » (71), © P. Rouveyrol

BIBLIOGRAPHIE

Abellan, P., & Sanchez-Fernandez, D. 2015. A gap analysis comparing the effectiveness of Natura 2000 and national protected area networks in representing European amphibians and reptiles. Biodiversity and Conservation 24: 1377–1390.

Alexander, J.M., Chalmandrier, L., Lenoir, J., Burgess, T.I., Essl, F., Haider, S., Kueffer, C., McDougall, K., Milbau, A., Nunez, M.A., Pauchard, A., Rabitsch, W., Rew, L.J., Sanders, N.J., & Pellissier, L. 2018. Lags in the response of mountain plant communities to climate change. Global Change Biology 24: 563–579.

Allag Dhuisme, F., Barthod, C., Domallain, D., Jourdier, G., Reichert, P., & Velluet, R. 2016. Analyse du dispositif Natura 2000 en France. Ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie, Paris, France.

Anonyme. Article R414-11- Code de l'environnement.

Anonyme. 2014. Décret n° 2014-45 du 20 janvier 2014 portant adoption des orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques.

Araujo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogues-Bravo, D., & Thuiller, W. 2011. Climate change threatens European conservation areas. Ecology Letters 14: 484–492.

Araújo, M.B., Lobo, J.M., & Moreno, J.C. 2007. The Effectiveness of Iberian Protected Areas in Conserving Terrestrial Biodiversity. Conservation Biology 21: 1423–1432.

Archaux, F., Gosselin, F., Bergès, L., & Chevalier, R. 2006. Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. Journal of Vegetation Science 17: 299–306.

Azovsky, A.I. 2018. Robustness of relative diversity metrics to inventory incompleteness: Could we estimate the near imponderable? Global Ecology and Biogeography 27: 1200–1212.

Baer, J.G. 1968. Aperçu historique de la protection de la nature. Biological Conservation 1: 7–11.

Bajjouk, T., Guillaumont, B., Michez, N., Thouin, B., Croguennec, C., Populus, J., Louvel-Glaser, J., Gaudillat, Vincent, Chevalier, C., Tourolle, J., & Hamon, D. 2015a. Classifcation EUNIS, Système d'information européen sur la nature : Traduction française des habitats benthiques des régions atlantique et méditerranée. Vol. 1. Habitats Littoraux.

Bajjouk, T., Guillaumont, B., Michez, N., Thouin, B., Croguennec, C., Populus, J., Louvel-Glaser, J., Gaudillat, Vincent, Chevalier, C., Tourolle, J., & Hamon, D. 2015b. Classifcation EUNIS, Système d'information européen sur la nature: Traduction française des habitats benthiques des régions atlantique et méditerranée. Vol. 2. Habitats subtidaux & complexes d'habitats.

Barbault, R. 2008. Écologie générale. Paris, France.

Bardat, J., Bensettiti, F., & Hindermeyer, X. 1997. Approche méthodologique de l'évaluation d'espaces naturels- Exemple de l'application de la Directive Habitats en France-. Ecologie 28: 45–59.

Bardat, J., Bioret, F., Botineau, M., Boullet, V., Delpech, R., Géhu, J.-M., Haury, J., Lacoste, A., Rameau, J.-C., Royer, J.-M., Roux, G., & Touffet, J. 2004. Prodrome des végétations de France. Paris.

Barredo, J.I., Caudullo, G., & Dosio, A. 2016. Mediterranean habitat loss under future climate conditions: Assessing impacts on the Natura 2000 protected area network. Applied Geography 75: 83–92.

Bauhus, J., Puettmann, K., & Messier, C. 2009. Silviculture for old-growth attributes. Forest Ecology and Management 258: 525–537.

Beck, J., Holloway, J.D., & Schwanghart, W. 2013. Undersampling and the measurement of beta diversity. Methods in Ecology and Evolution 4: 370–382.

Benest, F., & Derrière, N. 2018. Les habitats forestiers- Le dispositif national de suivi et de surveillance. L'IF 43: 1–12.

Bensettiti, F. (coord.). 2001. Cahiers d'habitats Natura 2000, connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. 7 tomes. Paris, France.

Bergandi, D. 1999. Les métamorphoses de l'organicisme en écologie : De la communauté végétale aux écosystèmes/The metamorphoses of organicism in ecology: From plant community to ecosystems. Revue d'histoire des sciences 52: 5–32.

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., & Gégout, J.-C. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature 479: 517–520.

Bertrand, R., Riofrio-Dillon, G., Lenoir, J., Drapier, J., de Ruffray, P., Gegout, J.-C., & Loreau, M. 2016. Ecological constraints increase the climatic debt in forests. Nature Communications 7: 12643.

Biondi, E. 2011. Phytosociology today: Methodological and conceptual evolution. Plant Biosystems- An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology 145: 19–29.

Bioret, F., Bensettiti, F., & Royer, J.-M. 2014. Presentation of the Prodrome of French vegetation, from the first version (PVF1) to the second, declension at plant community level (PVF2). Acta Botanica Gallica 161: 395–402.

Bittner, T., Jaeschke, A., Reineking, B., & Beierkuhnlein, C. 2011. Comparing modelling approaches at two levels of biological organisation – Climate change impacts on selected Natura 2000 habitats. Journal of Vegetation Science 22: 699–710.

Blandin, P., & Luce, J. 1994. La surveillance des systèmes écologiques et de la biodiversité, problèmes conceptuels et méthodologiques. Bulletin de la Société entomologique de France 99: 39–54.

Boullet, V., 2003. Réflexions sur la notion d'habitat d'espèce végétale. Fédération des conservatoires botaniques nationaux. Ministère de l'écologie et du développement durable.

Brändli, U.-B., Abegg, M., Duc, P., & Ginzler, C. 2010. Biologische Vielfalt. In Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der dritten Erhebung 2004-2006, pp. 187–228.

Braun, J., & Furrer, E. 1913. Remarques sur l'étude des groupements de plantes. Bulletin de la Société languedocienne de Géographie. 36: 20–41.

Braun-Blanquet, J., Fuller, G.D., & Conard, H.S. 1932. Plant sociology: the study of plant communities. New York and London, McGraw-Hill book company, inc.

Braunisch, V., & Suchant, R. 2010. Predicting species distributions based on incomplete survey data: the trade-off between precision and scale. Ecography 33: 826–840.

Brice, M.-H., Cazelles, K., Legendre, P., & Fortin, M.-J. 2019. Disturbances amplify tree community responses to climate change in the temperate–boreal ecotone. Global Ecology and Biogeography 28: 1668–1681.

Brisse, H., de Ruffray, P., Grandjouan, G., & Hoff, M. 1995. European vegetation survey. La banque de données phytosociologiques " SOPHY ". Annali di botanica 53: 191–223.

Bruelheide, H. 2000. A new measure of fidelity and its application to defining species groups. Journal of Vegetation Science 167–178.

Bruelheide, H. 2016. Cocktail clustering - a new hierarchical agglomerative algorithm for extracting species groups in vegetation databases. Journal of Vegetation Science 27: 1297–1307.

Bruelheide, H., Jansen, F., Jandt, U., Bernhardt-Römermann, M., Bonn, A., Bowler, D., Dengler, J., Eichenberg, D., Grescho, V., Harter, D., Jugelt, M., Kellner, S., Ludwig, M., Wesche, K., & Lütt, S. 2020. Using incomplete floristic monitoring data from habitat mapping programmes to detect species trends. Diversity and Distributions n/a:

Cantarello, E., & Newton, A.C. 2008. Identifying cost-effective indicators to assess the conservation status of forested habitats in Natura 2000 sites. Forest Ecology and Management 256: 815–826.

Carnino, N., & Touroult, J. 2010. Évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers à l'échelle d'un site Natura 2000 du concept vers un outil pour le gestionnaire. Revue forestière française LXII:2-2010

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., & Dirzo, R. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 114: E6089–E6096.

Černá, L., & Chytrý, M. 2005. Supervised classification of plant communities with artificial neural networks. Journal of Vegetation Science 16: 407–414.

Cherrill, A. 2016. Inter-observer variation in habitat survey data: investigating the consequences for professional practice. Journal of Environmental Planning and Management 59: 1813–1832.

Cherrill, A., & McClean, C. 1995. An Investigation of Uncertainty in-Field Habitat Mapping and the Implications for Detecting Land-Cover Change. Landscape Ecology 10: 5–21.

Cherrill, A., & McClean, C. 1999. Between-observer variation in the application of a standard method of habitat mapping by environmental consultants in the UK. Journal of Applied Ecology 36: 989–1008.

Chytrý, M., Hennekens, S.M., Jiménez-Alfaro, B., Knollová, I., Dengler, J., Jansen, F., Landucci, F., Schaminée, J.H.J., Aćić, S., Agrillo, E., Ambarlı, D., Angelini, P., Apostolova, I., Attorre, F., Berg, C., Bergmeier, E., Biurrun, I., Botta-Dukát, Z., Brisse, H., Campos, J.A., Carlón, L., Čarni, A., Casella, L., Csiky, J., Ćušterevska, R., Stevanović, Z.D., Danihelka, J., Bie, E.D., Ruffray, P. de, Sanctis, M.D., Dickoré, W.B., Dimopoulos, P., Dubyna, D., Dziuba, T., Ejrnæs, R., Ermakov, N., Ewald, J., Fanelli, G., Fernández-González, F., FitzPatrick, Ú., Font, X., García-Mijangos, I., Gavilán, R.G., Golub, V., Guarino, R., Haveman, R., Indreica, A., Gürsoy, D.I., Jandt, U., Janssen, J.A.M., Jiroušek, M., Kącki, Z., Kavgacı, A., Kleikamp, M., Kolomiychuk, V., Ćuk, M.K., Krstonošić, D., Kuzemko, A., Lenoir, J., Lysenko, T., Marcenò, C., Martynenko, V., Michalcová, D., Moeslund, J.E., Onyshchenko, V., Pedashenko, H., Pérez-Haase, A., Peterka, T., Prokhorov, V., Rašomavičius, V., Rodríguez-Rojo, M.P., Rodwell, J.S., Rogova, T., Ruprecht, E., Rūsiņa, S., Seidler, G., Šibík, J., Šilc, U., Škvorc, Ž., Sopotlieva, D., Stančić, Z., Svenning, J.-C., Swacha, G., Tsiripidis, I., Turtureanu, P.D., Uğurlu, E., Uogintas, D., Valachovič, M., Vashenyak, Y., Vassilev, K., Venanzoni, R., Virtanen, R., Weekes, L., Willner, W.,

Wohlgemuth, T., & Yamalov, S. 2016. European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots. Applied Vegetation Science 19: 173–180.

Chytrý, M., & Otýpková, Z. 2003. Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. Journal of Vegetation Science 14: 563–570.

Chytrý, M., & Tichý, L. 2018. National vegetation classification of the Czech Republic: a summary of the approach. Phytocoenologia 48: 121–131.

Chytrý, M., Tichý, L., Hennekens, S.M., Knollová, I., Janssen, J.A.M., Rodwell, J.S., Peterka, T., Marcenò, C., Landucci, F., Danihelka, J., Hájek, M., Dengler, J., Novák, P., Zukal, D., Jiménez-Alfaro, B., Mucina, L., Abdulhak, S., Aćić, S., Agrillo, E., Attorre, F., Bergmeier, E., Biurrun, I., Boch, S., Bölöni, J., Bonari, G., Braslavskaya, T., Bruelheide, H., Campos, J.A., Čarni, A., Casella, L., Ćuk, M., Ćušterevska, R., Bie, E.D., Delbosc, P., Demina, O., Didukh, Y., Dítě, D., Dziuba, T., Ewald, J., Gavilán, R.G., Gégout, J.-C., Galdo, G.P.G. del, Golub, V., Goncharova, N., Goral, F., Graf, U., Indreica, A., Isermann, M., Jandt, U., Jansen, F., Jansen, J., Jašková, A., Jiroušek, M., Kącki, Z., Kalníková, V., Kavgacı, A., Khanina, L., Korolyuk, A.Y., Kozhevnikova, M., Kuzemko, A., Küzmič, F., Kuznetsov, O.L., Laiviņš, M., Lavrinenko, I., Lavrinenko, O., Lebedeva, M., Lososová, Z., Lysenko, T., Maciejewski, L., Mardari, C., Marinšek, A., Napreenko, M.G., Onyshchenko, V., Pérez-Haase, A., Pielech, R., Prokhorov, V., Rašomavičius, V., Rojo, M.P.R., Rūsiņa, S., Schrautzer, J., Šibík, J., Šilc, U., Škvorc, Ž., Smagin, V.A., Stančić, Z., Stanisci, A., Tikhonova, E., Tonteri, T., Uogintas, D., Valachovič, M., Vassilev, K., Vynokurov, D., Willner, W., Yamalov, S., Evans, D., Lund, M.P., Spyropoulou, R., Tryfon, E., & Schaminée, J.H.J. 2020. EUNIS Habitat Classification: Expert system, characteristic species combinations and distribution maps of European habitats. Applied Vegetation Science (*in press*)

Chytrý, M., Tichý, L., Hennekens, S.M., & Schaminée, J.H.J. 2014. Assessing vegetation change using vegetation-plot databases: a risky business. Applied Vegetation Science 17: 32–41.

Chytrý, M., Tichý, L., Holt, J., & Botta-Dukát, Z. 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. Journal of Vegetation Science 13: 79–90.

Commission scientifique et groupe forêts de Réserves naturelles de France. 2013. Évaluation de l'état de conservation (habitats forestiers et écocomplexes alluviaux). RNF.

Couvreur, J.-M., Fiévet, V., Smits, Q., & Dufrêne, M. 2015. Evaluation of the "observer effect" in botanical surveys of grasslands. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 19: 132–142.

Dajoz, R. 2003. Précis d'écologie. Paris, France.

Danneyrolles, V., Dupuis, S., Fortin, G., Leroyer, M., de Romer, A., Terrail, R., Vellend, M., Boucher, Y., Laflamme, J., Bergeron, Y., & Arseneault, D. 2019. Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. Nature Communications 10: 1265.

Davies, C.E., Moss, D., & Hill, M.O. 2004. EUNIS habitat classifcation revised 2004.

De Cáceres, M., Chytrý, M., Agrillo, E., Attorre, F., Botta-Dukát, Z., Capelo, J., Czúcz, B., Dengler, J., Ewald, J., Faber-Langendoen, D., Feoli, E., Franklin, S.B., Gavilán, R., Gillet, F., Jansen, F., Jiménez-Alfaro, B., Krestov, P., Landucci, F., Lengyel, A., Loidi, J., Mucina, L., Peet, R.K., Roberts, D.W., Roleček, J., Schaminée, J.H.J., Schmidtlein, S., Theurillat, J.-P., Tichý, L., Walker, D.A., Wildi, O., Willner, W., & Wiser, S.K. 2015. A comparative framework for broad-scale plot-based vegetation classification. Applied Vegetation Science 18: 543–560.

De Cáceres, M., Font, X., Vicente, P., & Oliva, F. 2009. Numerical reproduction of traditional classifications and automatic vegetation identification. Journal of Vegetation Science 20: 620–628.

De Cáceres, M., Franklin, S.B., Hunter, J.T., Landucci, F., Dengler, J., & Roberts, D.W. 2018. Global overview of plot-based vegetation classification approaches. Phytocoenologia 48: 101–112.

De Cáceres, M., & Wiser, S.K. 2012. Towards consistency in vegetation classification. Journal of Vegetation Science 23: 387–393.

De Frenne, P., Rodriguez-Sanchez, F., Bernhardt-Roemermann, M., Brown, C.D., Eriksson, O., Hermy, M., Mitchell, F.J.G., Petrik, P., Van Calster, H., Vellend, M., & Verheyen, K. 2014. Reply to Harwood et al.: Thermophilization estimation is robust to the scale of species distribution data. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 111: E1166–E1166.

De Frenne, P., Rodriguez-Sanchez, F., Coomes, D.A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Roemermann, M., Brown, C.D., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G.M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F.S., Hedl, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M.A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petrik, P., Schultz, J., Sonnier, G., Van Calster, H., Waller, D.M., Walther, G.-R., White, P.S., Woods, K.D., Wulf, M., Graae, B.J., & Verheyen, K. 2013. Microclimate

moderates plant responses to macroclimate warming. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 110: 18561–18565.

De Frenne, P., Zellweger, F., Rodriguez-Sanchez, F., Scheffers, B.R., Hylander, K., Luoto, M., Vellend, M., Verheyen, K., & Lenoir, J. 2019. Global buffering of temperatures under forest canopies. Nature Ecology & Evolution 3: 744–749.

Deléage, J.-P. 1991. Une histoire de l'écologie. La Découverte.

Demeter, L., Bede-Fazekas, A., Molnar, Z., Csicsek, G., Ortmann-Ajkai, A., Varga, A., Molnar, A., & Horvath, F. 2020. The legacy of management approaches and abandonment on old-growth attributes in hardwood floodplain forests in the Pannonian Ecoregion. European Journal of Forest Research 139: 595–610.

Denardou, A., Hervé, J.-C., Dupouey, J.-L., Bir, J., Audinot, T., & Bontemps, J.-D. 2017. L'expansion séculaire des forêts françaises est dominée par l'accroissement du stock sur pied et ne sature pas dans le temps. Revue Forestiere Francaise 69: 319–339.

Dengler, J. 2009. Which function describes the species–area relationship best? A review and empirical evaluation. Journal of Biogeography 36: 728–744.

Dengler, J., Löbel, S., & Dolnik, C. 2009. Species constancy depends on plot size – a problem for vegetation classification and how it can be solved. Journal of Vegetation Science 20: 754–766.

Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I., & Jiguet, F. 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. Nature Climate Change 2: 121–124.

Devillers, P., & Devillers-Terschuren, J. 1996. A classifcation of Palaearctic habitats. Council of Europe, Strasbourg.

Devillers, P., Devillers-Terschuren, L., & Ledant, J.P. 1991. CORINE biotopes manual. Habitats of the European community. Data specifications – Part 2. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.

Dierschke, H. 1994. Pflanzensoziologie – Grundlagen und Methoden. Verlad Eugen Ulmer, Stuttgart.

Dietz, L., Collet, C., Dupouey, J.-L., Lacombe, E., Laurent, L., & Gégout, J.-C. 2020. Windstorm-induced canopy openings accelerate temperate forest adaptation to global warming. Global Ecology and Biogeography 29: 2067–2077.

Drouin, J. 1987. La naissance du concept d'écosystème. Aster. doi: 10.4267/2042/9184

Dufrêne, M., & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs 67: 345–366.

EC Council. 2006. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora.

EC Council. 2010. Directive 2009/147/CE du Parlement européen et du Conseil du 30 novembre 2009 concernant la conservation des oiseaux sauvages.

Ejrnaes, R., Bruun, H.H., Aude, E., & Buchwald, E. 2004. Developing a classifier for the Habitats Directive grassland types in Denmark using species lists for prediction. Applied Vegetation Science 7: 71–80.

Ellenberg, H., & Leuschner, C. 2010. Zeigerwerte der Pflanzen Mitteleuropas. In Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen,

Eriksen, E.L., Ullerud, H.A., Halvorsen, R., Aune, S., Bratli, H., Horvath, P., Volden, I.K., Wollan, A.K., & Bryn, A. 2019. Point of view: error estimation in field assignment of land-cover types. Phytocoenologia 49: 135–148.

European Commission DG Environment. 2013. Interpretation manual of European Union habitats. EUR 28.

Fadrique, B., Baez, S., Duque, A., Malizia, A., Blundo, C., Carilla, J., Osinaga-Acosta, O., Malizia, L., Silman, M., Farfan-Rios, W., Malhi, Y., Young, K.R., Cuesta C, F., Homeier, J., Peralvo, M., Pinto, E., Jadan, O., Aguirre, N., Aguirre, Z., & Feeley, K.J. 2018. Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change. Nature 564: 207-+.

Feeley, K.J., Bravo-Avila, C., Fadrique, B., Perez, T.M., & Zuleta, D. 2020. Climate-driven changes in the composition of New World plant communities. Nature Climate Change 10: 965-+.

Fleury, S. 2005. Directive habitats et conservation de la nature : enjeux théoriques de l'outil communautaire et implications pratiques, des contextes nationaux aux sites ardéchois : cas d'espèces et d'habitats. Thèse de doctorat. Université de Grenoble 1

Forest Europe. 2015. State of Europe's Forests 2015. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe.

Frontier, S., & Pichod-Viale, D. 1995. Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution. Paris, France.

Gaudillat, V., & Villaret, J.-C. 2011. Les « Forêts alpines à Larix decidua et/ou Pinus cembra » (UE 9420). Éléments de définition et correspondances avec les autres typologies d'habitats. Muséum national d'Histoire naturel- Service du patrimoine naturel, Paris.

Gayet, G., Baptist, F., Maciejewski, L., Poncet, R., & Bensettiti, F. 2018. Guide de détermination des habitats terrrestres et marins de la typologie EUNIS- version 1.0. AFB.

Gégout, J.-C., & Coudun, C. 2012. The right relevé in the right vegetation unit: a new typicality index to reproduce expert judgement with an automatic classification programme. Journal of Vegetation Science 23: 24–32.

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., Rameau, J.-C., Renaux, B., Jabiol, B., & Bar, M. 2009. Les habitats forestiers de la France tempérée ; typologie et caractérisation phytoécologique. Nancy.

Gibbons, P., & Lindenmayer, D.B. 1996. Issues associated with the retention of hollow-bearing trees within eucalypt forests managed for wood production. Forest Ecology and Management 83: 245–279.

Gigante, D., Foggi, B., Venanzoni, R., Viciani, D., & Buffa, G. 2016. Habitats on the grid: The spatial dimension does matter for red-listing. Journal for Nature Conservation 32: 1–9.

Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey botanical club 53: 7–26.

Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Benito Alonso, J.L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández Calzado, M.R., Kazakis, G., Krajči, J., Larsson, P., Mallaun, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., Nagy, L., Nakhutsrishvili, G., Pedersen, B., Pelino, G., Puscas, M., Rossi, G., Stanisci, A., Theurillat, J.-P., Tomaselli, M., Villar, L., Vittoz, P., Vogiatzakis, I., & Grabherr, G. 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. Nature Climate Change 2: 111–115.

Guarino, R., Willner, W., Pignatti, S., Attorre, F., & Loidi, J.J. 2018. Spatio-temporal variations in the application of the Braun-Blanquet approach in Europe. Phytocoenologia 48: 239–250.

Guinochet, M. 1973. Phytosociologie.

Gustafsson, L., Baker, S.C., Bauhus, J., Beese, W.J., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D.B., Lõhmus, A., Pastur, G.M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, W.J.A., Wayne, A., & Franklin, J.F. 2012. Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective. BioScience 62: 633–645.

Haeckel, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen : allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. Allgemeine Anatomie der Organismen, kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entwickelten Formen der Organismen, begründet durch die Descendenz-Theorie.

Hannah, L., Midgley, G.F., Lovejoy, T., Bond, W.J., Bush, M., Lovett, J.C., Scott, D., & Woodward, F.I. 2002. Conservation of Biodiversity in a Changing Climate. Conservation Biology 16: 264–268.

Harrison, S.P., Gornish, E.S., & Copeland, S. 2015. Climate-driven diversity loss in a grassland community. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 112: 8672–8677.

Hearn, S.M., Healey, J.R., McDonald, M.A., Turner, A.J., Wong, J.L.G., & Stewart, G.B. 2011. The repeatability of vegetation classification and mapping. Journal of Environmental Management 92: 1174–1184.

Hervé, J.-C. 2016. France. In National Forest Inventories - Assessment of wood availability, pp. 385–404. Springer International Publishing.

Hijmans, R.J. 2011. Comment on “Changes in Climatic Water Balance Drive Downhill Shifts in Plant Species’ Optimum Elevations”. Science 334: 177–177.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25: 1965–1978.

Hill, M.O., & Carey, P.D. 1997. Prediction of yield in the Rothamsted Park Grass Experiment by Ellenberg indicator values. Journal of Vegetation Science 8: 579–586.

Hily, E., Garcia, S., Stenger, A., & Tu, G. 2015. Assessing the cost-effectiveness of a biodiversity conservation policy: A bio-econometric analysis of Natura 2000 contracts in forest. Ecological Economics 119: 197–208.

Hopkins, B. 1957. The Concept of Minimal Area. Journal of Ecology 45: 441–449.

IGN. 2012. La forêt dans les sites Natura 2000 - Résultats des campagnes d’inventaire forestier 2007 à 2011. Institut national de l’information géographique et forestière, Saint-Mandé, France.

IGN. 2019. Le mémento - Inventaire forestier. Saint-Mandé, France.

Inventaire national du patrimoine naturel (INPN). 2017. Synthèse de données pour Natura 2000. Disponible à cette adresse https://inpn.mnhn.fr/site/natura2000/stats [dernière consultation le 19/10/2017].

Inventaire national du patrimoine naturel (INPN). 2020. La biodiversité en France — 100 chiffres expliqués sur les espaces protégés. UMS Patrinat (OFB-MNHN-CNRS), Paris, France.

Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, I. 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services. Zenodo.

International union for conservation of nature (IUCN), 2020. Summary Statistics. Disponible à cette adresse https://www.iucnredlist.org/resources/summary-statistics#Summary%20Tables [dernière consultation le 27/11/2020]

Iojă, C.I., Pătroescu, M., Rozylowicz, L., Popescu, V.D., Vergheleţ, M., Zotta, M.I., & Felciuc, M. 2010. The efficacy of Romania's protected areas network in conserving biodiversity. Biological Conservation 143: 2468–2476.

Jantke, K., Kuempel, C.D., McGowan, J., Chauvenet, A.L.M., & Possingham, H.P. 2019. Metrics for evaluating representation target achievement in protected area networks. Diversity and Distributions 25: 170–175.

Jaskova, A., Braslayskaya, T.Y., Tikhonova, E., Paal, J., Rusina, S., Laivins, M., Kucherov, I.B., Genikova, N., Knollova, I., Chernenkova, T., Churakova, E.Y., Diekmann, M., Halvorsen, R., Kirichok, E., Korotkov, V.N., Kryshen, A.M., Lugovaya, D.L., Morozova, O., Potapov, P., Prokazina, T.S., Schei, F.H., Semenishchenkov, Y.A., Shevchenko, N.E., Sidorova, O., Smirnov, N.S., Smirnova, O., Tsvirko, R., Turubanova, S.A., & Chytry, M. 2020. European Boreal Forest Vegetation Database. Phytocoenologia 50: 79–92.

Jeanmougin, M., Dehais, C., & Meinard, Y. 2016. Mismatch between Habitat Science and Habitat Directive: Lessons from the French (Counter) Example. Conservation Letters 10: 634–644.

Jenackovic, D.D., Lakusic, D., Zlatkovic, I., Juskovic, M., & Randelovic, N.V. 2019. Emergent wetland vegetation data recording: Does an optimal period exist? Applied Vegetation Science 22: 200–212.

Jenackovic, D.D., Zlatkovic, I.D., Lakusic, D.V., & Randelovic, V.N. 2016. The assessment of seasonal variability in emergent macrophyte communities. Biologia 71: 287–297.

Johann, F., & Schaich, H. 2016. Land ownership affects diversity and abundance of tree microhabitats in deciduous temperate forests. Forest Ecology and Management 380: 70–81.

Jones-Walters, L.M., Gillings, S., Groen, T.A., Hennekens, S.M., Noble, D., Huskens, K., Santini, L., Sierdsema, H., Kleunen, A. van, Swaay, C. van, & Sluis, T. van der. 2016. The "Umbrella Effect" of the Natura 2000 network : an assessment of species inside and outside the European Natura 2000 protected area network : executive summary. Alterra, Wageningen-UR, Wageningen.

Keeton, W.S. 2006. Managing for late-successional/old-growth characteristics in northern hardwood-conifer forests. Forest Ecology and Management 235: 129–142.

Keith, S.A., Newton, A.C., Herbert, R.J.H., Morecroft, M.D., & Bealey, C.E. 2009. Non-analogous community formation in response to climate change. Journal for Nature Conservation 17: 228–235.

Keith, D.A., Rodriguez, J.P., Brooks, T.M., Burgman, M.A., Barrow, E.G., Bland, L., Comer, P.J., Franklin, J., Link, J., McCarthy, M.A., Miller, R.M., Murray, N.J., Nel, J., Nicholson, E., Oliveira-Miranda, M.A., Regan, T.J., Rodriguez-Clark, K.M., Rouget, M., & Spalding, M.D. 2015. The IUCN Red List of Ecosystems: Motivations, Challenges, and Applications. Conservation Letters 8: 214–226.

Keith, D.A., Rodríguez, J.P., Rodríguez-Clark, K.M., Nicholson, E., Aapala, K., Alonso, A., Asmussen, M., Bachman, S., Basset, A., Barrow, E.G., Benson, J.S., Bishop, M.J., Bonifacio, R., Brooks, T.M., Burgman, M.A., Comer, P., Comín, F.A., Essl, F., Faber-Langendoen, D., Fairweather, P.G., Holdaway, R.J., Jennings, M., Kingsford, R.T., Lester, R.E., Nally, R.M., McCarthy, M.A., Moat, J., Oliveira-Miranda, M.A., Pisanu, P., Poulin, B., Regan, T.J., Riecken, U., Spalding, M.D., & Zambrano-Martínez, S. 2013. Scientific Foundations for an IUCN Red List of Ecosystems. PLoS ONE 8: e62111.

Kerbiriou, C., Azam, C., Touroult, J., Marmet, J., Julien, J.-F., & Pellissier, V. 2018. Common bats are more abundant within Natura 2000 areas. Biological Conservation 217: 66–74.

Kiss, A. 2005. Du régional à l'universel : la généralisation des préoccupations environnementales. Revue internationale et strategique N°60: 85–92.

Kočí, M., Chytrý, M., & Tichý, L. 2003. Formalized reproduction of an expert-based phytosociological classification: A case study of subalpine tall-forb vegetation. Journal of Vegetation Science 14: 601–610.

de Koning, J., Winkel, G., Sotirov, M., Blondet, M., Borras, L., Ferranti, F., & Geitzenauer, M. 2014. Natura 2000 and climate change-Polarisation, uncertainty, and pragmatism in discourses on forest conservation and management in Europe. Environmental Science & Policy 39: 129–138.

Kopecký, M., & Macek, M. 2015. Vegetation resurvey is robust to plot location uncertainty. Diversity and Distributions 21: 322–330.

Kremer, F., Van der Stegen, J., Gafo Gomez-Zamalloa, M., & Szedlak, T. 2015. Natura 2000 et les forêts, Partie I-II. Commission européenne.

Kroiher, F., & Bolte, A. 2015. Naturschutz und Biodiversität im Spiegel der BWI 2012. AFZDerWald 2015.

Kuhn, E. 2016. Expansion et régression des espèces végétales forestières en contexte de changement climatique.

Kuhn, E., & Gégout, J.-C. 2019. Highlighting declines of cold-demanding plant species in lowlands under climate warming. Ecography 42: 36–44.

Kukkala, A.S., Santangeli, A., Butchart, S.H.M., Maiorano, L., Ramirez, I., Burfield, I.J., & Moilanen, A. 2016. Coverage of vertebrate species distributions by Important Bird and Biodiversity Areas and Special Protection Areas in the European Union. Biological Conservation 202: 1–9.

Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Bütler, R., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Michel, A.K., Regnery, B., & Vandekerkhove, K. 2018. Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. Ecological Indicators 84: 194–207.

Le Roux, D.S., Ikin, K., Lindenmayer, D.B., Manning, A.D., & Gibbons, P. 2015. Single large or several small? Applying biogeographic principles to tree-level conservation and biodiversity offsets. Biological Conservation 191: 558–566.

Leadley, P., Pereira, H.M., Alkemade, R., Fernandez-Manjarrés, J.F., Proença, V., Scharlemann, J.P.W., & Walpole, M.J. 2010. Biodiversity Scenarios: Projections of 21st century change in biodiversity and associated ecosystem services. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal.

Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., Ruffray, P. de, & Brisse, H. 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. Science 320: 1768–1771.

Lenoir, J., & Svenning, J.-C. 2015. Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. Ecography 38: 15–28.

Lindenmayer, D.B. 2017. Conserving large old trees as small natural features. Biological Conservation 211: 51–59.

Lindenmayer, D.B., & Laurance, W.F. 2017. The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. Biological Reviews 92: 1434–1458.

Lonsdale, D., Pautasso, M., & Holdenrieder, O. 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. European Journal of Forest Research 127: 1–22.

Louvel, J., Gaudillat, V., & Poncet, L. 2013. EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classifcation des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce. MNHNDIREV-SPN, MEDDE, Paris, France.

MAAF, & IGN. 2016. Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines, édition 2015, Résultats. MAAF-IGN.

MacDonald, D., Crabtree, J.R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Gutierrez Lazpita, J., & Gibon, A. 2000. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. Journal of Environmental Management 59: 47–69.

Maciejewski, L. 2016. État de conservation des habitats forestiers d'intérêt communautaire, Evaluation à l'échelle du site Natura 2000, Version 2. Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

Maciejewski, L., Lepareur, F., Viry, D., Bensettiti, F., Puissauve, R., & Touroult, J. 2016. État de conservation des habitats : propositions de définitions et de concepts pour l'évaluation à l'échelle d'un site Natura 2000. Revue d'écologie 71: 3–20.

Maciejewski, L., Pinto, P.E., Wurpillot, S., Drapier, J., Cadet, S., Muller, S., Agou, P., Renaux, B., & Gégout, J.-C. 2020. Vegetation unit assignments: phytosociology experts and classification programs show similar performance but low convergence. Applied Vegetation Science (*in press*)

Margules, C.R., & Pressey, R.L. 2000. Systematic conservation planning. Nature 405: 243.

Massot, M., Clobert, J., & Ferrière, R. 2008. Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. Global Change Biology 14: 461–469.

Masutti, C. 2004. Le Dust Bowl, la politique de conservation des ressources et les écologues aux Etats-Unis dans les années 1930.

Mateo, R.G., Gaston, A., Jose Aroca-Fernandez, M., Saura, S., & Ignacio Garcia-Vinas, J. 2018. Optimization of forest sampling strategies for woody plant species distribution modelling at the landscape scale. Forest Ecology and Management 410: 104–113.

Mawdsley, J.R., O'malley, R., & Ojima, D.S. 2009. A Review of Climate-Change Adaptation Strategies for Wildlife Management and Biodiversity Conservation. Conservation Biology 23: 1080–1089.

McKenna, D., Naumann, S., McFarland, K., Graf, A., & Evans, D. 2014. Literature Review, the ecological effectiveness of the Natura 2000 Network. ETC/BD.

Menéndez, R., Megías, A.G., Hill, J.K., Braschler, B., Willis, S.G., Collingham, Y., Fox, R., Roy, D.B., & Thomas, C.D. 2006. Species richness changes lag behind climate change. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273: 1465–1470.

Milberg, P., Bergstedt, J., Fridman, J., Odell, G., & Westerberg, L. 2008. Observer bias and random variation in vegetation monitoring data. Journal of Vegetation Science 19: 633–644.

Ministère de la transition écologique et solidaire (MTES), 2020. Réseau européen Natura 2000. Disponible à cette adresse https://www.ecologie.gouv.fr/reseau-europeen-natura-2000-1 [dernière consultation le 27/11/2020]

Mollie E. Brooks, Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Maechler and Benjamin M. Bolker (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. The R Journal, 9(2), 378-400.

Moning, C., & Müller, J. 2009. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (Fagus sylvatica L.) dominated forests. Ecological Indicators 9: 922–932.

Moravec, J., Blažková, D., Hejný, S., Husová, M., Jeník, J., Kolbek, J., Krahulec, F., Krečmer, V., Kropáč, Z., Neuhäusl, R., Neuhäuslová-Novotná, Z., Rybníček, K., Rybníčková, E., Samek, V., & Štěpán, J. 1994. Fytocenologie. Praha.

Mori, A.S., & Kitagawa, R. 2014. Retention forestry as a major paradigm for safeguarding forest biodiversity in productive landscapes: A global meta-analysis. Biological Conservation 175: 65–73.

Morrison, L.W. 2016. Observer error in vegetation surveys: a review. Journal of Plant Ecology 9: 367–379.

Mucina, L., Bueltmann, H., Dierssen, K., Theurillat, J.-P., Raus, T., Carni, A., Sumberova, K., Willner, W., Dengler, J., Garcia, R.G., Chytry, M., Hajek, M., Di Pietro, R., Iakushenko, D., Pallas, J., Daniels, F.J.A., Bergmeier, E., Santos Guerra, A., Ermakov, N., Valachovic, M., Schaminee, J.H.J., Lysenko, T., Didukh, Y.P., Pignatti, S., Rodwell, J.S., Capelo, J., Weber, H.E., Solomeshch, A., Dimopoulos, P., Aguiar, C., Hennekens, S.M., & Tichy, L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. Applied Vegetation Science 19: 3–264.

Mueller, A., Schneider, U.A., & Jantke, K. 2020. Evaluating and expanding the European Union's protected-area network toward potential post-2020 coverage targets. Conservation Biology 34: 654–665.

Müller, A., Schneider, U.A., & Jantke, K. 2018. Is large good enough? Evaluating and improving representation of ecoregions and habitat types in the European Union's protected area network Natura 2000. Biological Conservation 227: 292–300.

Noss, R.F., 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. Conservation Biology 4, 355–364. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x

Observatoire national de la biodiversité (ONB), 2020a. Très gros arbres et bois morts en forêt. Disponible à cette adresse http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/fr/indicateurs/tres-gros-arbres-et-bois-mort-en-foret [dernière consultation le 27/08/2020].

Observatoire national de la biodiversité (ONB), 2020b. Îlots de vieux bois dans les forêts publiques. Disponible à cette adresse http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/fr/indicateurs/ilots-de-vieux-bois-dans-les-forets-publiques [dernière consultation le 27/08/2020].

Office français de la biodiversité (OFB), 2021. Le portail cartographique de données faune sauvage (Carmen). Disponible à cette adresse : https://professionnels.ofb.fr/fr/node/1089 [dernière consultation le 25/03/2021].

Olden, J.D., Joy, M.K., & Death, R.G. 2006. Rediscovering the species in community-wide predictive modeling. Ecological Applications 16: 1449–1460.

Oliver, I., Broese, E.A., Dillon, M.L., Sivertsen, D., & McNellie, M.J. 2013. Semi-automated assignment of vegetation survey plots within an a priori classification of vegetation types. Methods in Ecology and Evolution 4: 73–81.

Olsen, E., Johnson, D., Goñi, R., Ribeiro, M., Rabaut, M., Macpherson, E., Pelletier, D., Fonseca, L., Katsanevakis, S., & Zaharia, T. 2013. Achieving Ecologically Coherent MPA Networks in Europe: Science Needs and Priorities. European Marine Board, Ostend, Belgium.

Ordonez, A., & Williams, J.W. 2013. Projected climate reshuffling based on multivariate climate-availability, climate-analog, and climate-velocity analyses: implications for community disaggregation. Climatic Change 119: 659–675.

Ordonez, A., Williams, J.W., & Svenning, J.-C. 2016. Mapping climatic mechanisms likely to favour the emergence of novel communities. Nature Climate Change 6: 1104–9.

Orlikowska, E.H., Roberge, J.-M., Blicharska, M., & Mikusiński, G. 2016. Gaps in ecological research on the world's largest internationally coordinated network of protected areas: A review of Natura 2000. Biological Conservation 200: 216–227.

Paillet, Y., Archaux, F., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., Gosselin, F., & Guilbert, E. 2017. Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. Forest Ecology and Management 389: 176–186.

Paillet, Y., Archaux, F., du Puy, S., Bouget, C., Boulanger, V., Debaive, N., Gilg, O., Gosselin, F., & Guilbert, E. 2018. The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. Journal of Applied Ecology 55: 2147–2159.

Paillet, Y., Debaive, N., Archaux, F., Cateau, E., Gilg, O., & Guilbert, E. 2019. Nothing else matters? Tree diameter and living status have more effects than biogeoclimatic context on microhabitat number and occurrence: An analysis in French forest reserves. Plos One 14: e0216500.

Paillet, Y., Pernot, C., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., & Gosselin, F. 2015. Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. Forest Ecology and Management 346: 51–64.

Pellerin, M., Picard, M., Saïd, S., Baubet, E., Baltzinger, C., 2016. Complementary endozoochorous long-distance seed dispersal by three native herbivorous ungulates in Europe. Basic and Applied Ecology 17, 321–332. https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.01.005

Pellerin, M., Saïd, S., Richard, E., Hamann, J.-L., Dubois-Coli, C., Hum, P., 2010. Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. Forest Ecology and Management 260(4), 429–437.

Pellissier, V., Schmucki, R., Pe'er, G., Aunins, A., Brereton, T.M., Brotons, L., Carnicer, J., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., Del Moral, J.C., Escandell, V., Evans, D., Foppen, R., Harpke, A., Heliola, J., Herrando, S., Kuussaari, M., Kuhn, E., Lehikoinen, A., Lindstrom, A., Moshoj, C.M., Musche, M., Noble, D., Oliver, T.H., Reif, J., Richard, D., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Teufelbauer, N., Touroult, J., Trautmann, S., van Strien, A.J., van Swaay, C. a. M., van Turnhout, C., Vermouzek, Z., Vorisek, P., Jiguet, F., & Julliard, R. 2020. Effects of Natura 2000 on nontarget bird and butterfly species based on citizen science data. Conservation Biology 34: 666–676.

Peñuelas, J., Sardans, J., Estiarte, M., Ogaya, R., Carnicer, J., Coll, M., Barbeta, A., Rivas-Ubach, A., Llusià, J., Garbulsky, M., Filella, I., & Jump, A.S. 2013. Evidence of current impact of climate change on life: a walk from genes to the biosphere. Global Change Biology 19: 2303–2338.

Peterka, T., Hajek, M., Jirousek, M., Jimenez-Alfaro, B., Aunina, L., Bergamini, A., Dite, D., Felbaba-Klushyna, L., Graf, U., Hajkova, P., Hettenbergerova, E., Ivchenko, T.G., Jansen, F., Koroleva, N.E., Lapshina, E.D., Lazarevic, P., Moen, A., Napreenko, M.G., Pawlikowski, P., Pleskova, Z., Sekulova, L., Smagin, V.A., Tahvanainen, T., Thiele, A., Bita-Nicolae, C., Biurrun, I., Brisse, H., Custerevska, R., De Bie, E., Ewald, J., FitzPatrick, U., Font, X., Jandt, U., Kacki, Z., Kuzemko, A., Landucci, F., Moeslund, J.E., Perez-Haase, A., Rasomavicius, V., Rodwell, J.S., Schaminee, J.H.J., Silc, U., Stancic, Z., & Chytry, M. 2017. Formalized classification of European fen vegetation at the alliance level. Applied Vegetation Science 20: 124–142.

Piedallu, C., Chéret, V., Denux, J.P., Perez, V., Azcona, J.S., Seynave, I., & Gégout, J.C. 2019. Soil and climate differently impact NDVI patterns according to the season and the stand type. Science of The Total Environment 651: 2874–2885.

Pignard, G. 2000. Evolution récente des forêts françaises : surface, volume sur pied, productivité. Revue Forestiere Francaise LII: 27–36.

Pinto, P.E., Dupouey, J.-L., Hervé, J.-C., Legay, M., Wurpillot, S., Montpied, P., & Gégout, J.-C. 2016. Optimizing the bioindication of forest soil acidity, nitrogen and mineral nutrition using plant species. Ecological Indicators 71: 359–367.

Plas, F. van der, Ratcliffe, S., Ruiz-Benito, P., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M.A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bastias, C.C., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Cornelissen, J.H.C., Dahlgren, J., Checko, E., Coppi, A., Dawud, S.M., Deconchat, M., Smedt, P.D., Wandeler, H.D., Domisch, T., Finér, L., Fotelli, M., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Haase, J., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.-X., Jucker, T., Kambach, S., Kaendler, G., Kattge, J., Koricheva, J., Kunstler, G., Lehtonen, A., Liebergesell, M., Manning, P., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nock, C., Ohse, B., Paquette, A., Peñuelas, J., Pollastrini, M., Radoglou, K., Raulund-Rasmussen, K., Roger, F., Seidl, R., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., Keer, J. van, Vesterdal, L., Fischer, M., Gamfeldt, L., & Allan, E. 2018. Continental mapping of forest ecosystem functions reveals a high but unrealised potential for forest multifunctionality. Ecology Letters 21: 31–42.

Preston, F.W. 1962. The Canonical Distribution of Commonness and Rarity: Part I. Ecology 43: 185–215.

Princé, K., Rouveyrol, P., Pellissier, V., Touroult, J., & Jiguet, F. 2021. Long-term effectiveness of Natura 2000 network to protect biodiversity: A hint of optimism for common birds. Biological Conservation 253: 108871.

Prosser, M.V., & Wallace, H.L. 1999. Countryside survey 2000 quality assurance exercise. Canon Pyon, UK.

Punchi-Manage, R., Wiegand, T., Wiegand, K., Getzin, S., Huth, A., Gunatilleke, C.V.S., & Gunatilleke, I.A.U.N. 2015. Neighborhood diversity of large trees shows independent species patterns in a mixed dipterocarp forest in Sri Lanka. Ecology 96: 1823–1834.

R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Rameau, J.-C., Gauberville, C., Drapier, N., 2000. Gestion forestière et diversité biologique. Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire. France, domain atlantique, ENGREF, ONF, IDF. ed.

Rameau, J.-C., Mansion, D., & Dumé, G. 1989. Flore forestière française- guide écologique illustré- tome 1 : Plaines et collines.

Rameau, J.-C., Mansion, D., & Dumé, G. 1993. Flore forestière française- guide écologique illustré- tome 2 : Montagnes.

Rameau, J.-C., Mansion, D., & Dumé, G. 2008. Flore forestière française- guide écologique illustré- tome 3 : Région méditerranéenne.

Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.-F., & Kerbiriou, C. 2013. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. Ecological Indicators 34: 221–230.

Regnery, B., Paillet, Y., Couvet, D., & Kerbiriou, C. 2013. Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? Forest Ecology and Management 295: 118–125.

Riedel, T., Hennig, P., Kroiher, F., Polley, H., Schmitz, F., & Schwitzgebel, F. 2017. Die dritte Bundeswaldinventur (2012). Inventur- und Auswertemet hoden.

Riofrio Dillon, G. 2013. Évolution de l'acidité et de la disponiblité en azote des sols forestiers français au cours du 20ème siècle : une approche spatio-temporelle et multi-échelle basée sur le caractère bio-indicateur de la flore Toward a recovery time: forest herbs insight related to anthropogenic acidification.

Rivas-Martinez, S., Fernández-González, F., Loidi, J., Mario, L., & Angel, P. 2001. Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. Itinera Geobotanica 5–341.

Rodwell, J.S., Evans, D., & Schaminee, J.H.J. 2018. Phytosociological relationships in European Union policy-related habitat classifications. Rendiconti Lincei-Scienze Fisiche E Naturali 29: 237–249.

Rosati, L., Marignani, M., & Blasi, C. 2008. A gap analysis comparing Natura 2000 vs National Protected Area network with potential natural vegetation. Community Ecology 9: 147–154.

Rouveyrol, P. 2009. Caractérisation d'un ïlot idéal de vieux arbres en forêt de montagne- Etat des connaissances et synthèse pour la réalisation d'un guide de gestion. AgroParisTech, Nancy.

Rouveyrol, P. 2016. Evaluer l'efficacité de la mise en œuvre des directives Nature en France : synthèse bibliographique et perspectives de travai. MNHN-SPN.

Rouveyrol, P., & Leroy, M. 2020. L'efficacité du réseau Natura 2000 terrestre en France. UMS Patrinat (OFB-MNHN-CNRS).

Royer, J.-M. 2009. Petit précis de phytosociologie sigmatiste. Soc. Botanique du Centre-Ouest.

de Sadeleer, O., & Coudurier. 2019. Intégration du changement climatique dans la gestion des espaces naturels protégés. Initiatives existantes et attentes des gestionnaires européens. Life Natur'Adapt (LIFE17 CCA/FR/000089).

Savage, J., & Vellend, M. 2015. Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. Ecography 38: 546–555.

Schaminee, J.H.J., Hennekens, S.M., Chytry, M., & Rodwell, J.S. 2009. Vegetation-plot data and databases in Europe: an overview. Preslia 81: 173–185.

Siitonen, J., & Martikainen, P. 1994. Occurrence of rare and threatened insects living on decaying Populus Tremula: A comparison between Finnish and Russian Karelia. Scandinavian Journal of Forest Research 9: 185–191.

Slik, J.W.F., Paoli, G., McGuire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., Blanc, L., Bongers, F., Boundja, P., Clark, C., Collins, M., Dauby, G., Ding, Y., Doucet, J.-L., Eler, E., Ferreira, L., Forshed, O., Fredriksson, G., Gillet, J.-F., Harris, D., Leal, M., Laumonier, Y., Malhi, Y., Mansor, A., Martin, E., Miyamoto, K., Araujo-Murakami, A., Nagamasu, H., Nilus, R., Nurtjahya, E., Oliveira, Á., Onrizal, O., Parada-Gutierrez, A., Permana, A., Poorter, L., Poulsen, J., Ramirez-Angulo, H., Reitsma, J., Rovero, F., Rozak, A., Sheil, D., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Spironelo, W., Steege, H. ter, Stevart, T., Navarro-Aguilar, G.E., Sunderland, T., Suzuki, E., Tang, J., Theilade, I., Heijden, G. van der, Valkenburg, J. van, Do, T.V., Vilanova, E., Vos, V., Wich, S., Wöll, H., Yoneda, T., Zang, R., Zhang, M.-G., & Zweifel, N. 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. Global Ecology and Biogeography 22: 1261–1271.

Sørensen, T.J. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. I kommission hos E. Munksgaard, København.

Soulé, M.E. 1985. What Is Conservation Biology? BioScience 35: 727–734.

Sperandii, M.G., Bartak, V., & Acosta, A.T.R. 2020. Effectiveness of the Natura 2000 network in conserving Mediterranean coastal dune habitats. Biological Conservation 248: 108689.

Spyreas, G. 2016. Scale and Sampling Effects on Floristic Quality. PLOS ONE 11: e0160693.

Stahlheber, K.A., Crispin, K.L., Anton, C., & D'Antonio, C.M. 2015. The ghosts of trees past: savanna trees create enduring legacies in plant species composition. Ecology 96: 2510–2522.

Stevens, J.P., Blackstock, T.H., Howe, E.A., & Stevens, D.P. 2004. Repeatability of Phase I habitat survey. Journal of Environmental Management 73: 53–59.

Stevens, J.T., Safford, H.D., Harrison, S., & Latimer, A.M. 2015. Forest disturbance accelerates thermophilization of understory plant communities. Journal of Ecology 103: 1253–1263.

Stiles, J., Lemme, C., Sondur, S., Morshidi, M., & Manshardt, R. 1993. Using Randomly Amplified Polymorphic Dna for Evaluating Genetic-Relationships Among Papaya Cultivars. Theoretical and Applied Genetics 85: 697–701.

Storch, I., Penner, J., Asbeck, T., Basile, M., Bauhus, J., Braunisch, V., Dormann, C.F., Frey, J., Gaertner, S., Hanewinkel, M., Koch, B., Klein, A.-M., Kuss, T., Pregernig, M., Pyttel, P., Reif, A., Scherer-Lorenzen, M., Segelbacher, G., Schraml, U., Staab, M., Winkel, G., & Yousefpour, R. 2020. Evaluating the effectiveness of retention forestry to enhance biodiversity in production forests of Central Europe using an interdisciplinary, multi-scale approach. Ecology and Evolution 10: 1489–1509.

Svenning, J.-C., Normand, S., & Skov, F. 2008. Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. Ecography 31: 316–326.

Svenning, J.-C., & Sandel, B. 2013. Disequilibrium Vegetation Dynamics Under Future Climate Change. American Journal of Botany 100: 1266–1286.

Tansley, A.G. 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. Ecology 16: 284–307.

van Teeffelen, A., Meller, L., van Minnen, J., Vermaat, J., & Cabeza, M. 2015. How climate proof is the European Union's biodiversity policy? Regional Environmental Change 15: 997–1010.

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. Journal of Biogeography 31: 79–92.

Thompson, L., Cateau, E., Debaive, N., Benest, F., Vallet, P. & Paillet Y. In prep. How much does it take to be old? Modelling the time since the last harvesting to infer the distribution of mature forests in France.

Tichý, L. 2005. New Similarity Indices for the Assignment of Relevés to the Vegetation Units of an Existing Phytosociological Classification. Plant Ecology 179: 67–72.

Tichý, L., Chytrý, M., & Botta-Dukát, Z. 2014. Semi-supervised classification of vegetation: preserving the good old units and searching for new ones. Journal of Vegetation Science 25: 1504–1512.

Tichý, L., Chytrý, M., & Landucci, F. 2019. GRIMP: A machine-learning method for improving groups of discriminating species in expert systems for vegetation classification. Journal of Vegetation Science 30: 5–17.

Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., & Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. Nature 371: 65–66.

van Tongeren, O., Gremmen, N., & Hennekens, S. 2008. Assignment of releves to pre-defined classes by supervised clustering of plant communities using a new composite index. Journal of Vegetation Science 19: 525–536.

Ullerud, H.A., Bryn, A., Halvorsen, R., & Hemsing, L.Ø. 2018. Consistency in land-cover mapping: Influence of field workers, spatial scale and classification system. Applied Vegetation Science 21: 278–288.

Van Der Maarel, E. 1975. The Braun-Blanquet approach in perspective. Vegetatio 30: 213–219.

Vandekerkhove, K., Vanhellemont, M., Vrska, T., Meyer, P., Tabaku, V., Thomaes, A., Leyman, A., De Keersmaeker, L., & Verheyen, K. 2018. Very large trees in a lowland old-growth beech (Fagus sylvatica L.) forest: Density, size, growth and spatial patterns in comparison to reference sites in Europe. Forest Ecology and Management 417: 1–17.

Verheyden, H., Ballon, P., Bernard, V., Saint-Andrieux, C., 2006. Variations in bark-stripping by red deer Cervus elaphus across Europe. Mammal Review 36, 217–234. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2006.00085.x

Vittoz, P., Bayfield, N., Brooker, R., Elston, D.A., Duff, E.I., Theurillat, J.-P., & Guisan, A. 2010. Reproducibility of species lists, visual cover estimates and frequency methods for recording high-mountain vegetation. Journal of Vegetation Science 21: 1035–1047.

Vittoz, P., & Guisan, A. 2007. How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. Journal of Vegetation Science 18: 413–422.

Vymazalova, M., Tichy, L., & Axmanova, I. 2014. How does vegetation sampling in different parts of the growing season influence classification results and analyses of beta diversity? Applied Vegetation Science 17: 556–566.

Vymazalova, M., Tichy, L., & Axmanova, I. 2016. The role of vernal species in vegetation classification: a case study on deciduous forests and dry grasslands of Central Europe. Phytocoenologia 46: 9–20.

Wardle, D.A., Barker, G.M., Yeates, G.W., Bonner, K.I., Ghani, A., 2001. Introduced Browsing Mammals in New Zealand Natural Forests: Aboveground and Belowground Consequences. Ecological Monographs 71, 587–614. https://doi.org/10.1890/0012-9615(2001)071[0587:IBMINZ]2.0.CO;2

Wenk, E.H., & Falster, D.S. 2015. Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. Ecology and Evolution 5: 5521–5538.

Wessely, J., Hülber, K., Gattringer, A., Kuttner, M., Moser, D., Rabitsch, W., Schindler, S., Dullinger, S., & Essl, F. 2017. Habitat-based conservation strategies cannot compensate for climate-change-induced range loss. Nature Climate Change 7: 823–827.

Williamson, M., Gaston, K.J., & Lonsdale, W.M. 2001. The species–area relationship does not have an asymptote! Journal of Biogeography 28: 827–830.

Willner, W. 2011. Unambiguous assignment of releves to vegetation units: the example of the Festuco-Brometea and Trifolio-Geranietea sanguinei. Tuexenia 271–282.

Yapp, R.H. 1922. The Concept of Habitat. Journal of Ecology 10: 1–17.

Zellweger, F., De Frenne, P., Lenoir, J., Vangansbeke, P., Verheyen, K., Bernhardt-Roemermann, M., Baeten, L., Hedl, R., Berki, I., Brunet, J., Van Calster, H., Chudomelova, M., Decocq, G., Dirnboeck, T., Durak, T., Heinken, T., Jaroszewicz, B., Kopecky, M., Malis, F., Macek, M., Malicki, M., Naaf, T., Nagel, T.A., Ortmann-Ajkai, A., Petrik, P., Pielech, R., Reczynska, K., Schmidt, W., Standovar, T., Swierkosz, K., Teleki, B., Vild, O., Wulf, M., & Coomes, D. 2020. Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. Science 368: 772-+.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., & Smith, G.M. 2009. Zero-Truncated and Zero-Inflated Models for Count Data. In Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., & Smith, G.M. (eds.), Mixed effects models and extensions in ecology with R, pp. 261–293. Statistics for Biology and Health. Springer, New York, NY.

AgroParisTech

SIReNa

Title: Identification and recent dynamics of forest habitats within the context of the Habitats Directive

Keywords: biodiversity, surveillance, public policies, climate change, conservation status, Natura 2000 network.

Abstract: In 1992, European natural habitats became items to be conserved in the same way as species were, thanks to the Habitats Directive. This enlarged the scope of action of nature protection public policies to a new level of biodiversity organisation. But the late recognition of the conservation value of habitats and the gaps in their definitions partly explain the absence of time series data at the national scale. This limits our capacity to monitor and assess their conservation status and to adapt conservation measures at the national and local levels. The present thesis work first investigates rapid, formalised approaches for identifying forest habitats. Then, these approaches are used to study the recent dynamics of forest habitats in relation to two substantial changes that occurred in the past decades, i.e., climate warming and the creation of the Natura 2000 network.

We first studied the uncertainties linked to the identification of forest habitats when assigning floristic surveys to habitat types by comparing five expert's judgements with three automatic classification programs. We highlighted high variability among expert judgements, and comparable efficiency between automatic classification programs and expert judgements. We also demonstrated that a limited number of species was sufficient to identify forest habitats, and that surveys carried out in winter could be used too. We thus created time series of standardised data on forest habitats based on different floristic survey sources, whether assigned to a habitat type or not.

Secondly, we created 5,701 pairs of historical (before 1987) and recent (after 1997) floristic surveys, and highlighted that 11% of the pairs located in highlands had shifted towards forest habitats characteristic of warmer climate conditions. The increased dominance of these habitats led us to conclude that thermophilisation was underway in highlands. However, no significant shift was observed in lowlands, hence a substantial difference between the thermal requirements of plant communities and current temperatures: a climatic debt is developing. In the face of these different impacts, we proposed that nature protection public policies could be more efficient if they were implemented and prioritised differently in highlands *vs*. lowlands.

Finally, we studied 155 Natura 2000 sites distributed across mainland temperate and mountainous France, and showed that the number of very large trees in the plots where they were observed had increased significantly more inside the network than outside it since its implementation. We thus evidenced that the conservation measures implemented in Natura 2000 forests, which are managed and exploited, have already had positive effects on very large trees – considered as a characteristic of old-growth forests and also used as biodiversity and conservation status indicators of forest habitats.

This thesis work was necessary to complement the numerous studies already available at the species and plant community scales, for it is indispensable to aim for the simultaneous conservation of all the levels of organisation of biodiversity to be efficient. Knowing the scope of validity of the tools used to identify forest habitats, but also understanding the recent dynamics of forest habitats and its influencing factors provide useful data to implement surveillance and adapt public policies and management actions, and thereby reach greater efficiency.

AgroParisTech

SIReNa

Titre : Reconnaissance et dynamique récente des habitats forestiers dans le contexte de la Directive Habitats-Faune-Flore

Mots clés : biodiversité, surveillance, politiques publiques, changement climatique, état de conservation, réseau Natura 2000.

Résumé : En 1992 en Europe, grâce à la Directive Habitats-Faune-Flore, les habitats naturels sont devenus des objets à conserver au même titre que les espèces, élargissant ainsi le domaine d'actions des politiques publiques à un autre niveau d'organisation de la biodiversité. Mais la reconnaissance tardive de leur valeur de conservation, ainsi que des lacunes dans leurs définitions sont en partie responsables de l'absence de séries temporelles de données sur les habitats à l'échelle nationale. Cela limite notre capacité à surveiller et évaluer leur état de conservation, et à adapter les actions de conservation aux niveaux national et local. Les objectifs de cette thèse sont d'abord d'explorer des approches rapides et formalisées de reconnaissance des habitats forestiers afin de pouvoir ensuite étudier leur dynamique récente au regard de deux grands changements survenus au cours des dernières décennies : le réchauffement climatique et la création du réseau Natura 2000.

Nous avons d'abord étudié les incertitudes liées à la reconnaissance des habitats forestiers lors du rattachement d'un relevé floristique à un type d'habitat en comparant cinq experts et trois programmes automatiques de classement. Nous avons mis en évidence la forte variabilité de classement entre experts, et l'efficacité des programmes automatiques qui est comparable à celle des experts. Nous avons également montré que pour la reconnaissance des habitats forestiers, un nombre limité d'espèces est suffisant, et qu'il est possible d'utiliser des relevés réalisés en hiver. Ainsi, nous avons pu créer des séries temporelles de données standardisées sur les habitats forestiers à partir de différentes sources d'inventaires floristiques, rattachés ou non à un type d'habitat.

Dans un second temps, la création de 5701 couples de relevés floristiques historiques (avant 1987) et récents (après 1997) a permis de mettre en évidence, en montagne, un changement de 11% des couples vers des habitats forestiers caractéristiques de conditions climatiques plus chaudes. L'augmentation de la dominance de ces habitats nous permet de conclure à une thermophilisation des habitats forestiers en montagne. Cependant, aucun changement significatif n'a été observé en plaine, ce qui conduit à un décalage important entre les exigences thermiques des communautés végétales et les températures actuelles : une dette climatique se développe. Face à des impacts différenciés, nous concluons que les politiques publiques pourraient être mises en place et priorisées de façon différente en montagne et en plaine pour être plus efficaces.

Enfin, en étudiant 155 sites Natura 2000 français répartis sur tout le territoire métropolitain tempéré et montagnard, nous avons montré que, depuis la mise en place du réseau, l'augmentation de la quantité des très gros bois sur les zones où ils sont présents est significativement plus forte à l'intérieur du réseau Natura 2000 qu'à l'extérieur. Ainsi, nous avons mis en évidence que les actions de conservation mises en place dans les forêts au sein du réseau Natura 2000, qui sont gérées et exploitées, ont déjà eu des effets positifs sur les très gros bois, considérés comme une caractéristique de vieilles forêts, et utilisés aussi comme indicateur de biodiversité et du bon état de conservation des habitats forestiers.

Ce travail de thèse était nécessaire pour compléter les nombreuses études déjà disponibles à l'échelle des espèces et des communautés végétales, car pour être efficace il est indispensable de travailler à la conservation de tous les niveaux d'organisation de la biodiversité simultanément. Connaitre les domaines de validité des moyens de reconnaissance des habitats forestiers, mais aussi comprendre leur dynamique récente et les facteurs qui l'influencent permettent de fournir des éléments pour mettre en place un suivi des habitats forestiers et adapter les politiques publiques et les actions de gestion afin d'en améliorer l'efficacité.